

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

**Т Р У Д Ы
ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ
ВОДОХРАНИЛИЩ**

4 (7)

ИЗДАТЕЛЬСТВО
АКАДЕМИИ НАУК СССР
1961

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВОДОХРАНИЛИЩ

Т Р У Д Ы
ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ
ВОДОХРАНИЛИЩ

В Ы П У С К

4 (7)



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1961 ЛЕНИНГРАД

Ответственный редактор
доктор биологических наук
Б. С. Кузин

Редактор издания
доктор биологических наук
Б. К. Штегман

А. Д. Приймаченко

ФИТОПЛАНКТОН ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В ПЕРВЫЕ ГОДЫ ЕГО СУЩЕСТВОВАНИЯ (1956—1957)

Наблюдения над фитопланктоном Горьковского водохранилища, которое начало заливаться в 1955 г., производились ежемесячно с мая по октябрь в 1956 г., а в 1957 г. — в мае, августе и сентябре. Материал собирался в 20 точках водохранилища по следующим 8 поперечным разрезам: у Кинешмы, Решмы, устья Елнати, Юрьевца, Пучежа, Чкаловска, в 5 и 1.5 км от плотины. В каждой точке пробы брались из нескольких горизонтов батометром Рутнера. Попутно определялась температура воды, ее прозрачность, сила и направление ветра, в некоторых рейсах также скорость течения.

Одновременно с нашими наблюдениями и сборами в мае и августе 1956 и 1957 гг. гидрохимическим институтом АН СССР производилось исследование гидрохимического режима водохранилища. Приводимые нами данные по биогенным элементам и цветности воды любезно предоставлены нам А. А. Зениным, которому мы приносим свою глубокую благодарность.

Общая геоморфологическая и гидрологическая характеристика водохранилища приводится в статьях Н. В. Буторина (1958, 1959) и нашей (Приймаченко, 1960).

Обработка фитопланктона производилась по методике, принятой в Институте биологии водохранилищ (Гусева, 1955; Приймаченко, 1959).

ВИДОВОЙ СОСТАВ ФИТОПЛАНКТОНА

В толще воды Горьковского водохранилища нами было обнаружено свыше 300 видов и разновидностей водорослей. Распределяются они по группам следующим образом: Cyanophyta — 29, Chrysophyta — 13, Bacillariophyta — 89, Xanthophyta — 3, Pyrrophyta — 9, Euglenophyta — 28, Chlorophyta — 139.

Многие из найденных видов не являются планктонными, а представляют собой формы обрастания и бентоса, увлекаемые током воды в ее толщу. Особенно велико число таких факультативно-планктонных форм среди диатомовых, где только 22% — истинно планктонные. Факультативно-планктонными являются также почти все обнаруженные нами эвгленовые, десмидиевые и значительная часть протококковых.

Видовое богатство фитопланктона в течение вегетационного периода сильно изменяется. Во время весеннего паводка по всей акватории водохранилища было обнаружено всего 48 форм. С окончанием паводка количество видов резко увеличивается и достигает максимума в середине

лета (табл. 1). Обогащение видового состава фитопланктона в весенний период происходит главным образом за счет диатомовых и протоккокковых, летом — за счет протоккокковых, синезеленых, эвгленовых и конъюгат. К осени количество видов водорослей в планктоне водохранилища резко сокращается (табл. 1).

Таблица 1

Количество видов отдельных групп фитопланктона в различных участках Горьковского водохранилища (1956—1957 гг.)

Участки водохранилища	Дата	Cyanophyta	Chrysophyta	Bacillariophyta	Xanthophyta	Pyrrhophyta	Euglenophyta	Volvocineae	Chlorophyta			Всего
									Protococcineae	Ulothrixineae	Conjugatae	
Речной	V 1956	1	1	20	—	1	—	1	10	—	—	34
	V 1957	—	2	37	—	—	1	2	24	5	1	72
	VIII 1957	20	8	33	2	7	15	10	67	4	11	177
	IX 1957	17	—	25	—	2	6	3	40	2	5	100
	X 1956	7	—	7	—	—	1	—	16	2	2	35
Озерный	V 1956	—	2	24	—	2	2	2	5	—	—	37
	V 1957	2	6	52	1	4	8	5	62	4	3	147
	VIII 1957	19	4	30	—	3	17	5	75	5	8	166
	IX 1957	12	—	13	—	—	1	1	20	1	1	47
	X 1956	14	1	14	—	—	1	2	33	3	6	74
По всему водохранилищу	V 1956	1	2	25	—	2	2	2	16	—	—	48
	V 1957	2	6	61	1	4	8	5	64	5	4	160
	VIII 1957	26	10	39	2	8	25	12	93	5	15	236
	IX 1957	18	—	25	—	2	6	3	45	2	5	106
	X 1956	14	1	15	—	—	1	2	34	3	6	76

Видовое богатство фитопланктона определяется не только сезонностью отдельных видов, но и гидрологическими условиями водоема, о чем свидетельствуют данные по изменению видового состава отдельных групп водорослей в речном (от верховьев до устья Елнати) и озерном (от устья Елнати до плотины) участках водохранилища на протяжении вегетационного периода. Так, в первом из них, где постоянно наблюдается проточность, количество видов диатомовых в период с мая по сентябрь изменяется незначительно. Во втором начиная с августа оно резко снижается, что совпадает с уменьшением скоростей течения (табл. 1), причем уменьшение количества видов этих водорослей происходит в основном за счет бентосных и эпифитных форм.

Из общего числа видов, зарегистрированных в планктоне Горьковского водохранилища, только немногие встречаются в большом количестве. Сюда относятся из диатомовых — *Melosira italica*, *M. islandica*, *M. granulata*, *M. Binderana*, *M. distans* v. *alpigena*, *Stephanodisus astraea*, *S. Hantzschii*, *Fragilaria capucina*, *Asterionella formosa*, *Synedra ulna* v. *amphirhynchus*; из синезеленых — *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena flos-aquae*, *A. Scheremetievi*, *Coelosphaerium dubium*,

Woronichinia Naegeliania, *Gomphosphaeria lacustris*; из улотриковых — *Ulothrix tenuissima*, *U. aequalis*, *Binuclearia tetra*. Среди других групп подорослей нет видов, развивающихся в более или менее значительном количестве, однако чаще других встречаются из протококковых *Dictyosphaerium pulchellum*, *Coelastrum microporum*, различные виды родов *Pediastrum*, *Scenedesmus*, *Ankistrodesmus*, *Tetrastrum*; из пирифитовых — виды *Peridinium* и *Glenodinium*; из эвгленовых — *Euglena*, *Phacus*, *Strombomonas*.

СЕЗОННАЯ И ГОДИЧНАЯ ДИНАМИКА ГРУППОВОГО СОСТАВА, ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ ФИТОПЛАНКТОНА

В период паводка фитопланктон Горьковского водохранилища очень беден и однообразен. Так, в мае 1956 г. средняя биомасса его достигала всего 622 мг/м³, а численность около 740 тыс. клеток в 1 л. Основную его часть составляли диатомовые, на долю которых приходилось свыше 80% всей биомассы. Общее количество клеток диатомовых в 1 л воды

Т а б л и ц а 2

Средняя численность (тыс. клеток в 1 л) и биомасса (мг/м³) фитопланктона в речном и озерном участках Горьковского водохранилища в 1956—1957 гг.

Месяцы и годы	Численность			Биомасса		
	в речном участке	в озерном участке	по всему водохранилищу	речного участка	озерного участка	по всему водохранилищу
V 1956	115	795	738	142	671	622
VI 1956	3658	2611	2980	2037	1313	1326
VII 1956	1429	13400	8252	625	750	730
VIII 1956	8548	9420	9104	846	1037	1008
IX 1956	7584	6948	7161	623	433	484
X 1956	792	632	768	99	225	195
V 1957	4161	3662	4624	4516	2637	2950
VIII 1957	8120	18006	17622	2799	4808	4754
IX 1957	11134	26594	21097	964	1238	1168

было 581 тыс. Преобладающими видами в этот период были *Melosira islandica* и *M. italica*, представленные по всему водохранилищу примерно в равном количестве. Общая численность этих двух видов в среднем по водохранилищу достигала 347 тыс. клеток в 1 л.

К июню общая биомасса и численность фитопланктона значительно возросли (табл. 2). Как и в мае преобладали диатомовые. Они составляли 91,3% общей биомассы. Руководящими видами в июне были *Melosira italica* и *Asterionella formosa*. В среднем по водохранилищу число клеток в 1 л первой было 1604 тыс., а второй — 304 тыс. Роль в планктоне *M. islandica* к этому времени резко снизилась.

Синезеленые в большей части водохранилища в июне практически отсутствовали. Заметное их развитие было установлено лишь в районе Чкаловска, где они были представлены в основном *Aphanizomenon flos-aquae* (2301 тыс. клеток в 1 л) и *Microcystis aeruginosa* (2378 клеток в 1 л).

Начиная с июля состав фитопланктона речного участка существенно отличается от озерного. Это различие вызвано в основном неодинаковой

проточностью этих участков. В речном, как и весной, преобладали диатомовые. Однако удельный вес их в планктоне значительно снизился против предыдущих месяцев. Если в мае—июне диатомовые в русловом участке водохранилища составляли свыше 90% общей биомассы, то в июле лишь 60%, в августе 35%, в сентябре 40%. К этому времени существенное место в планктоне речного участка занимают зеленые и синезеленые водоросли, причем максимальная биомасса зеленых приходится на август, а синезеленых — на сентябрь (рис. 1). Руководящими видами диато-

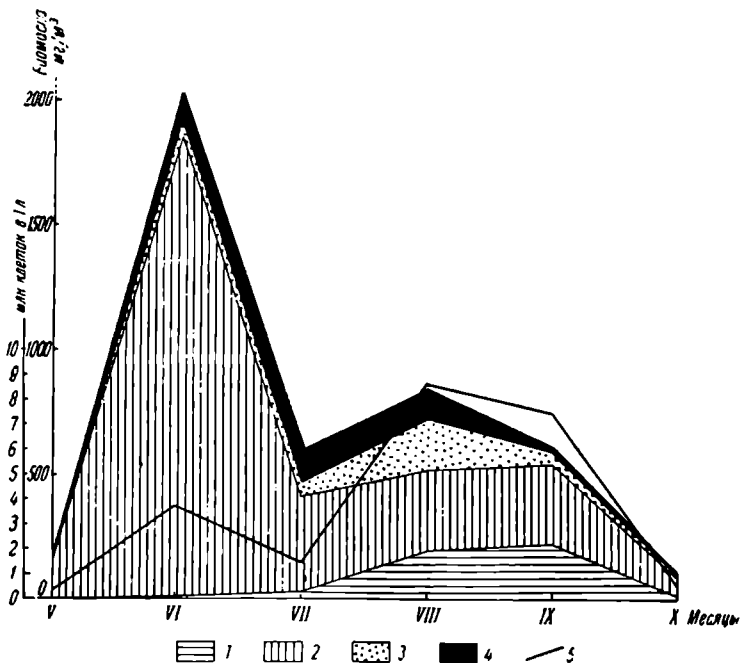


Рис. 1. Сезонная динамика средней биомассы и численности фитопланктона в речной части Горьковского водохранилища в 1956 г.

1 — синезеленые; 2 — диатомовые; 3 — протококковые; 4 — прочие;
5 — численность.

мовых в русловом участке с июля по октябрь были *Melosira italica* и *Stephanodiscus astraea*. Численность первого вида в августе 1956 г. колебалась в пределах от 20 до 176 тыс., а второго — от 32 до 83 тыс. клеток в 1 л. Этим видам сопутствовали *Melosira distans* v. *alpigena*, *Stephanodiscus Hantzschii*, представленные в значительно меньшем количестве. Из синезеленых в речном участке водохранилища преобладали *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*, причем численность первой в июле и в первой половине августа была значительно выше, чем второй. В конце августа и в сентябре средняя численность *Microcystis* была много большей, чем *Aphanizomenon* (табл. 3).

Кроме упомянутых видов, из синезеленых в планктоне речного участка в 1956 г. в значительном количестве встречались *Gomphosphaeria lacustris*, *Coelosphaerium dubium*, *Anabaena flos-aquae* и *Woronichinia Naegeliania*. Довольно часто встречались также *Gloeocapsa* sp. sp и *Phormidium* sp. sp.

Т а б л и ц а 3

Средняя численность (тыс. клеток в 1 л) *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae* в поверхностном трехметровом слое воды Горьковского водохранилища в 1956 г.

Водоросли	Речной участок				Озерный участок			
	июль	август		сентябрь	июль	август		сентябрь
		I декада	III декада			I декада	III декада	
<i>Microcystis aeruginosa</i>	18	330	2254	4853	431	2066	5536	2671
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	112	718	1674	1491	9061	1456	1064	642

Зеленые водоросли речного участка водохранилища были представлены в основном протококковыми, среди которых наиболее часто встречались *Dictyosphaerium pulchellum* (количество клеток в 1 л воды в некоторых местах превышало 2 млн). Довольно частыми здесь были также *Coelastrum microporum*, *Tetrastrum glabrum*, *Pediastrum tetras*, *P. duplex*, *Sc. quadricauda* v. *abundans*, *Sc. quadricauda* v. *dentatus*, *Sc. acuminatus*, *Micractinium bornhemiense* и *Oocystis solitaria*.

В летний период в июле 1956 г. в озерном участке водохранилища, характеризующемся малой проточностью, преобладали синезеленые. Биомасса их в это время была 400 мг/м³, что составляло более 50% всей биомассы фитопланктона. Среднее число клеток синезеленых в 1 л достигало 4.5 млн. Начиная с августа количество этих водорослей здесь постепенно снижается, однако до конца сентября они все еще играли большую роль в планктоне (рис. 2).

Синезеленые в озерном участке были представлены в основном теми же видами, что и в речном. Так же как и в речном участке, численное преобладание *Aphanizomenon flos-aquae*, имеющее место в начале вегетационного периода, в дальнейшем переходит к *Microcystis aeruginosa*. Однако в озерном участке преобладание *Microcystis* над *Aphanizomenon* наступило несколько раньше, чем в речном. Уже в первой декаде августа количество клеток *Microcystis* было гораздо выше, чем *Aphanizomenon*. К концу августа численность первого вида была выше, чем второго, более чем в 4.5 раза (табл. 3).

Большая роль в летний период в планктоне озерного участка принадлежит также диатомовым. Так, в августе биомасса их достигала 400 мг/м³, что составляло 33% всей биомассы фитопланктона. Руководящие виды диатомового планктона в озерном участке были *Melosira italica* (273 тыс. клеток в 1 л), *Asterionella formosa* (53 тыс. клеток в 1 л), *Melosira Binderana* (77 тыс. клеток в 1 л). Довольно частыми из этой группы были также *Fragilaria capucina* и *Fr. crotonensis*. Зеленые водоросли в озерном участке наибольшую биомассу дают в июле—августе. В отличие от речного участка здесь значительную их часть составляют *Ulothrichales* (*Ulothrix tenuissima*, *U. aequalis*, *Binuclearia tetrapa*). Протококковые в озерном участке были представлены в основном теми же видами, что и в речном.

Фитопланктон в речном участке в течение вегетационного периода имеет два максимума общей биомассы: один в июне, за счет развития

главным образом диатомовых, другой — в августе, за счет диатомовых, синезеленых и зеленых, представленных в это время примерно в равных количествах (рис. 1). В июне общая биомасса фитопланктона достигала 2 г/м^3 , а в августе была только немногим больше 1 г/м^3 . Начиная с сентября в речном участке водохранилища наблюдается падение общей биомассы. В октябре этого года она составляла всего 110 мг/м^3 . К этому времени удельный вес синезеленых в планктоне резко снизился и основная его масса, как и весной, была представлена диатомовыми.

Сезонное изменение общей численности фитопланктона в речном участке не соответствует изменению общей его биомассы. Максимальная

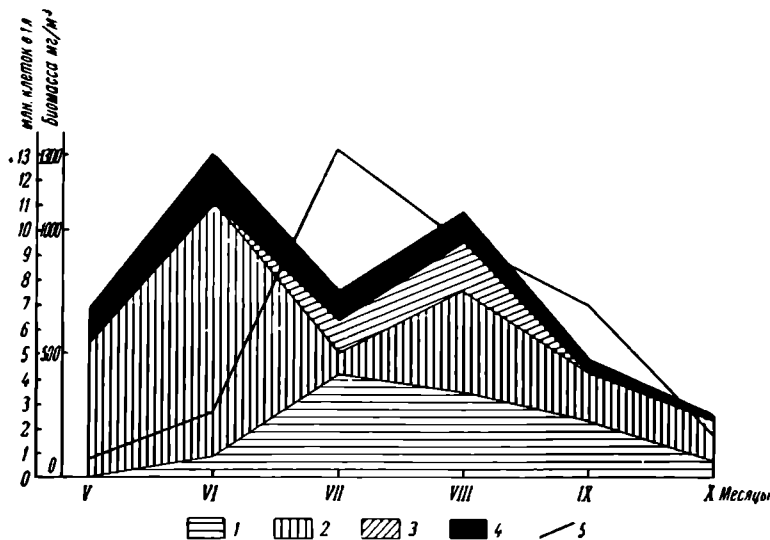


Рис. 2. Сезонная динамика средней биомассы и численности фитопланктона в озерной части Горьковского водохранилища в 1956 г.

1 — синезеленые; 2 — диатомовые; 3 — улотриксомые; 4 — прочие; 5 — численность.

численность приходится на август—сентябрь, когда она колеблется в пределах от 8 до 9.5 млн клеток в 1 л.

В озерном участке фитопланктон в течение вегетационного периода также дает два максимума биомассы, которые, как и в речном участке, приходятся на июнь и август, причем июньский максимум, который в основном определялся развитием диатомовых, в озерном участке значительно ниже, чем в речном (рис. 1 и 2). Августовский же максимум общей биомассы фитопланктона в озерном участке несколько выше, чем в речном. Наиболее высокая общая численность фитопланктона в озерном участке приходится на июль (13.4 млн клеток в 1 л).

Средняя биомасса фитопланктона за вегетационный период в речном и озерном участках была почти одинаковой. В первом она составляла 729 мг/м^3 , а во втором 738 мг/м^3 . Общая же численность водорослей в озерном участке была выше, чем в речном. В озерном в среднем за вегетационный период она достигала 4 млн, а в речном — 3.2 млн клеток в 1 л. Как видно из рис. 1 и 2, максимум общей численности фитопланктона не совпадает с максимумом общей биомассы, что вполне естественно, так

как клетки разных видов водорослей различны по размерам и массе. Наибольшая численность фитопланктона обычно приходится на те сроки, когда отмечается значительное развитие синезеленых, хотя биомасса последних бывает значительно ниже биомассы других групп.

Соотношение биомассы синезеленых и диатомовых в планктоне речного и озерного участков разное. В речном участке в среднем за вегетационный период синезеленые составляют 11.8% всей биомассы, а в озерном — 24.7%. Диатомовые в речном участке за этот же период составляют 69.5% общей биомассы, а в озерном — 57.4%. В обоих участках водохранилища в течение большей части вегетационного периода преобла-

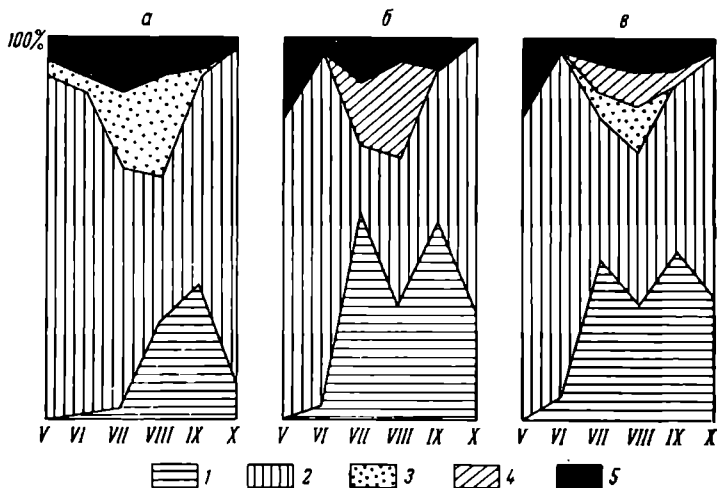


Рис. 3. Процентное соотношение средней биомассы основных групп фитопланктона в Горьковском водохранилище в мае—октябре 1956 г.

а — речной участок; б — озерный участок; в — по водохранилищу в целом. 1 — синезеленые; 2 — диатомовые; 3 — протокочковые; 4 — эвотриковые; 5 — прочие.

дают диатомовые (рис. 3). Несколько более высокая биомасса синезеленых, по сравнению с диатомовыми, за вегетационный период 1956 г. наблюдалась только в июле и сентябре, и то лишь в озерном участке. В целом по водохранилищу за весь вегетационный период 1956 г. преобладали диатомовые (рис. 3). Они составляли 60% всей биомассы, тогда как синезеленые — 22.4%. Если учесть, что интенсивность фотосинтеза диатомовых значительно выше, чем синезеленых (Пырина, 1959), то на основании приведенных данных можно считать, что в Горьковском водохранилище большая часть органического вещества продуцируется диатомовыми водорослями. Сорокин же (1959), сопоставляя сезонную динамику не биомассы, а численности отдельных групп водорослей с ходом общей продукции органического вещества, естественно пришел к заключению, что основная часть продукции (больше $\frac{2}{3}$) приходится на долю синезеленых.

Сезонное изменение биомассы основных групп и руководящих видов фитопланктона Горьковского водохранилища в 1957 г. было примерно таким же, как и в 1956 г. Общая же биомасса фитопланктона, соотношение биомассы его основных групп и роль некоторых видов в планктоне

в аналогичные сроки этих лет были разными. Так, в мае 1957 г. по всему водохранилищу преобладали диатомовые. Они составляли 89% всей биомассы. Руководящими видами планктона, как и в мае 1956 г., были *Melosira islandica* и *M. italica*, общая численность которых в среднем по водохранилищу достигала 2753 тыс. клеток в 1 л. В отличие от мая 1956 г. численность *Melosira italica* и *M. islandica* в разных районах водохранилища была различной. В верхней части водохранилища было больше *M. islandica*, в среднем численность этих двух видов была примерно одинаковой, а в приплотинном участке *M. italica* значительно преобладала над *M. islandica*.

Большой численности в планктоне в мае 1957 г. достигли также *Asterionella formosa* (547 тыс. клеток в 1 л), *Melosira Binderana* (279 тыс.), *Diatoma elongatum* (51 тыс.), *Melosira granulata* (167 тыс.), *M. italica* v. *tenuissima* (77 тыс.) и *Stephanodiscus astraea* (67 тыс.). При этом первые три вида более обильно представлены в озерной части водохранилища, а три последние — в речной. Довольно часто встречались в майском планктоне также *Cyclotella comta*, *Stephanodiscus Hantzschii*, *Fragilaria capucina* и *Melosira distans* v. *alpigena*.

В августе 1957 г. процент диатомовых был значительно выше, чем в августе 1956 г. Если в 1956 г. эти водоросли составляли 38.1% всей биомассы, то в 1957 г. около 64%. Руководящие виды диатомовых в речном участке были *Melosira italica* (4218 тыс. клеток в 1 л), *Stephanodiscus astraea* (296 тыс.); в озерном — *Melosira italica* (3632 тыс.), *M. Binderana* (2081 тыс.), *Asterionella formosa* (220 тыс.), *Melosira distans* v. *alpigena* (115 тыс.). Довольно часто, но в значительно меньшем количестве, чем эти виды, по водохранилищу в августе 1957 г. встречались из диатомовых *Melosira italica* v. *tenuissima*, *M. granulata*, *Cyclotella catenata*, *Diatoma elongatum*, *Fragilaria capucina*, *F. crotonensis*, *Synedra berolinense*, *Melosira varians* и др.

Второе место по биомассе после диатомовых в августе 1957 г. занимали синезеленые. Их биомасса составляла 680 мг/м³, а численность превышала 8 млн клеток в 1 л. Основную часть их биомассы в озерном участке составляли *Microcystis aeruginosa* (3480 тыс. клеток в 1 л), *Coelosphaerium dubium* (3140 тыс.), *Aphanizomenon flos-aquae* (2411 тыс.), *Woronichinia Naegeliania* (1516 тыс.). Были довольно обильны численно, но давали незначительную биомассу в озерном участке *Microcystis pulverea* (1820 тыс.), *Aphanothece clathrata* (1340 тыс.), *Phormidium* sp. sp.

В речном участке водохранилища основную биомассу синезеленых составляли *Microcystis aeruginosa* (968 тыс.), *Aphanizomenon flos-aquae* (344 тыс.), *Gomphosphaeria lacustris* (384 тыс.), *Woronichinia Naegeliania* (516 тыс.).

Зеленые водоросли в августе 1957 г. были представлены в основном теми же видами, что и в 1956 г.

В сентябре 1957 г. в планктоне преобладали синезеленые. Наиболее интенсивное их развитие в этом месяце наблюдалось в озерном участке, где их численность превышала 26 млн клеток в 1 л, а биомасса достигала 1.2 г/м³. Биомасса диатомовых в это время была всего 71 мг/м³.

В 1957 г. наибольшую часть биомассы фитопланктона также составляли диатомовые. Преобладание биомассы диатомовых над синезелеными в среднем за вегетационный период характерно также для Рыбинского, Ивановского и Угличского водохранилищ, расположенных, как и Горьковское, в лесной полосе, и определяется в основном зональными климатическими условиями.

Сопоставление данных по биомассе и численности фитопланктона Горьковского водохранилища за май, август и сентябрь 1956 г. с аналогичными данными для 1957 г. показывает, что в 1956 г. фитопланктон водохранилища был в несколько раз беднее, чем в 1957 г. (табл. 2). В 1956 г. он был также значительно беднее, чем в Рыбинском водохра-

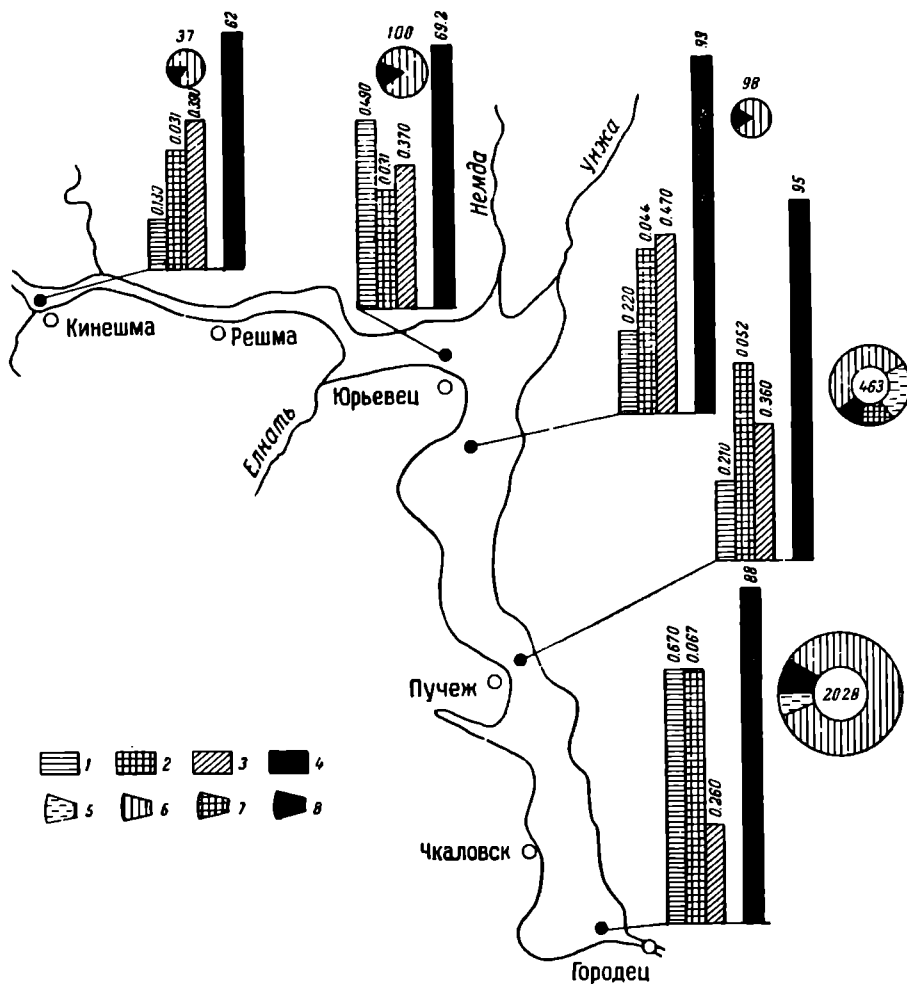


Рис. 4. Биогенные элементы (мг/л), цветность воды (градусы) и биомасса фитопланктона (мг/м³) в Горьковском водохранилище в мае 1956 г.

1 — N; 2 — P; 3 — Fe; 4 — цветность; 5 — золотистые; 6 — диатомовые; 7 — шпрофитовые; 8 — прочие.

нилище, о чем свидетельствуют данные средней численности и биомассы синезеленых и диатомовых, представляющих основную часть фитопланктона этих водохранилищ (табл. 4).

Общая биомасса фитопланктона Горьковского водохранилища, рассчитанная на всю его толщу воды, в среднем за вегетационный период с мая по октябрь включительно составляла всего 727 мг/м³, а средняя численность — 4.7 млн клеток в 1 л. Судя по данным, за май и август

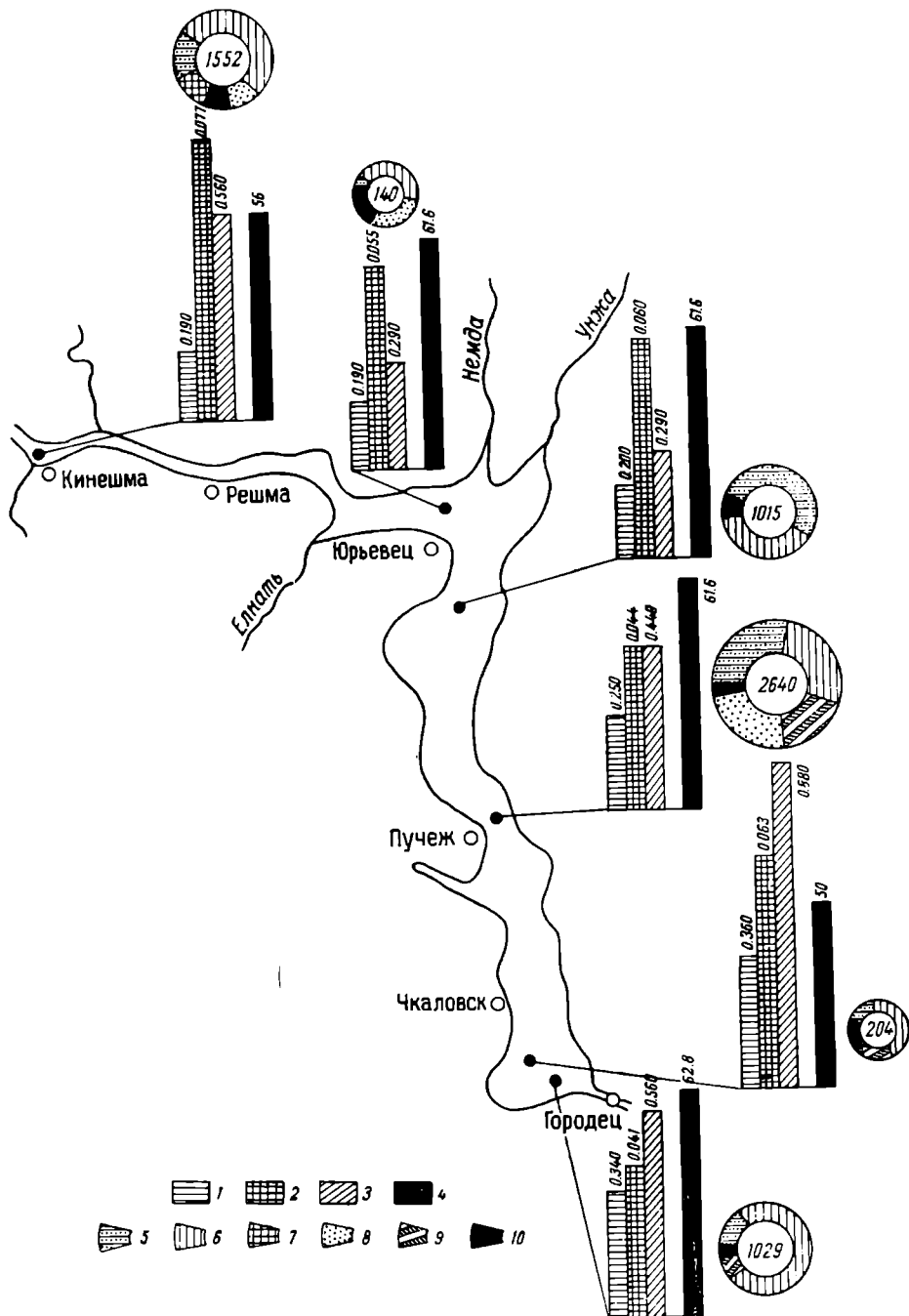


Рис. 5. Биогенные элементы (мг/л), цветность воды (градусы) и биомасса фитопланктона (мг/м³) в Горьковском водохранилище в августе 1956 г.

1 — N; 2 — P; 3 — Fe; 4 — цветность; 5 — синезеленые; 6 — диатомовые; 7 — пиррофитовые; 8 — протококковые; 9 — улотриновые; 10 — прочие.

биогенных элементов в воде водохранилища в 1956 г. было гораздо больше, чем в 1957 г. (рис. 4—7). Следовательно, слабая продукция водорослей в водоеме в 1956 г. была вызвана не недостатком питательных веществ, а какими-то другими факторами.

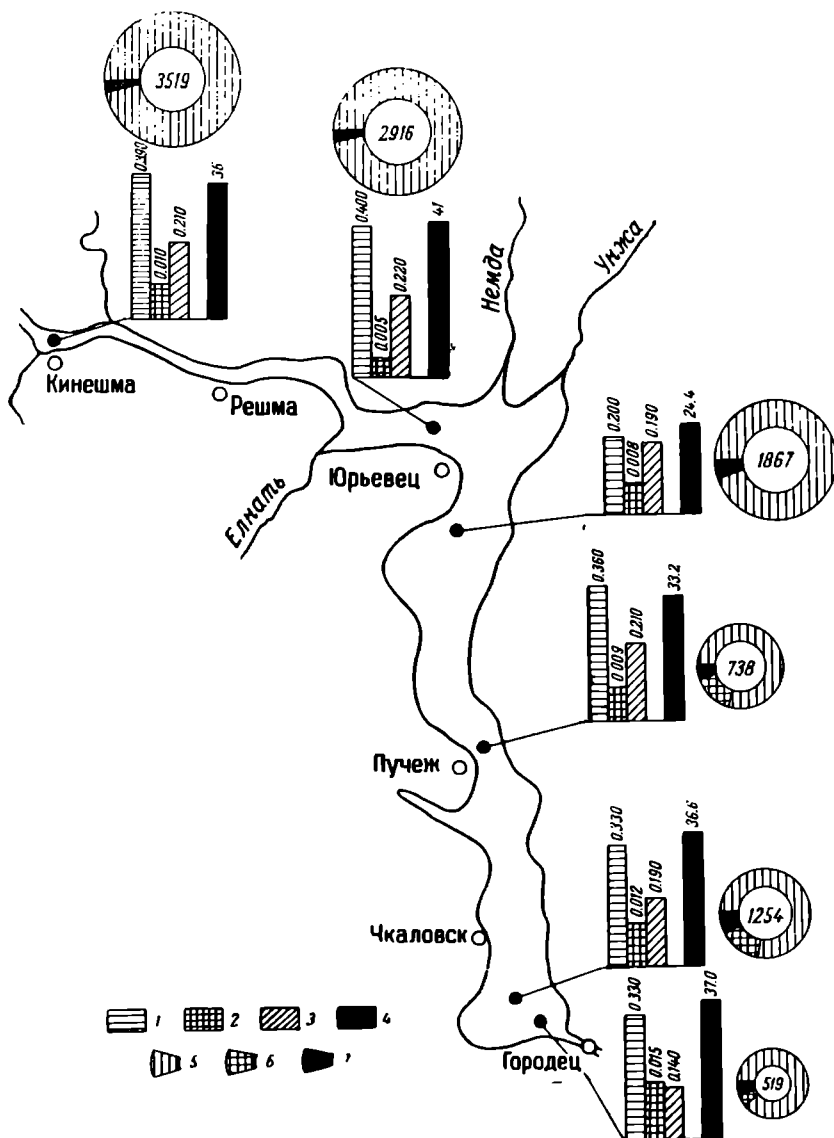


Рис. 6. Биогенные элементы (мг/л), цветность воды (градусы) и биомасса фитопланктона (мг/м³) в Горьковском водохранилище в мае 1957 г.

1 — N; 2 — P; 3 — Fe; 4 — цветность; 5 — диатомовые; 6 — пиррофитовые; 7 — прочие.

Основной причиной, определившей сравнительно низкую биомассу фитопланктона Горьковского водохранилища в первый год его существования, было, по-видимому, повышенное содержание в его воде гуминовых веществ вследствие залития значительной территории заболоченных

была ниже 1° (Буторин, 1959). Развитие водорослей в этот период в Горьковском водохранилище лимитируется в основном температурой, в результате чего наблюдается и повышение общей их биомассы по направлению к плотине (рис. 4). После прогрева водохранилища, когда больших различий в температуре отдельных его районов не наблюдается, решающим фактором в распределении биомассы фитопланктона по продольной оси становится его проточность. В районах с большой проточностью общая биомасса фитопланктона по направлению к плотине падает. В районах же с незначительными скоростями течения она в этом направлении возрастает. Таким образом, весной и осенью, когда во всех водохранилищах наблюдается большая проточность при сходных температурах, по всей его акватории наблюдается падение общей биомассы фитопланктона по направлению к плотине. Так, в мае, 1957 г., когда температура воды в некоторых местах водохранилища достигала 15.5° и разница между отдельными его участками не превышала 2.5° , максимальная биомасса фитопланктона была отмечена в районе Кинешмы. По направлению к плотине она постепенно снижалась и на расстоянии 3 км от нее была минимальной (рис. 6). Примерно такой же характер носило распределение общей биомассы фитопланктона по продольной оси водохранилища в июне 1956 г. Летом снижение общей биомассы фитопланктона по направлению к плотине наблюдается лишь в речном участке, где сохраняется большая проточность. В озерном же, где проточность в летний период незначительна, общая биомасса фитопланктона по направлению к плотине, как правило, повышается (рис. 5, 7). В районе резкой смены скоростного режима водохранилища биомасса фитопланктона обычно очень низка. Летом это чаще всего наблюдается на участке между устьем Елнати и Юрьевцем. Такая зависимость распределения общей биомассы фитопланктона водохранилища от его проточности, как было установлено раньше (Приймаченко, 1960), определяется различным отношением руководящих видов фитопланктона к течению.

Резкое падение общей биомассы фитопланктона, как правило, наблюдается также в районе подсоса воды гидроэлектростанцией (примерно в 3—5 км от плотины).

Весьма неравномерное распределение биомассы фитопланктона наблюдается и по поперечному сечению водохранилища, особенно в озерной его части. Сравнительной бедностью фитопланктона характеризуется участок водохранилища близ устьев рр. Немды и Унжи. Это объясняется разбавлением фитопланктона водохранилища водами этих рек, в которых на протяжении всего вегетационного периода фитопланктон гораздо беднее, чем в Волге и в Горьковском водохранилище.

На распределение фитопланктона в водохранилище оказывают влияние также ветровые течения, особенно в период массового развития синезеленых. Наиболее высокая биомасса этих водорослей, как правило, наблюдается в районе нагонных ветров.

Вертикальное распределение общей биомассы фитопланктона определяется его составом, метеорологическими условиями и степенью проточности водоема. В речном участке водохранилища, где на протяжении всего вегетационного периода существует значительная проточность, определенной закономерности в распределении биомассы фитопланктона по глубинам не наблюдается (табл. 5). Также она отсутствует и в озерном участке весной. Летом, когда скорости течения в этом участке незначительны, а ветровые течения слабы, наблюдается прямая стратификация общей биомассы фитопланктона (табл. 6). Основная биомасса синезеленых

Таблица 5

Вертикальное распределение фитопланктона в речном участке Горьковского водохранилища

Место наблюдений	Дата	Ветер. м/сек.	Горизонт	Биомасса (мг/м³)		
				сине-зеленые	диатомовые	общая
Кострома	2 VIII 1957	2.97	0.5—1	31	1192	1863
			4—4.5	181	3400	4621
			8.5—9	11	2369	2890
Кинешма	15 IX 1956	2.97	0—2	784	208	1063
			4—5	2030	354	2654
			9—10	2410	349	3054
			11—12	960	446	1672
Кинешма	4 VIII 1957	6.6	0.5—1	17	2569	4256
			2.5—3	201	1580	2110
			5.5—6	383	4236	6052
			11.5—12	84	906	1217
Кинешма	28 VIII 1956	7.2	0—2	1098	293	1810
			4—5	116	256	464
			6—7	46	296	430

Таблица 6

Вертикальное распределение фитопланктона в озерном участке Горьковского водохранилища

Место наблюдений	Дата	Ветер. м/сек.	Горизонт	Биомасса (мг/м³)		
				сине-зеленые	диатомовые	общая
Пучеж	6 VIII 1957	0.9	0—0.5	1174	1955	5649
			2.5—3	821	3231	6660
			4.5—5	411	3016	6151
			9.5—10	3	1694	1995
Пучеж	6 VIII 1957	2.5	0—0.5	4859	3953	12449
			2.5—3	1577	3203	7926
			8.5—9	472	2029	4662
			17.5—18	22	190	309
Чкаловск	23 VIII 1956	2.2	0—2	6207	78	6477
			5—6	392	60	536
			11—12	352	87	546
Чкаловск	7 VIII 1957	2.7	0—0.5	2581	4166	6419
			2.5—3	1551	5435	9055
			8.5—9	255	1874	2521
			17.5—18	61	155	228
Чкаловск	7 VIII 1957	5.7	0—0.5	596	6804	10906
			2.5—3	1982	5751	8916
			6.5—7	2414	2249	5363
			13.5—14	150	2136	3438
Чкаловск	9 IX 1956	10.38	0—2	570	190	714
			4—5	1126	58	1246
			9—10	962	150	1182
В 5 км от плотины	9 VIII 1957	20.74	0—0.5	260	3161	3781
			2.5—3	386	3378	4886
			4.5—5	508	1641	2659
			9.5—10	415	4488	7520
			19.5—20	344	2765	3650

при этом концентрируется в слое воды от 0 до 3 м. Ниже этого горизонта биомасса синезеленых резко снижается и на глубине 9 м оказывается совсем ничтожной. Диатомовые при таких условиях распространяются на большие глубины (табл. 6). Основная их биомасса в летний период концентрируется в слое от поверхности до 9 м, причем в противоположность синезеленым часто на глубине до 2 м их оказывается значительно меньше, чем в слое от 2 до 5 м. Такая картина вертикального распределения фитопланктона в озерной части водохранилища резко нарушается вследствие ветровых перемешиваний (табл. 6). В период сильных ветров значительное количество как диатомовых, так и синезеленых встречается даже на глубине до 20 м.

В речном участке ветровые течения на вертикальное распределение фитопланктона не влияют (табл. 5).

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

За вегетационный период 1956 и 1957 гг. в толще воды Горьковского водохранилища было обнаружено свыше 300 видов и разновидностей водорослей, значительная часть которых представляет собой формы обрастания и бентоса. Наиболее разнообразен фитопланктон водохранилища летом, когда протококковые, синезеленые, эвгленовые и конъюгаты представлены наибольшим числом видов. Диатомовые наиболее разнообразны весной. Видовое разнообразие диатомовых летом особенно резко уменьшается в озерной части водохранилища вследствие выпадения из толщи воды бентосных и эпифитных форм.

Доминирующей по биомассе группой фитопланктона в первые два года существования Горьковского водохранилища являлись диатомовые. В значительном количестве здесь также были представлены синезеленые, протококковые и улотриковые. Весной, в период значительной проточности всего водохранилища, существенных различий в составе фитопланктона отдельных его участков не наблюдалось. Всюду доминировали диатомовые с руководящими видами *Melosira italica*, *M. islandica*, *Stephanodiscus astraea*. Также не наблюдалось особых различий в вертикальном распределении биомассы фитопланктона по участкам водохранилища.

Летом в результате резкой разницы в гидрологическом режиме речного и озерного участков фитопланктон их весьма различен. В речном — основную его часть составляли диатомовые с руководящими видами *Melosira italica* и *Stephanodiscus astraea* и протококковые; в озерном — диатомовые, с руководящими видами *Melosira italica*, *M. Binderana*, *Asterionella formosa*; синезеленые, с руководящими видами *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*, и улотриковые. Наблюдаются также существенные различия между участками и в вертикальном распределении биомассы фитопланктона. В речном определенной закономерности распределения общей биомассы от поверхности до дна не наблюдается; в озерном — при условии штилевой погоды отмечена прямая стратификация биомассы синезеленых. Диатомовые при этом концентрируются обычно на горизонте от 2 до 9 м. Биомасса фитопланктона в обоих участках водохранилища имеет один максимум в июне, в основном за счет диатомовых, другой — в августе за счет диатомовых, синезеленых, протококковых и улотриковых.

В составе фитопланктона, соотношении биомассы основных его групп и сезонной динамике общей биомассы в первые два года существования водохранилища значительных различий не наблюдалось. Численность

и биомасса же фитопланктона водохранилища в эти годы были весьма различны. В 1956 г. они были в несколько раз ниже, чем в 1957 г., что объясняется, вероятно, большим содержанием в 1956 г. гуминовых веществ в водах водохранилища.

ЛИТЕРАТУРА

- Б у т о р и н Н. В. 1958. О скоростях течения Волги от Рыбинска до Сталинграда. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 2.
- Б у т о р и н Н. В. 1959. Изменение элементов гидрологического режима Волги на участке Горьковского водохранилища в первый год его заполнения. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- Г у с е в а К. А. 1955. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (сезонная динамика и распределение его основных групп). Тр. Биол. ст. «Борок», в. 2.
- П р и м а ч е н к о А. Д. 1959. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- П р и м а ч е н к о А. Д. 1960. Состав и основные закономерности распределения биомассы фитопланктона в водохранилищах равнинных рек европейской части СССР. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 3 (6).
- П ш р и н а И. Л. 1959. Фотосинтетическая продукция в Волге и ее водохранилищах. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 3.
- С о р о к и н Ю. И., Е. П. Р о з а н о в а и Г. А. С о к о л о в а. 1959. Изучение первичной продукции в Горьковском водохранилище с применением C^{14} . Тр. Всес. гидробиол. общ., т. IX.
- Ф о р т у н а т о в М. А. 1959. Цветность и прозрачность Рыбинского водохранилища как показатели его режима. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 2 (5).
-

Л. Г. Б у т о р и н а

ФИТОПЛАНКТОН ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В 1954—1956 гг.

ВВЕДЕНИЕ

Сведения о гидрологическом и гидрохимическом режиме Иваньковского водохранилища имеются в работах Ласточкина (1939), Себенцова, Биск, Мейснер (1940), Гавеман (1955), Буторина (1959), Зиминской (1959), Щербакова (1941).

Гидробиологическое исследование на этом водоеме производилось Ласточкиным (1939), Неизвестной-Жадиной (1941), Мордухай-Болтовской (1959), Фенюк (1959).

Фитопланктон Иваньковского водохранилища был впервые исследован Е. С. Неизвестной-Жадиной (1941) в 1937—1938 гг., т. е. в годы его наполнения, В ее работе приводится подробный список видов фитопланктона и некоторые данные по его численности, относящиеся главным образом к летнему периоду. В августе 1953 г. исследование фитопланктона было проведено К. А. Гусевой (1955).

Настоящая работа посвящена сезонной динамике видового состава фитопланктона Иваньковского водохранилища и изменениям, происшедшим в нем за 17 лет существования водоема. Всего в течение 1954—1956 гг. было проведено семь комплексных рейсов: один летний в 1954 г. и по три сезонных — в 1955 и 1956 гг.

Взятие проб фитопланктона и их обработка производились методом, описанным в работе К. А. Гусевой (1955). Пробы брались по станциям, установленным ею же в 1953 г., расположение станций показано на рис. 1—3.

ВИДОВОЙ СОСТАВ ФИТОПЛАНКТОНА

В Иваньковском водохранилище зарегистрировано 240 видов планктонных водорослей. Их распределение по группам и плесам¹ водохранилища показано в табл. 1.

Среди зеленых водорослей (109 видов) наиболее богато представлены р. *Scenedesmus*, р. *Pediastrum* и р. *Ankistrodesmus* (Protococcineae). Среди диатомовых (80 видов) численно преобладают центрические (Centricae). Из синезеленых наиболее часто встречаются *Anabaena*, *Aphanizomenon* и *Microcystis*. Эвгленовые представлены главным образом видами *Trachelomonas*, а пирофитовые — видами *Glenodinium*.

¹ Наименования плесов Иваньковского водохранилища и их границы мы принимаем по работе В. Ф. Фенюк (1959).

Таблица 1

Количество видов водорослей

Плѣсы	Количество видов зарослей										Всего
	Cyanophyta	Bacillariophyta	Chrysophyta	Pyrophyta (Dinoflagellatae)	Euglenophyta	Chlorophyta					
						Ulothrichineae	Protococcineae	Volvocineae	Desmidiatales	Zygnematales	
Верхневолжский	14	42	1	2	8	4	61	1	7	1	141
Нижневолжский	13	47	1	3	13	4	69	1	5	1	157
Иваньковский	20	60	3	5	13	4	72	2	11	1	191
Шошинский	19	52	2	4	18	4	71	—	6	1	177
Всего в водохранилище	21	80	3	5	22	4	91	2	11	1	240
В том числе общих для всех плѣсов	10	33	1	2	7	4	49	—	4	1	111

Наибольшее количество видов обнаружено в Иваньковском плёсе, наименьшее — в Верхневолжском.

Из 240 видов водорослей 111 встречается в каждом плёсе водохранилища. Они составляют основную массу фитопланктона как по количеству видов, так и по численности и проходят от Верхневолжского плёса через все водохранилище без существенных изменений. Вниз по течению в отдельных плёсах к этим видам добавляются другие, имеющие более ограниченное распространение в водохранилище. Число этих видов, характерных только для одного плёса, невелико. В Верхневолжском плёсе их всего 3 (протококковые), в Нижневолжском — 8 (половина из них диатомовые), и только в Иваньковском их число достигает 31; среди них — золотистые, динофлагелляты, улотриковые, десмидиевые, синезеленые и эвгленовые.

Такое большое количество видов в Иваньковском плёсе связано, вероятно, с его морфометрическими особенностями и гидрологическим режимом. Изрезанность береговой линии и большое количество заливов, глубоко вдающихся в сушу, обширные прибрежные мелководья и замедленное течение создают разнообразные условия для развития водорослей. В силу этих же причин фитопланктон в заливах здесь значительно богаче и разнообразнее по своему составу, чем в русловой части плёса. Из 191 вида водорослей Иваньковского плёса 68 видов резко различаются по месту своего обитания, причем больше половины найдено в заливах (38 видов). А из 31 вида водорослей, свойственных только одному Иваньковскому плёсу, 16 — обитатели его заливов. В русловых участках плёса преобладают диатомовые, а для побережья и заливов характерно преобладание синезеленых, золотистых, эвгленовых, протококковых и десмидиевых. При сопоставлении видового состава водорослей пограничных участков Нижневолжского и Иваньковского плёсов видно, что фитопланктон первого из них имеет несколько большее число видов, общих с русловой частью Иваньковского плёса, чем с его заливами.

При переносе фитопланктона вдоль водохранилища часть видов Верхневожского плёса постепенно выпадает в тех или других участках водохранилища, но появляются новые виды, характерные только для одного или нескольких плёсов. Количество появляющихся видов значительно превышает число выпавших, чем и объясняется видовое обогащение каждого последующего плёса. Особенно велико число выпавших видов при переходе из Нижневожского в Ивановский плёс.

Обособленное положение, наличие обширных мелководий, сильно изрезанные берега, масса больших и малых островов, а также отсутствие проточности в вегетационный период обуславливают своеобразный состав фитопланктона Шошинского плёса. Отдельные участки его по составу

Таблица 2

Количество видов водорослей на станциях Шошинского плёса и прилегающих к нему станциях Верхне- и Нижневожских плёсов

Тип водорослей	Станции Шошинского плёса			Станции Верхне-Нижневожские	
	1	2	3	4	5
Cyanophyta	17	18	16	10	9
Bacillariophyta	43	31	39	37	34
Chrysophyta	1	1	2	1	1
Pyrrophyta (Dinoflagellatae)	2	4	3	2	2
Euglenophyta	15	12	9	8	8
{ Volvocineae	4	4	3	4	3
{ Protococcineae	58	55	48	49	54
{ Ulothrichineae	—	—	—	1	1
Cbolorophyta { Desmidiaceae	3	4	3	3	2
{ Zygnematales	1	1	1	1	1
Всего	144	130	124	116	115

планктона резко отличаются друг от друга. На приустьевой участок значительное влияние оказывают примыкающие к нему вожские плёсы (табл. 2). Так, на станции 3 из 124 видов 45% приносится в результате водообмена с вожскими плёсами: 23 вида из Верхневожского, 17 из Нижневожского и 15 видов — общие для обоих этих плёсов. По мере продвижения к верхней части Шошинского плёса влияние фитопланктона вожских плёсов несколько снижается, и в самых верхних его участках (станция 1), типично мелководно-застойных, число речных видов не превышает 34, что составляет 24% от общего числа видов этого плёса. Общее количество видов фитопланктона здесь заметно выше, чем на соседних вожских станциях и постепенно увеличивается в направлении к его головному, истоковому, участку (станция 1). Видовое богатство мелководного участка обусловлено более бурным развитием протококковых, диатомовых и эвгленовых водорослей (табл. 2). Таким образом, на формирование видового состава фитопланктона Шошинского плёса оказывают влияние как вожские плёсы, так и мелководный, истоковый, его участок. Однако в разные сезоны года роль этих двух источников различна. Ранней весной и осенью фитопланктон Шошинского плёса имеет более речной характер, а поздней весной и летом он на большей территории типично мелководно-застойный.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ФИТОПЛАНКТОНА

Наиболее богат видами и количественно фитопланктон летом (табл. 3). В этот сезон все типы и виды водорослей достигают своего максимального развития, особенно протококковые и эвгленовые. Весной и осенью в фитопланктоне значительно меньше протококковых, эвгленовых, десмидиевых

Т а б л и ц а 3

Общее число видов водорослей по сезонам в 1954—1956 гг.

Типы водорослей	Весна	Лето	Осень
Cyanophyta	11	17	16
Bacillariophyta	57	56	52
Chrysophyta	1	—	1
Pyrrhophyta (Dinoflagellatae)	4	4	2
Euglenophyta	8	22	7
Chlorophyta {	Volvocineae	5	4
	Protococcineae	86	46
	Ulothrichineae	1	—
	Desmidiaceae	9	8
	Zygnematales	1	1
Всего	144	201	147

и синезеленых. Количество видов диатомовых сохраняется приблизительно одинаковым в течение всего вегетационного периода. Они становятся ведущей группой фитопланктона в весенний и осенний периоды в результате уменьшения числа видов протококковых.

Весна

Ранней весной (рис. 2, 5 и 3, 5) биомасса фитопланктона сравнительно бедна и колеблется от 0.01 до 1.98 г/м³ (табл. 5), а число видов — от 32 до 83 (табл. 4). Наибольшую биомассу имеет планктон Шошинского плёса, наименьшую — верхние участки Верхневолжского.

К концу весеннего периода (табл. 5) фитопланктон становится более разнообразным. В нем увеличивается количество видов (54—82), нарастая вниз по течению от Верхневолжского плёса до Иваньковского (табл. 4), а также их биомасса. Наибольшая биомасса в Нижневолжском плёсе (9.98 г/м³), а наименьшая — по-прежнему в Верхневолжском (1.94—3.9 г/м³).

В ранневесенний период по количеству видов и по биомассе преобладают диатомовые. Особенно много их в Верхневолжском плёсе, где они составляют 95% общей биомассы, хотя и представлены всего 18 видами (табл. 4).

Поздней весной (рис. 3) во всем водохранилище по количеству видов преобладают протококковые, число которых колеблется от 21 в Шошинском плёсе до 36 в Иваньковском, тогда как биомасса всех зеленых водорослей по всему водохранилищу составляет 3—11% общей биомассы, за исключением Верхневолжского плёса, где она заметно выше (32%). По биомассе в этот период по-прежнему преобладающей группой являются диатомовые, особенно в Иваньковском и Верхневолжском плёсах,

Таблица 4

Число видов фитопланктона по сезонам												
Водоросли	Верхневолжский плёс						Нижневолжский плёс					
	Весна		Лето		Осень		Весна		Лето		Осень	
	1955	1956	1954	1955	1956		1955	1956	1954	1955	1956	1956
Цианопхита	1	—	7	8	8		1	4	8	7	4	1
Бацилларифита	18	20	19	27	24		29	21	19	19	22	24
Пиррофита (Dinoflagellatae)	1	2	2	1	2		1	2	3	2	2	1
Евгленопхита	4	2	6	4	2		1	7	8	3	4	2
Хризопхита	—	—	1	—	1		—	1	—	—	1	—
{ Volvocineae	1	1	3	3	2		1	3	4	3	3	—
{ Protococcineae	7	28	38	37	37		7	30	33	53	42	11
{ Ulothrichineae	—	—	1	—	—		—	—	1	—	—	—
{ Desmidiaceae	—	2	3	5	2		—	—	2	2	1	—
{ Zygnematales	—	—	1	1	1		—	—	1	1	—	1
Всего	32	55	81	86	79	66	40	68	79	90	79	81
												42
Водоросли	Иваньковский плёс						Шошинский плёс					
	Весна		Лето		Осень		Весна		Лето		Осень	
	1955	1956	1954	1955	1956		1955	1956	1954	1955	1956	1956
Цианопхита	4	6	13	6	11		3	9	12	12	11	7
Бацилларифита	40	24	23	14	19		41	18	19	28	21	29
Пиррофита (Dinoflagellatae)	1	2	5	3	3		2	3	2	2	3	1
Евгленопхита	4	5	8	4	4		4	5	14	7	8	4
Хризопхита	—	—	1	3	1		—	1	1	1	—	—
{ Volvocineae	3	4	4	3	3		2	2	4	3	3	3
{ Protococcineae	16	36	41	47	57		22	21	36	57	35	33
{ Ulothrichineae	1	—	1	—	—		—	—	—	—	—	—
{ Desmidiaceae	—	3	7	3	4		1	—	1	4	4	4
{ Zygnematales	—	1	1	1	1		—	—	—	1	1	1
Всего	70	82	103	85	103	83	75	59	89	115	86	82

где они составляют от 54 до 93% общей биомассы. Остальные группы водорослей развиты в течение всего весеннего периода сравнительно слабо.

В Шопинском плёсе в начале весны ведущие группы (диатомовые, зеленые) представлены значительно большим количеством видов, чем в других плёсах, а также больше и общая биомасса фитопланктона (табл. 5). В конце весеннего периода на основной части его акватории преобладают синезеленые водоросли (70% биомассы), жгутиковые Ruggophyta, Euglenophyta и золотистые (21% биомассы). Однако количество их видов и численность заметно убывают по направлению к нижней, речной, части плёса. Среди синезеленых по всему плёсу довольно часто встречаются *Anabaena flos-aquae* и *A. Lemmermannii*, а в верхнем мелководном участке, кроме того, — *Anabaena spiroides*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena Scheremetievi*, *A. Hassalii* и *Microcystis pulvereae*. Среди жгутиковых и золотистых выделяются (по числу клеток в литре воды) *Dinobryon divergens*, *Glenodinium gymnodinium*, *Trachelomonas volvocina*, *T. hispida*.

Нижняя речная часть Шопинского плёса по фитопланктону сходна с Нижневолжским плёсом. Здесь наибольшей биомассой (59%) обладают жгутиковые. Диатомовые стоят на втором месте, их биомасса составляет всего 26% общей биомассы.

Таблица 5

Численность (тыс. клеток в 1 л) и биомасса (мг/м³) фитопланктона по сезонам

Плёт	№ ст.	станц.	Весна						Лето						Осень		
			13—17 V 1955		5—12 VI 1956		28 VII—3 VIII 1954		28 VII—4 VIII 1955		22—27 VIII 1956		4—14 X 1955		24—31 X 1956		
			численность	биомасса	численность	биомасса	численность	биомасса	численность	биомасса	численность	биомасса	численность	биомасса	численность	биомасса	численность
Верхневолжский	{	5	96	80	6502	3870	255391	6110	5352	3200	3718	1530	11094	550			
		4	239	360	5560	1940	5593	6170	9773	7330	4981	1460	3994	1210			
Нижневолжский	{	7	184	220	11930	9980	7406	7350	8096	3840	10255	4700	5987	840	3850	4360	
		8	154	130	11434	8510	28402	29370	7741	6730	13667	8590	15868	2790	5905	7500	
Иваньковский	{	10	115	10			14991	11030	15342	15100	9904	2280	10373	5590	6554	3200	
		11	360	450	8715	6180	216645	19830	11598	13230	16600	21330	10316	5860	4263	3420	
		14	460	330	5120	3720	81796	11220	13023	13810	20014	14170	17643	6660			
		15	381	270	7490	5800	874037	44990	8538	10000	5822	9520	6390	3370	10506	5930	
Шопинский	{	16	1272	1070	10828	5360	1309678	19330	3214	6030	14328	8370	13610	6280	20766	22230	
		1	336	320	43410	9420	69118	5310	64788	9700	21730	13780	2856	1760			
		2	2004	1980	29665	7070	166275	19150	32903	8240	19837	13220	201780	5270	2641	2990	
		3	576	460	5242	4650	10856	12710	22780	8400	43444	24910	53883	1090			

Остальные группы во всех участках плёса чрезвычайно малочисленны.

Из диатомовых в весеннем фитопланктоне всего Иваньковского водохранилища наиболее часто встречаются *Melosira italica*, а в конце весны появляются *Asterionella formosa* и *Nitzschia acicularis*. Кроме этих форм, в отдельных плёсах имеются свои специфические виды, которых значительно больше ранней весной. В волжских плёсах к таким формам относятся *Melosira granulata*, *Fragilaria capucina*, *Stephanodiscus Hantzschii*; в Иваньковском — *Asterionella formosa*, *Diatoma elongatum*, в Шопинском — *Cyclotella* sp., *Synedra ulna* и в мелководье этого плёса — *Melosira Binderana* и *Synedra acus*.

Среди протококковых по всему водохранилищу наиболее часто встречается *Scenedesmus quadricauda*, *Ankistrodesmus acicularis* и *Ankistrodesmus angustus*. Поздней весной планктон плёсов имеет больше специфических форм, чем в начале этого периода, когда лишь мелководные участки Шопинского плёса имеют специфические виды (*Pediastrum duplex* и *Scenedesmus acuminatus*). В конце весны в волжских плёсах преобладают *Scenedesmus eornis* и *S. acuminatus*, в Иваньковском и в речной части Шопинского — *Coenocystis planctonica* и *Dictyosphaerium pulchellum*.

К концу весеннего периода состав водорослей разнообразнее, а их биомасса значительно выше, чем в начале. Весной по всему водохранилищу преобладают диатомовые, количество видов которых уменьшается к концу этого периода. Раньше всего сказывается наступление летнего периода на фитопланктоне мелководной части Шопинского плёса, где начинают преобладать синезеленые.

Лето

Летом (рис. 1, 2, 6, 3, 6) количество видов водорослей увеличивается до 115 (табл. 5). Наибольшее число их в планктоне Шопинского и Иваньковского плёсов (97—98 видов), наименьшее — в Верхневолжском (79 видов) (табл. 4). Биомасса летнего фитопланктона колеблется от 1.46 до 44.99 г/м³ (табл. 5), постепенно нарастая вниз по течению. Наименьшую биомассу всегда имеет планктон волжских плёсов, особенно Верхневолжского, наибольшую — Иваньковского и Шопинского. В Иваньковском плёсе биомасса в большинстве случаев снижается по направлению к плотине, оставаясь однако выше, чем в Верхневолжском (табл. 5). Наибольшего развития достигают протококковые и диатомовые (табл. 4). Количество видов первых (от 33 до 57) всегда значительно больше, чем вторых (14—28), но биомасса протококковых нередко меньше, чем диатомовых.

В 1954 г. (рис. 1) фитопланктон водохранилища был особенно разнообразен, а в 1956 (рис. 3, 6) — наиболее однообразен. В 1954 г., кроме основных групп — протококковых и диатомовых, хорошо были развиты синезеленые, эвгленовые и десмидиевые, насчитывавшие наибольшее число видов за весь период наших наблюдений (табл. 4). В 1955 г. по всему водохранилищу хорошо были представлены только синезеленые, золотистые — лишь в одном Иваньковском плёсе, а эвгленовые — в Шопинском. Летний фитопланктон 1956 г. характеризуется уменьшением количества синезеленых, эвгленовых и десмидиевых во всем водохранилище (табл. 4).

В 1954 и 1955 гг. фитопланктон был однороден на большей части водохранилища. В эти годы в Верхневолжском плёсе наибольшую биомассу

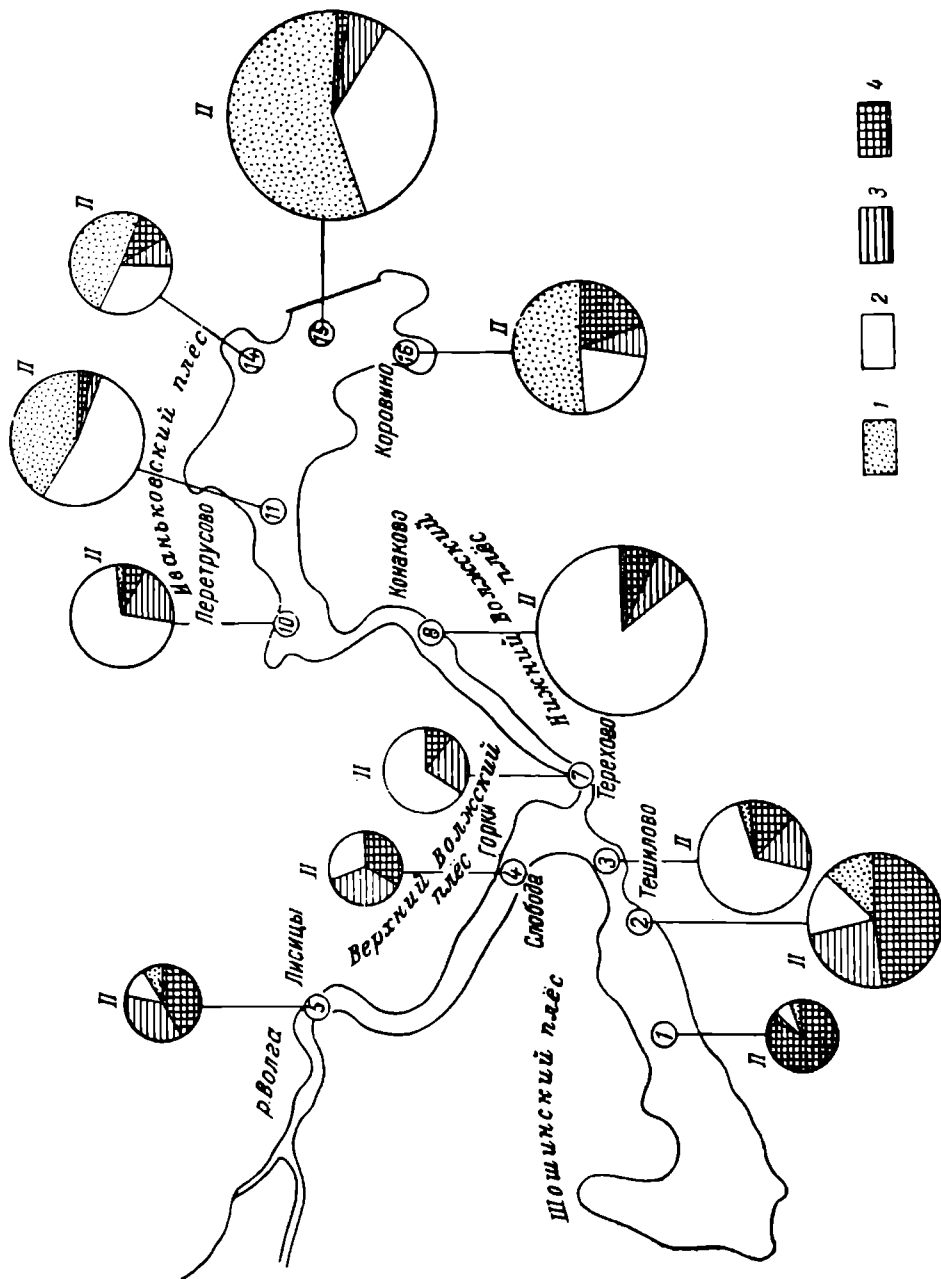


Рис. 1. Биомасса фитопланктона Ивановского водохранилища в летний период (II) 1954 г.
 1 — синезеленые; 2 — диатомовые; 3 — зеленые; 4 — желтокоричневые и золотистые; цифры в кружках — номера станций. Диаметр кругов прямо пропорционален биомассе водорослей.

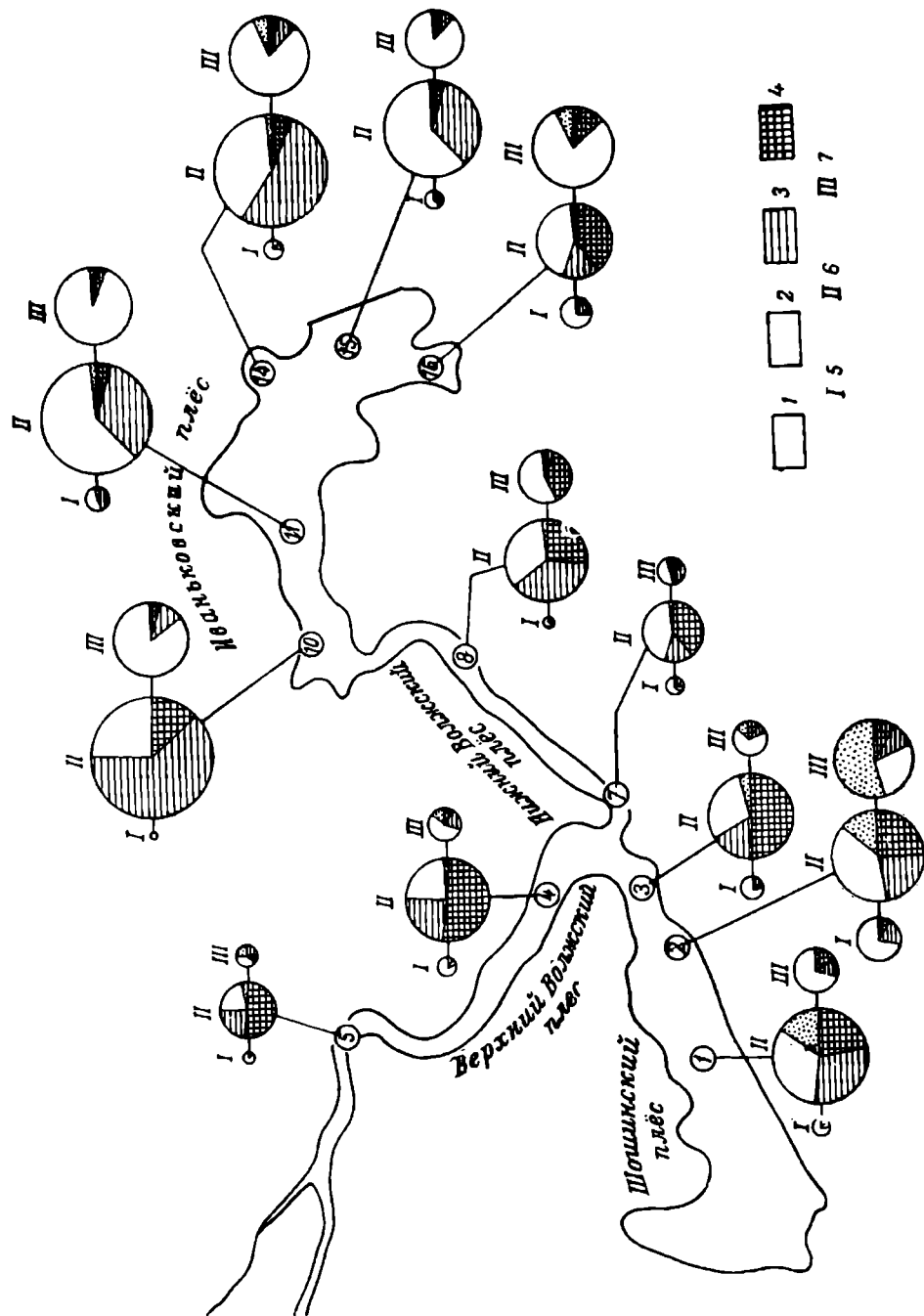


Рис. 2. Биомасса фитопланктона Ивановского водохранилища в 1955 г.

1 — синезеленые; 2 — диатомовые; 3 — зеленые; 4 — жгутиковые и золотистые; 5 — весна; 6 — лето; 7 — осень.

имели жгутиковые (Pyrrophyta и Euglenophyta) и золотистые, составлявшие 43—54% общей биомассы, кроме того, в этом плёсе, особенно в его нижней части, хорошо были развиты зеленые и диатомовые. В Нижне-

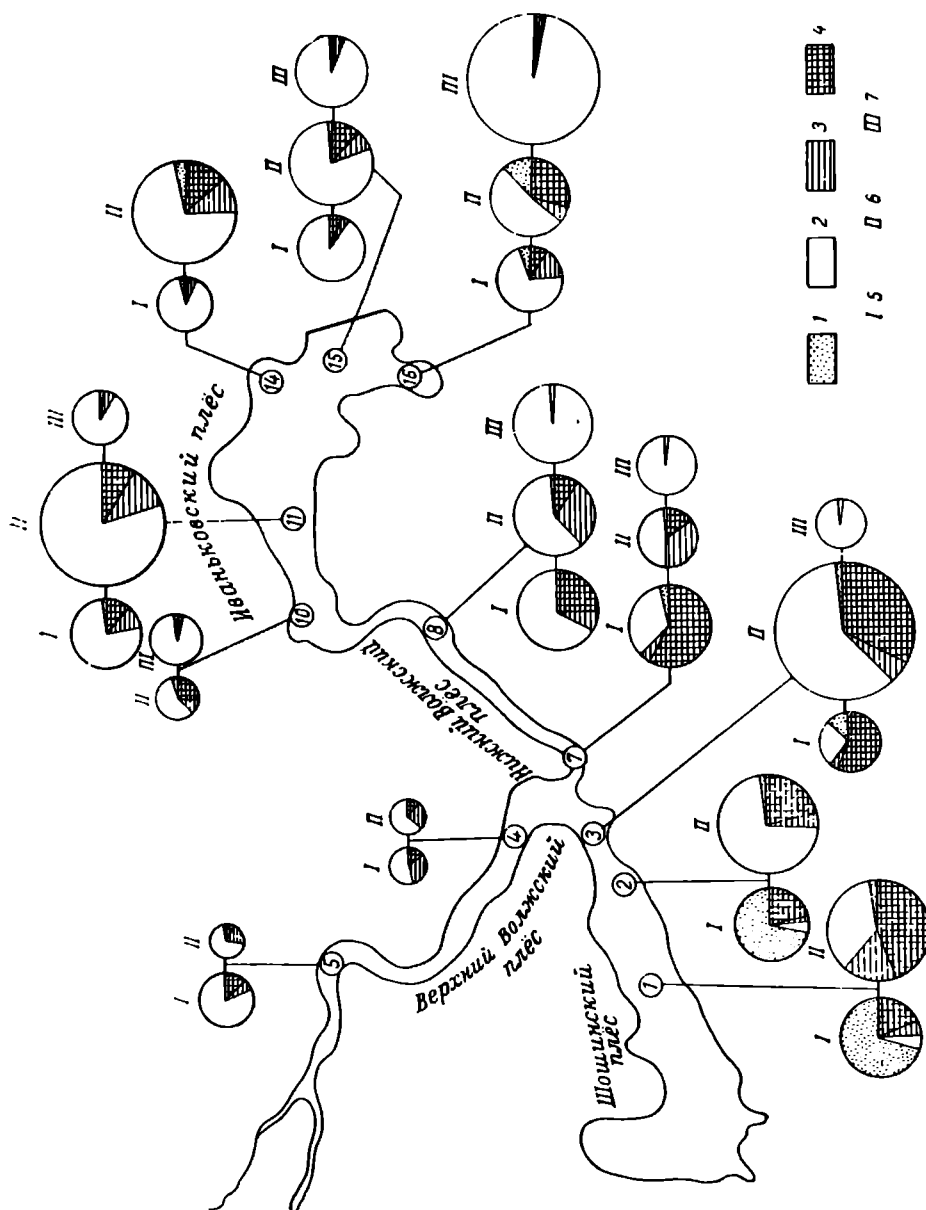


Рис. 3. Биомасса фитопланктона Иваньковского водохранилища в 1956 г.

Обозначения см. на рис. 1 и 2.

волжском плёсе жгутиковые и золотистые замещаются диатомовыми, составляющими здесь от 44 до 86% общей биомассы.

Пограничные участки Иваньковского и Нижневолжского плёсов всегда имеют общий состав фитопланктона, но вниз по течению к плотине происходит постепенная смена форм: в 1954 г. диатомовые заме-

щаются синезелеными, биомасса которых увеличивается к плотине от 0.8 до 56%; в 1955 г. зеленые водоросли из русловой части плёса замещаются диатомовыми, составлявшими 61% общей биомассы; в заливах в заметных количествах разлагаются зеленые и жгутиковые водоросли. В Шошинском плёсе значительно больше, чем в других плёсах, видов синезеленых и эвгленовых (табл. 4). В 1954 г. в верховье мелководных участков этого плёса наибольшая биомасса была у жгутиковых и золотистых — 86% общей биомассы, а в нижней — у диатомовых (67%), тогда как биомасса жгутиковых и золотистых составляла лишь 13%. Планктон здесь сходен с нижневолжским. В 1955 г. он был более разнообразен и имел несколько иное соотношение ведущих групп. В нижних речных участках преобладали жгутиковые (50% биомассы), а диатомовые составляли всего 29% (то же, что и в Верхневолжском плёсе). Мелководный комплекс форм распространялся почти по всему Шошинскому плёсу, где все четыре основные группы водорослей были развиты хорошо и примерно одинаково, лишь с некоторым преобладанием диатомовых, биомасса которых составляла от 33 до 39% общей. Зеленые, золотистые и жгутиковые составляли в среднем 26% общей биомассы: несколько слабее были представлены синезеленые. В 1956 г. наибольшую часть биомассы фитопланктона в волжских и Иваньковском плёсах составляли диатомовые (от 48 до 80%), причем в Иваньковском плёсе их было больше, чем в волжских. В последних, кроме диатомовых, хорошо были развиты зеленые водоросли (19—28%). В Иваньковском плёсе содержание остальных групп водорослей в общей биомассе фитопланктона было незначительно, за исключением заливов, где жгутиковые и золотистые составляли до 30%.

Фитопланктон Шошинского плеса по количеству видов занимает промежуточное положение между Иваньковским и Волжскими плёсами. В 1956, наиболее продуктивном году, Шошинский плёс, особенно его нижняя часть, имел наибольшую биомассу фитопланктона. В этот многоводный год на большей территории плёса, так же как и по всем водохранилище, господствовали диатомовые (61—73% общей биомассы). Кроме них, сравнительно хорошо были развиты и жгутиковые, составлявшие в нижней речной части плёса 23% общей биомассы, а в самых верхних мелководных участках — 45%, т. е. были ведущей группой. Диатомовые же здесь лишь незначительно уступали им, составляя 33%.

Среди протококковых по всему водохранилищу в течение трех лет наблюдений наиболее часто встречались *Scenedesmus quadricauda*, *Pedistrum duplex*, *Ankistrodesmus angustus*, *Dictyosphaerium pulchellum*, *Actinastrum Hantzschii* и *Coelastrum sphaericum*. В 1954 г. отдельные плёсы водохранилища имели больше специфических видов, чем в 1955 и 1956 гг., причем наибольшее число таких видов было в Верхневолжском. К ним относятся *Crucigenia quadrata*, *Coelastrum microsporum*, *Coelastrum cambricum*, *Oocystis submarina*, *Micractinium bornhemiensis*, *Oocystis solitaria*, *Sphaerocystis Schroeteri*.

Среди диатомовых по всему водохранилищу, как и в любой сезон года, наиболее часто встречаются *Melosira italica* и *Fragilaria capucina*. Другая ведущая форма — *Asterionella formosa* — в летний сезон не была обнаружена только в Шошинском плёсе. Наибольшее число специфических видов диатомовых имеет Шошинский плёс. Здесь, в нижних его речных участках, руководящей формой является *Cyclotella kuetzingiana*, а в мелководье — *Melosira granulata* и *Stephanodiscus Hantzschii*. В остальных плёсах наиболее часто встречаются *Synedra herolii*.

nensis, *Melosira Binderana* и *Fragilaria crotonensis*. В Иваньковском плёсе специфическим видом является *Tabellaria fenestrata* v. *asterionelloides*.

Синезеленые водоросли хорошо развиты лишь в двух плёсах: Иваньковском и Шопинском. Чаще всего встречаются *Aphanothese clathrata*, *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*. Кроме того, в Иваньковском плёсе в 1954 г. был распространен *Coelosphaerium dubium*, а по всему Шопинскому — *Anabaena Scheremetievi* (1955 г.) и *Microcystis pulverea* (1956 г.). Мелководные участки Шопинского плёса имеют значительно больше видов синезеленых, чем нижние, глубоководные. Кроме перечисленных видов, здесь найдены *Gomphosphaeria lacustris*, *Merismopedia punctata* и *Anabaena flos-aquae*.

Среди жгутиковых в большей части водохранилища преобладают *Glenodinium gymnodinium*, *Trachelomonas volvocina* и *Trachelomonas hispida*, а в Шопинском плёсе к ним присоединяются *Glenodinium quadridens*, *Trachelomonas verrucosa*, *T. intermedia*, *T. planctonica*, *T. acanthostomata*, *Phacus pleuronectes*.

Из изложенного видно, что в летний период в Иваньковском водохранилище происходит увеличение числа видов и биомассы фитопланктона. Наиболее богат фитопланктон Иваньковского плёса, а наименее — волжских плёсов, особенно Верхневолжского. Последний, как видно из наших материалов, не является типично речным и по своеобразному фитопланктону, как и Нижневолжский плёс, отличается от расширенной части водохранилища.

Фитопланктон Шопинского плёса отличается значительно большим развитием синезеленых, эвгленовых и золотистых водорослей, особенно в верхней мелководной части. В нижней он сходен по составу с планктоном волжских плёсов.

Осень

В осенний период (рис. 2, 7 и 3, 7) число и обилие видов фитопланктона снижаются. Число видов падает до 42—83, а биомасса колеблется в пределах от 0.55 до 22.23 г/м³ (табл. 5). И видовое разнообразие, и биомасса, как и в летний период, возрастают вниз по течению. Наиболее богат планктон Иваньковского плёса, особенно его заливов, а наименее — Верхневолжского. Протококковые представлены значительно меньшим числом видов, но все же преобладают над диатомовыми, количество видов которых остается приблизительно тем же, что и в летний период. Снижается осенью также число видов таких групп водорослей, которые были характерны для лета (синезеленые, эвгленовые, динофлагелляты, десмидиевые) (табл. 4). Наибольшую биомассу в осеннем фитопланктоне имеет группа диатомовых водорослей, составляющих от 39 до 99.5% общей биомассы. В конце осени перед становлением льда диатомовые оказываются не только ведущей, но почти единственной группой фитопланктона. Наибольшее их количество наблюдается в Иваньковском плёсе. Здесь биомасса остальных групп не превышает 10%, а к концу периода снижается в среднем до 1.5%. В волжских плёсах диатомовых несколько меньше. Относительно хорошо здесь еще представлены жгутиковые, составляющие в верхней части Верхневолжского плёса 20% общей биомассы. Но ниже по течению их количество резко сокращается. Кроме диатомовых, здесь в массе появляются зеленые, составляющие 23—41% общей биомассы. Количество видов в Шопинском плёсе прибли-

зительно такое же, как и в Ивановском, но биомасса фитопланктона здесь значительно меньше и приближается к таковой волжских плёсов. Исключение составляют центральные участки плёса, где биомасса в 2.5 раза больше, чем в остальных участках. Диатомовых на большей части акватории Шопинского плёса несколько больше, чем в волжских, здесь они составляют до 72% общей биомассы. Видовой состав планктона центральной части Шопинского плёса резко отличается не только от остальных его участков, но и от всего водохранилища: наибольшую биомассу дают синезеленые (54%), с одной ведущей формой — *Aphanothece clathrata*; диатомовые составляют всего 29%; количество жгутиковых, золотистых и зеленых приблизительно одинаково и составляет в среднем около 11% общей биомассы. Несколько больше их в верхних мелководных участках плёса.

Из диатомовых по всему водохранилищу наиболее часто встречаются *Melosira italica*, *Fragillaria capucina* и *Asterionella formosa*. *Flagilaria crotonensis*, *Melosira Binderana* по-прежнему преобладают только в Нижне-волжском и Ивановском плёсах. Специфические для Ивановского плёса виды те же, что и летом — *Tabellaria fenestrata* v. *asterionelloides*, а также *Diatoma elongatum*, а для Шопинского — *Melosira granulata* и *Cyclotella* sp.

Из протококковых по всему водохранилищу наиболее часто встречаются *Scenedesmus quadricauda*, *Dictyosphaerium pulchellum* и *Ankistrodesmus augustus*. Специфические виды протококковых Ивановского плёса — это *Dictyosphaerium Ehrenbergianum*, *Ankistrodesmus acicularis*, мелководных участков Шопинского плёса — *Oocystis solitaria*, *Sphaerocystis Schroeteri*.

Синезеленые, кроме Шопинского плёса, встречаются в заливах Ивановского, где преобладает *Aphanothece clathrata* и в небольшом количестве встречаются *Coelosphaerium dubium*, *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis pulvereae*.

Таким образом, в осенний период фитопланктон водохранилища характеризуется однообразием. На большей части его акватории доминируют диатомовые водоросли, более обильные в расширенных частях водохранилища, чем в его речных плёсах. Планктон Шопинского плёса осенью напоминает по своему составу таковой позднелетнего периода.

МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА

При сопоставлении результатов наших наблюдений с данными Е. С. Неизвестной-Жадиной (1941), проводившей гидробиологическое исследование Ивановского водохранилища в годы его заполнения, видно, что общее количество видов водорослей в фитопланктоне водохранилища по сравнению с 1938 г. изменилось незначительно. Если в 1938 г. их насчитывалось 225, то в 1954—1956 гг. отмечено 240 видов. Однако в видовом составе фитопланктона произошли более существенные изменения. Часть видов фитопланктона совершенно исчезла, но появились новые, особенно среди протококковых, общее количество видов которых заметно увеличилось. Сильно уменьшилось число видов десмидиевых, пиррофитовых, золотистых и эвгленовых, исключая *Trachelomonas*, количество видов которого сильно возросло.

Наш список диатомовых увеличился главным образом за счет бентосных форм. Сильно уменьшилось число синезеленых (с 36 до 21 вида),

особенно среди родов *Microcystis*, *Gloeocapsa* и *Merismopedia*. Однако появились и новые виды: *Aphanothece clathrata* и *Lyngbya limnetica*, распространившиеся по всему водохранилищу и зачастую количественно преобладающие над другими. Также, как и в 1938 г., в фитопланктоне 1954—1956 гг. по общему количеству видов наиболее богатой была группа зеленых водорослей.

По данным Е. С. Неизвестной-Жадиной, до образования водохранилища в летнем фитопланктоне Волги господствовали диатомовые водоросли, после его заполнения — зеленые и синезеленые. По нашим данным, летом по численности выделяются три группы: синезеленые, диатомовые и зеленые, но в разных соотношениях в зависимости от плёса, степени заполнения водохранилища и метеорологических условий данного сезона.

Наши наблюдения подтверждают вывод Неизвестной-Жадиной, что все плёсы Иваньковского водохранилища по фитопланктону резко отличаются друг от друга. Как и в 1938 г., фитопланктон Верхневолжского и Нижневолжского плёсов сохранил некоторые черты, характерные для реки. Планктон Шопинского плёса, резко обособленного от других участков водохранилища, почти не изменился после затопления. В Иваньковском плёсе он, как и прежде, носит озерный характер, причем в заливах значительно отличается от планктона русловых участков.

Таким образом, фитопланктон водохранилища за 17 лет его существования претерпел незначительные изменения, главным образом в видовом составе второстепенных групп водорослей. Существенных изменений два: 1) уменьшилось количество видов синезеленых водорослей, которые в отдельных плёсах и в разные сезоны своей численностью подавляют остальные группы фитопланктона, но по числу видов уступают протококковым, диатомовым и эвгленовым (табл. 4); 2) резче обозначилась индивидуальность каждого из четырех плёсов водохранилища.

ЛИТЕРАТУРА

- Б у т о р и н Н. В. 1959. К вопросу о проточности Иваньковского и Угличского водохранилищ. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 3.
- Г а в е м а н А. В. 1955. Московское море. Калининск. книжн. изд.
- Г у с е в а К. А. 1955. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (сезонная динамика и распределение его основных групп). Тр. Биол. ст. «Борок», в. 2.
- З и м и н о в а Н. А. 1959. Элементы гидрологического режима и водный баланс Иваньковского водохранилища за 1951—1956 гг. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 2 (5).
- Л а с т о ч к и н Д. А. 1939. Общие сведения о Московском море. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол., т. 48.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к а я Э. Д. 1959. Зоопланктон Иваньковского и Угличского водохранилищ в 1955—1956 гг. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- Н е и з в е с т н о в а - Ж а д и н а Е. С. 1941. Планктон Иваньковского водохранилища в 1937—1938 гг. Тр. Зоол. инст., т. VII, в. 1.
- С е б е я н ц о в Б. М., Д. И. Б и с к, Е. В. М е й с н е р. 1940. Режим и рыбы Иваньковского водохранилища в первые два года его существования. Тр. Воронежск. отд. ВНИИПРХ, т. III, в. 2.
- Ф е н ю к В. Ф. 1959. Донная фауна Иваньковского и Угличского водохранилищ. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- Щ е р б а к о в А. П. 1941. Основные черты гидрохимического режима Иваньковского водохранилища. Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. VII.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И ПОЧВЫ ЛОЖА ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В 1955 г. было организовано почвенно-ботаническое обследование ложа будущего Горьковского водохранилища. Исследования были проведены на трех профилях: Юрьевском, Пучежском и Чкаловском, расположенных в современной озерной части водохранилища. Хотя количество обследованных профилей невелико, но они довольно типичны для ложа водохранилища, о чем говорит соответствие наших описаний с литературными данными по этому району. В результате исследований были получены характеристики почв и растительности для каждого профиля.

Методика работы была следующая: двигаясь от берега будущего водохранилища к Волге, мы отмечали протяженность по этой прямой каждой растительной группировки, нанося ее в соответствующем масштабе на миллиметровку. Для основных ассоциаций производилось геоботаническое описание, а также описание почвенного разреза (1—1.5 м глубиной), где брались образцы почв для механического и химического анализов. При камеральной обработке были произведены анализы почв и определены воздушно-сухой вес и флористический состав взятых укосов.

Ботанические работы проводились А. П. Белавской, почвенные — Т. А. Павловой.

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ ЛОЖА ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Горьковское водохранилище расположено на территории трех областей: Костромской, Ивановской и Горьковской. Озерная часть его, где проводились наши исследования, лежит в последних двух областях (Юрьевский и Пучежский профили — в Ивановской обл., Чкаловский — в Горьковской).

По геоботаническому районированию водохранилище находится в Евросибирской подобласти темнохвойных лесов, входящей в Евразийскую хвойнолесную область (Геоботаническое районирование, 1947).

Долина Волги на участке Юрьевец—Городец имеет ассимметричное строение: правый берег — высокий, часто обрывистый, левый — низкий.

Пойменная терраса на правом берегу большей частью отсутствует, а на левом достигает 4—5 км ширины, возвышаясь над Волгой на 5—7 м. Рельеф левобережной поймы гривисто-ложбинный, поверхность ее пересечена множеством озер, стариц и заболоченных низин. По классификации Г. А. Еленевского (1936), пойма Волги в районе Горьковского водохранилища должна быть отнесена к группе сегментно-гривистых пойм типа пониженных суглинисто-гривистых.

Характерной чертой такой поймы является усиление песчанистости на гривах, покрытых суходольными лугами или лесом, и развитие крупноосочников или торфяных болот в межгривных понижениях.

Воды Горьковского водохранилища покрыли волжскую пойму и местами первую надпойменную террасу. Рельеф первой надпойменной террасы левого берега сходен с рельефом поймы, хотя гривы здесь обычно более сглажены. Высота ее над уровнем Волги 10—12 м. Вторая надпойменная терраса — ныне берег водохранилища, отличается равнинным рельефом и меньшей заболоченностью.

Поверхность волжской долины сложена четвертичными отложениями, которые покрывают ее сплошным чехлом мощностью от одного до нескольких метров и состоят в основном из аллювиальных и ледниковых наносов. Аллювий первой надпойменной террасы представлен мелкозернистым песком с прослойками суглинков, супеси и гравия. В пойме наряду с мелкозернистым песком встречается и среднезернистый, прикрытый слоем суглинка или супеси. Ледниковые отложения состоят из подморенных песков и плотной суглинистой морены с гнездами гравия и гальки.

Почвы на участке Юрьевец—Городец делятся нами на следующие типы: 1 — почвы поймы: а) слоистые слабозадернованные, б) слоистые задернованные; 2 — почвы надпойменной террасы: а) поверхностно-подзолистые, б) дерново-подзолистые, в) дерново-подзолистые и глеевые, г) болотные. Характерной чертой пойменных почв является отсутствие ясного расчленения их на генетические горизонты.

Растительность поймы очень разнообразна, причем прослеживается смена группировок как в поперечном, так и в продольном направлениях. Лесные участки сменяются луговыми, луга — травянистыми и залесенными болотами. Так, по данным С. С. Станкова (1938), прирусловая пойма Горьковской области имеет обычно следующее чередование растительных группировок: за полосой чистого песка идут открытые группировки подбела (*Petasites spurius*), за ними — ивняки с костром (*Bromus inermis*) и щавелями. Еще дальше от русла в пойме встречаются случайные группировки злаков и бобовых. Центральная пойма занята главным образом злаковыми или разнотравными лугами. И наконец к притеррасной пойме приурочены обычно осоковые заболоченные луга и болота.

Пойменные луга хвойнолесной области, по мнению А. П. Шенникова (1938), большей частью синантропны, т. е. возникли на месте сведенного леса. Для них характерны волнистый или гривистый рельеф, частое чередование участков с различным рельефом и почвами, а в связи с этим — большая пестрота растительности. Так, наряду с пустошными (с доминантами *Nardus stricta*, *Festuca ovina*) и остепненными лугами (с доминантом *Festuca sulcata*) здесь широко распространены крупнозлаковые и разнотравно-злаковые луга (с *Alopecurus pratensis*, *Bromus inermis*, *Filipendula ulmaria*), а также заболоченные луга (с *Carex acuta*, *Digraphis arundinacea*, *Glyceria aquatica*). Наиболее урожайные из них дают 30—40 ц/га сена, причем злаки составляют в общем урожай 50—70 %.

ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЧВ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ПРОФИЛЯХ¹

Ю р ь е в е ц к и й п р о ф и л ь

Общая протяженность профиля 6,8 км. Начинаясь на правом высоком берегу у г. Юрьевца, он пересекает русло Волги и широкую полосу (5,2 км) левобережья, включая первую надпойменную террасу (4,5 км) и пойму (0,7 км) (рис. 1). Для надпойменной террасы характерен гривисто-ложбинный рельеф. Пойма более ровная, хотя и здесь наблюдается чередование плоских грив и ложбин. Размываемый берег поймы возвышается над Волгой на 5 м. Для растительности профиля характерна частая смена группировок. Преобладают болотная и древесно-кустарниковая растительность, менее распространена луговая.

Флористический состав на профиле включает 152 вида высших растений и 11 видов мхов.

В результате геоботанического описания растительности нами выделено 12 формаций (табл. 1). Полосы растительности, связанные с разными рельефа, тянутся параллельно руслу реки.

Левобережная часть профиля может быть разделена на следующие геоморфологические элементы: склон со второй террасы к первой, первая надпойменная терраса и пойма.

Склон к первой террасе, сложенный песчаными наносами, покрыт поверхностно-подзолистыми почвами и низкорослым (5—7 см) травостоем, образованным красноовсяницевой ассоциацией (*Festuca rubra*—*Alchemilla* sp.). Проективное покрытие травостоя 90—95%, число видов на пробной площадке (100 м²) 36. Наиболее обильны тысячелистник (*Achillea millefolium*), клевер ползучий (*Trifolium repens*) и др.

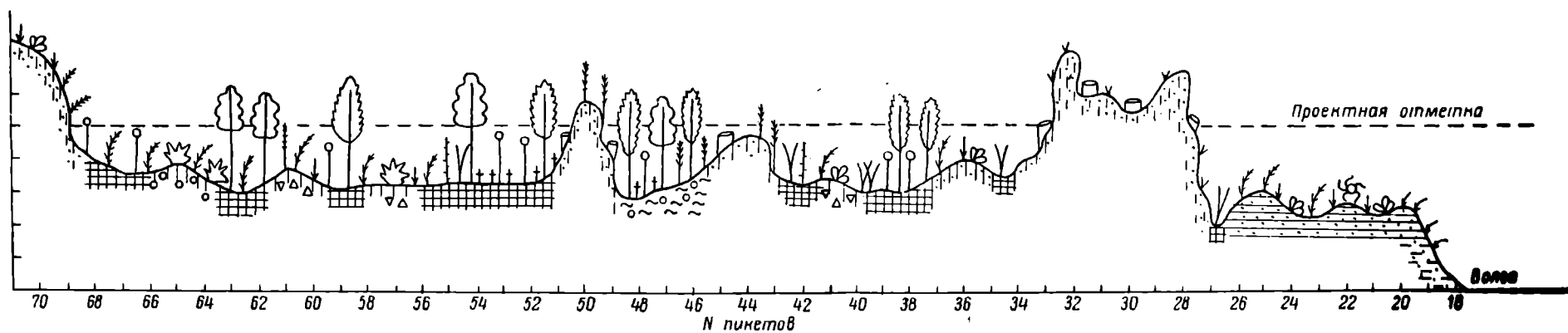
Первая надпойменная терраса по рельефу, почвам и растительности делится нами на следующие части: высокие холмы и гривы, плоские гривы, заболоченные низины, бывшие воложки (старицы).

В ы с о к и е п е с ч а н ы е х о л м ы и г р и в ы расположены в различных местах профиля (пк 46—43, 51—49 и 33—27). Относительная высота холмов над поймой 5—6 м, склоны их довольно крупные. Непосредственно к пойме примыкает целая цепь песчаных холмов, общей шириной 600 м. Ширина других высоких грив не превышает 100—150 м. Почвы поверхностно-подзолистые, по механическому составу песчаные. Растительность в недалеком прошлом была представлена разреженным липайниковым бором, сведенным при расчистке ложа водохранилища. Ко времени описания наиболее высокие песчаные холмы (пк. 33—27) с отдельными сосновыми пнями были покрыты открытой группировкой из щавелька (*Rumex acetosella*) и засухоустойчивой мелкой осочки (*Carex leicetorum*) с проективным покрытием 5—10%. На менее высоких холмах наиболее обычна формация вейника наземного (*Calamagrostis epigeios*) с примесью кошачьей лапки (*Antennaria dioica*) и мелкого разнотравия.

После возникновения водохранилища эти холмы образовали цепь островов, отделяющих обширное мелководье от открытого плеса.

П л о с к и е г р и в ы высотой 3—5 м. Пологие склоны этих грив постепенно переходят в низины, над которыми они возвышаются

¹ Рисунки и описания профилей относятся лишь к левобережью Волги, так как правый берег ее в этом районе лежит выше границы затопления.



Условные знаки

1)	κ_1	γ_5	\dagger_8	\S_{11}	l_{14}	Φ_{17}	∇_{20}	Φ_{23}	2)	I	IV	3)	A
	\dagger_2	\vee_6	\S_9	\dagger_{12}	\dagger_{15}	Φ_{18}	\dagger_{21}	Φ_{24}		II	V		B
	\dagger_4	η_7	\S_{10}	\dagger_{13}	η_{16}	Φ_{19}	Φ_{22}	η_{25}		III	VI		B

Рис. 1. Почвенно-ботанический профиль через долину Волги у г. Юрьевца.

1) Растительность: 1 — полевица обыкновенная, 2 — мятлики луговой и узколистной, 3 — щучка дернистая, 4 — вейник наземный, 5 — осока вадутал, 6 — осока перещетиниковая, 7 — рогоз алагилищная, 8 — хвощ топяной, 9 — клевер ползучий, 10 — манжетка, 11 — бодяк полевой, 12 — сфагновые мхи, 13 — мох кукушкин лён, 14 — овсяница красная, 15 — клевер, 16 — луговая выпка, 17 — ольха серая, 18 — береза, 19 — дуб, 20 — сосна, 21 — ель, 22 — ива, 23 — шиповник, 24 — ракитник, 25 — пни. 2) Почвы: I — пойменные слоистые слабо задернованные, II — пойменные слоистые задернованные, III — поверхностно-подзолистые, IV — дерново-подзолистые, V — дерново-подзолистые глеевые, VI — болотистые. 3) Почвообразующие породы: A — песок, Б — супесь и легкий суглинок, В — суглинок тяжелый и глина.

Таблица 1

Список формаций и ассоциаций растительности на Юрьевецком профиле

Формации	Ассоциации	ММ пикетов на профиле	Протя- женность, в м	Процент от общей длины профиля
Травянистая растительность				
Festuceta rubrae . .	Festuca rubra	70—68	200	4
Deschampsieta caespitosae	Deschampsia caespitosa + Eriophorum vaginatum	68—66	200	4
	Deschampsia caespitosa + Alchimilla sp.	66—64	200	4
	Deschampsia caespitosa + Agrostis canina	26—24	200	4
	Deschampsia caespitosa—Trifolium repens	41—40	100	2
	Poa angustifolia + Alchimilla sp.	61—60, 58—56	300	6
Poa pratensis . .	Poa pratensis + Galium mollugo + Fragaria vesca . . .	37—35	200	4
	Poa pratensis + Cirsium arvense—Trifolium repens	24—20	400	7
Agrosteta vulgaris .	Agrostis vulgaris—Trifolium repens	20—18	200	4
Calamogrosteta epigeios	Calamagrostis epigeios—Antennaria dioica	53—49, 46—42	800	15
Cariceta ericetori . .	Carex ericetorum	34—26	800	15
Cariceta inflatae . .	Carex inflata	40—39, 35—34, 27—26	300	6
Equiseteta fluviatilis	Equisetum fluviatile	56—55, 42—41	200	4
Древесная растительность				
Alneta glutinosae . .	Alnus glutinosa—Calamagrostis Langsdorffii	64—61	300	6
Betuleta pendulae	Betula pendula—Eriophorum vaginatum	60—58, 39—37	300	6
	Betula pendula—Eriophorum vaginatum—Sphagnum magellanicum + Sph cuspidatum ¹	55—53, 49—47	400	7
	Betula pendula=Populus tremula=Calamagrostis arundinacea	47—46	100	2
			5200	100

¹ Наряду с этими видами сфагнов встречаются Sphagnum amblyphyllum и S. centrale.

Таблица 2

Данные химических анализов почв ложа Горьковского водохранилища

Тип почвы и №№ пикетов	Глубина образ- ца, в см	Гумус, по Тюрину, в %	Общий pH		Поглощенные катионы, в мг/экв. на 100 г почвы		Гидролитическая кислотность, в мг/экв. на 100 г почвы	Под- ви- ж- ный K ₂ O, по Пейве	Под- ви- ж- ный P ₂ O ₅ , по Кир- санову	Fe ₂ O ₃ , по Кир- санову
			по Кель- далю, в %	водно- соле- вой	Ca	Mg		в мг/экв. на 100 г почвы		

Юрьевецкий профиль

Перегно- торфяная, пк 63—68	0—10	—	—	6.00 4.96	—	—	—	—	—	—
Переходная торфяная, пк 40—38	0—15	95.30	—	3.72 2.91	—	—	—	—	—	—
Дерново- слабопод- волистая глеевая, пк 62—60	0—2	7.96	0.85	6.05 5.50	15.3	6.58	17.78	30.8	2.5	30.0
	2—19	4—28	0.47	6.08 5.13	11.92	5.07	8.07	6.7	0.5	25.0
Дерново- среднепод- волистая, пк 37—35	0—2	1.75	0.11	6.14 5.43	—	—	4.39	12.6	4.5	23.0
	2—14			6.14 5.10	—	—	3.32	6.3	3.0	25.0
Пойменная слоистая слабоадер- нованная, пк 26—24	0—20	2.09	0.13	5.10 4.33	—	—	—	6.7	1.5	50.0

Чкаловский профиль

Переходная торфяная, пк 41—40	0—3	94.96	—	3.80 2.87	—	—	—	—	—	—
Дерново- слабоподзо- листая, пк 53—52	0—2	3.50	0.16	6.36 4.77	—	—	—	22.0	2.0	15.0
	2—17	1.08	—	6.87 5.29	—	—	—	6.7	1.0	7.5
Пойменная слоистая слабоадер- нованная, пк 13—12	0—7	0.28	—	6.30 5.32	3.70	0.66	—	11.1	5.0	30.0
	15—27	—	—	6.45 5.53	2.10	0.33	—	5.0	5.5	25.0

Таблица 3

Данные механического анализа поверхностного слоя почв ложа Горьковского водохранилища

Тип почвы и №№ пикетов	Глубина образ-ца, в см	Гигроскопиче-ская влажность, в %	Количество фракций в % на абсолютно сухую навеску							Тип почвы по содержа-нию физиче-ской глины
			1—0.25 мм	0.25—0.05	0.05—0.01	0.01—0.005	0.005—0.001	0.001	< 0.001	

Ю р ь е в е ц к и й п р о ф и л ь

Дерново-слабо- подзолистая глееватая, пк 62—60 . . .	2—19	2.40	3.90	21.82	20.57	8.87	22.08	22.76	53.71	Легкая гли- на
---	------	------	------	-------	-------	------	-------	-------	-------	-------------------

Ч к а л о в с к и й п р о ф и л ь

Пойменная сло- истая слабоза- дернованная, пк 13—12 . . .	0—7	0.38	1.02	89.37	1.47	1.17	2.25	4.42	8.14	Песок связ- ный
--	-----	------	------	-------	------	------	------	------	------	--------------------

на 1.5—2 м. Ширина их 250—200 м. Почвы — дерново-среднеподзолистые, с малым содержанием гумуса и кислой реакцией в верхних слоях. Данные химического анализа (табл. 2) свидетельствуют о бедности их подвижными соединениями фосфора и калия. В составе поглощенных катионов преобладает кальций. По механическому составу гумусового горизонта почвы представляют собой большую частью легкую глину (табл. 3).

Травянистая растительность плоских гряд на разной их высоте различна: на повышенных участках преобладает формация мятлика узколистного (*Poa angustifolia*), на средних — мятлика лугового (*Poa pratensis*), на низких — щучки дернистой (*Deschampsia caespitosa*). На площадке в 100 м² отмечалось от 26 до 45 видов, а проективное покрытие достигало 95—100%. Наиболее обильны были следующие виды: манжетка (*Alchimilla* sp), клевер ползучий (*Trifolium repens*), земляника (*Fragaria vesca*), подмаренник мягкий (*Galium mollugo*), черноголовка (*Brunella vulgaris*).

После заполнения водохранилища толщина слоя воды на плоских гривах достигает 2—3.5 м.

З а б о л о ч е н н ы е н и з и н ы, наиболее характерные для Юрьевецкого профиля, составляют несколько полос шириной от 100 до 500 м. Почвы болотные, по химическому составу (табл. 2) соответствующие почвам на верховых торфяниках. В притеррасной части поймы отмечены перегнойно-торфяные почвы, формирующиеся под влиянием грунто-вых и делювиальных вод.

Почти все заболоченные низины покрыты древесной растительностью (береза — *Betula pendula* и *B. pubescens*, ольха — *Alnus glutinosa*,

осина — *Populus tremula*). По травянистому и моховому покрову выделяются пушицевое (с *Eriophorum vaginatum*) — пк 60—58, 39—37 и пушицево-сфагновое (пк 55—53, 49—47) болота. На фоне сфагнов и пушицы рассеяны клюква (*Oxycoccus quadripetalus*), голубика (*Vaccinium uliginosum*) и багульник (*Ledum palustre*). На небольших повышениях доминирует моховой покров из кукушкина льна (*Polytrichum commune*). В притеррасном заболоченном ольшанике (пк 64—62) в травянистом покрове преобладает вейник лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii*), белокрыльник (*Calla palustris*) и осока дернистая (*Carex caespitosa*). Сильно развиты кочки, между которыми стоит вода.

Необлесенные низины расположены преимущественно у подножия второй надпойменной террасы, где на месте сведенного леса господствует таволгово-пушицево-щучковая ассоциация (*Deschampsia caespitosa*—*Filipendula ulmaria*—*Eriophorum polystachyum*). О лесном прошлом участка свидетельствует наличие брусники, черники, грушанки круглолистной (*Pyrola rotundifolia*) и зеленых лесных мхов (*Mnium cuspidatum*, *Rhytidiadelphus triquetrus* и др.), встречающихся на буграх.

В самых низких обводненных участках профиля встречаются хвощатники (из *Equisetum fluviatile*) с примесью осоки вздутой (*Carex inflata*) и сфагнов (*Sphagnum Girgensohnii* и др.) пк 56—55, 42—41. Местами сфагны всплывали, образовав плавающий ковер.

При наполнении водохранилища до проектной отметки глубина воды на месте заболоченных низин составила 4—4.5 м.

Бывшие волокки (старицы) шириной не более 100 м, покрыты чистым осочником из *Carex inflata*, с проективным покрытием 95—100%.

Пойма на Юрьевецком профиле характеризуется слоистыми слабо-задернованными почвами с содержанием перегноя не выше 2% и кислой реакцией. По механическому составу поверхностные слои (до 30 см) почвы относятся к супеси, ниже преобладают песчаные породы.

Растительность представлена бобово-злаковыми лугами с господством мятлика лугового (*Poa pratensis*), полевицы обыкновенной (*Agrostis vulgaris*), а по понижениям рельефа — щучки (*Deschampsia caespitosa*). В качестве содоминантов встречаются клевер ползучий и полевица собачья (*Agrostis canina*). Проективное покрытие 80—90%.

При наполнении водохранилища пойменные луга оказались на глубине 4—5 м.

Пучежский профиль

Пучежский профиль, расположенный в 38 км ниже Юрьевецкого, начинается на правом высоком берегу у г. Пучежа, пересекает Волгу, остров и левобережную пойму. Общая протяженность его 3.6 км. Длина левобережной части 2 км, абсолютная высота ее 74—79 м, а по склону будущего берега она доходит до 84 м (рис. 2). Пойма имеет гривистосглаженный рельеф и сложена легкосуглинистыми наносами на песке или супеси. В растительном покрове преобладают луга. При описании профиля отмечено 124 вида высших растений, 4 вида зеленых мхов и выделено 5 формаций растительности (табл. 4). Левобережную часть профиля мы делим на склон первой надпойменной террасы к пойме и самую пойму.

Склон первой надпойменной террасы (пк 36—34) покрыт дерново-подзолистой почвой на песчаных наносах. Растительность представлена красноовсяничной (*Festuca rubra*) формацией в верхней части склона

Т а б л и ц а 4

Список формаций и ассоциаций на Пучежском профиле

Формации	Ассоциации	№№ пикетов на профиле	Протя- женность, в м	Пропеят от общей длины профиля
Травянистая растительность				
Agrosteta vulgaris	Agrostis vulgaris — Trifolium repens	36—35, 31—25, 24—20	1100	55
	Agrostis vulgaris + Deschampsia caespitosa	34—33	100	5
Agrosteta stolonizans	Agrostis stolonizans + Glyceria fluitans	35—34	100	5
Deschampsieta caespitosae	Deschampsia caespitosa . . .	33—32	50	2.5
Cariceta acutae . . .	Carex acuta	33—32, 32—31, 25—24	250	12.5
Древесная растительность				
Querceta roburi . . .	Quercus robur -- Calamagrostis epigeios	20—16	400	20
			2000	100

и полевичной (Agrostis vulgaris) — в нижней. На пробной площадке встречается не более 25 видов, проективное покрытие 95—100%. Довольно обилён клевер ползучий, рассеяны тысячелистник (Achillea millefolium),

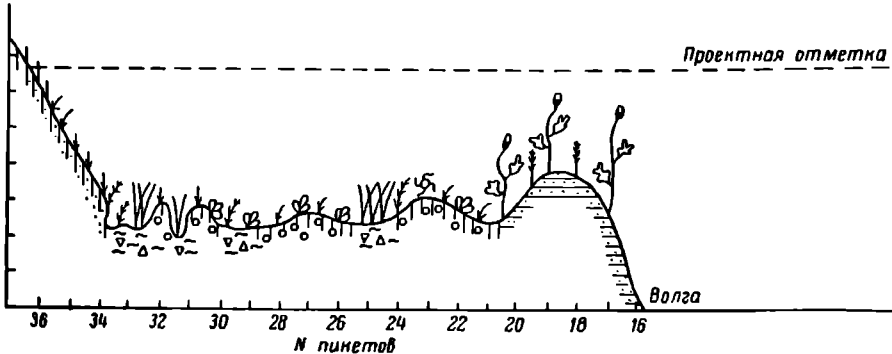


Рис. 2. Почвенно-ботанический профиль через долину Волги у г. Пучеж.
Обозначения как на рис. 1.

ястребинка волосистая (Hieracium pilosella) и другие представители разнотравья.

Пойма разделяется по почвам и растительности на центральную и прирусловую.

Центральная пойма (пк 34—20) характеризуется довольно спокойным рельефом, дерново-среднеподзолистыми почвами и луговой

растительностью с господством клеверно-полевиной ассоциации (*Agrostis vulgaris*—*Trifolium repens*). В небольших западинках *Agrostis vulgaris* сменяется *Agrostis canina*, а на повышениях — *Poa pratensis* или *Poa angustifolia*. К метлику луговому примешивается лисохвост (*Alopecurus pratensis*), а к узколистному — клевер ползучий и ястребинка волосистая. Число видов на 100 м² 25—30, проективное покрытие от 60—70 до 90—100 %.

По понижениям рельефа развиваются дерново-глеевые почвы с зарослями щучки (*Deschampsia caespitosa* и осок (*Carex acuta*, *C. inflata*, *C. vesicaria*). В пойме притеррасной речки наряду с осочниками распространена манниково-полевиная ассоциация (*Glyceria fluitans*—*Agrostis stolonizans*) с примесью омежника (*Oenanthe aquatica*), частухи (*Alisma plantago*—*aquatica*) и других земноводных растений.

Прирусловая пойма (пк 20—16) покрыта слоистыми задернованными почвами на песчаных наносах. Верхние горизонты почвы имеют обычно супесчаный или легкосуглинистый механический состав. Растительность представлена порослью молодого дубняка (*Quercus robur*) с примесью калины (*Viburnum opulus*), крушины (*Frangula alnus*), шиповника (*Rosa canina*), черемухи (*Padus racemosa*) и черного тополя (*Populus nigra*). Высота древесного яруса 1.5—1.7 м. В травянистом ярусе преобладает вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*) с разнотравием. На площадке в 100 м² отмечено 36 видов. Проективное покрытие 95—100 %.

После наполнения водохранилища глубины на Пучежском профиле составили 4—9 м.

Чкаловский профиль

Профиль начинается на правом высоком берегу Волги близ г. Чкаловска, пересекает ее русло и левобережье, включая пойму и первую надпойменную террасу. Общая протяженность профиля 5.8 км, левобережной части 4.6 км (рис. 3). Поверхность поймы имеет среднегрядистый рельеф, надпойменная же терраса характеризуется более резкой грядистостью. По растительности Чкаловский профиль довольно сходен с Юрьевецким: преобладают кустарники и болота, лугов почти нет. На протяжении профиля отмечено около 160 видов высших растений и выделено 8 формаций растительности (табл. 5).

По геоморфологии на Чкаловском профиле выделяются следующие участки: склон коренного берега к надпойменной террасе, надпойменная терраса и пойма.

Склон коренного берега (100 м) покрыт елово-сосновым лесом на дерново-подзолистой почве. В нижней части склона господствует формация щучки, а у самой притеррасной речки — манниково-полевиная ассоциация (*Glyceria fluitans*—*Agrostis stolonizans*).

Первая надпойменная терраса (2 км — ПК 56—36) характеризуется дерново-слабоподзолистыми и болотными почвами, которые соответствуют гривам и межгрядным понижениям.

Почвы кислые, гумусовый горизонт беден подвижными формами калия и фосфора (табл. 2). Сильному подкислению почв в понижениях способствует моховой покров и изменение водного питания. Нарастание торфяной толщи приводит к ослаблению роли грунтовых вод и питанию водами, бедными биогенами, стекающими с песчаных гряд.

Растительность надпойменной террасы отчетливо делится на две группы: растительность гряд и межгрядных понижений.

Таблица 5

Список формаций и ассоциаций растительности на Чкаловском профиле

Формации	Ассоциации	ММ пикетов на профиле	Протя- женность, в м	Процент от общей длины профиля
Травянистая растительность				
Poa pratensis	Poa pratensis + Alochimilla sp.	19—16	300	6
Calamagrostis epigeios	Calamagrostis epigeios	47—44, 54—50, 40—36	1100	24
Deschampsia caespitosa	Deschampsia caespitosa	57—55, 24 22—21	200	4
Carex inflata	Carex inflata + C. acuta	20 55—54	300	7
Sphagnum amblyophyllum	Eriophorum vaginatum—sphagnum amblyophyllum	50—47, 33—32	500	11
Древесная растительность				
Pineta silvestris	Pinus silvestris + Picea abies	58—57	100	2
Betuleta pendulae	Betula pendula—Polytrichum commune	44—40	400	8
Querceta roburi	Betula pendula—Calamagrostis epigeios	36—33, 32—30	500	11
Roseta cinnamomeae	Quercus robur—Cytisus ruthenicus + Calamagrostis epigeios	30—24	550	12
	Quercus robur—Calamagrostis epigeios	24—22, 21—20, 14—12	450	11
	Rosa cinnamomea—Calamagrostis epigeios	16—14	200	4
			4600	100

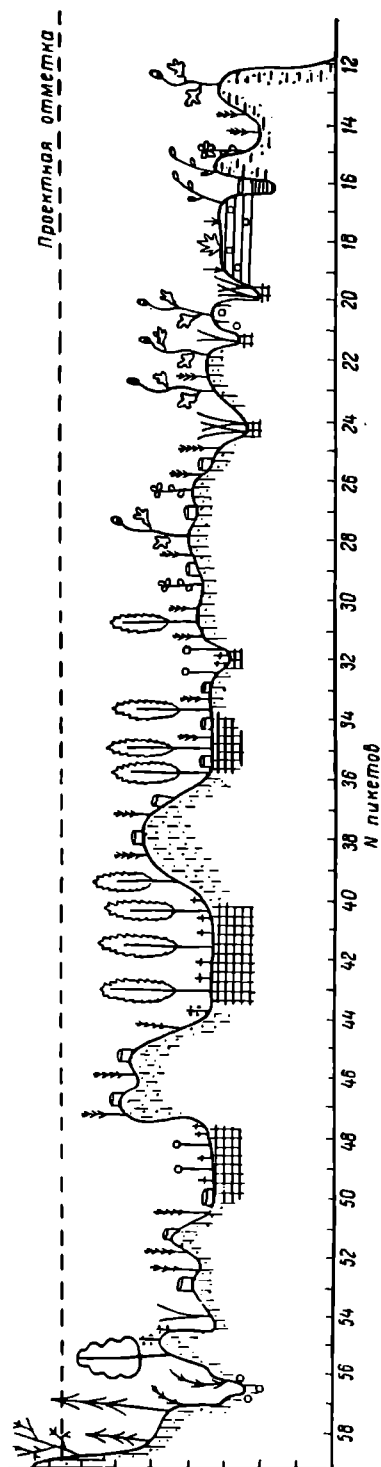


Рис. 3. Почвенно-ботанический профиль через долину Волги у г. Чкаловск. Обозначения как на рис. 1.

Песчаные гривы, шириной 200—400 м, возвышаются над низинами на 3—4 м и покрыты в основном вырубками соснового леса с разреженным (проектное покрытие 15—20%) вейниковым покровом (из *Calamagrostis epigeios*). Изредка попадаются смолка (*Viscaria viscosa*), тонконог (*Hoeleria glauca*), кошачья лапка (*Antennaria dioica*) и др. Довольно обычен мелкий зеленый мох — *Polytrichum piliferum*. На площадке в 100 м² насчитывается не более 25 видов.

Межгрядные понижения заняты полосками болот. Наибольшую ширину (400 м) имеет полоса березняка с кукушкиным льном (*Polytrichum commune*) на осушенном торфе (пк 44—40).

Высота березняка 3—3.5 м. Единично встречаются клюква (*Oxycoccus quadripetalus*) и кассандра (*Chamaedaphne calyculata*). В более узких межгрядных понижениях (100—200 м) преобладают безлесные сфагновые болотца из *Sphagnum amblyphyllum*, *S. centrale*, *S. cuspidatum* с примесью пушицы влагалищной (*Eriophorum vaginatum*).

Заросшие старицы покрыты почти чистым осочником из *Carex inflata* или *C. acuta*.

Пойма (2.4 км — ПК 36—12) обрывается к Волге песчаным откосом, высотой в 6 км. Абсолютная высота ее поверхности несколько снижается к реке — от 79.0 до 75.0 м. Пойменные гривы имеют пологие склоны и ширину 100—200 м. Почвы слоистые слабо-задернованные, не имеющие ясного расчленения на генетические горизонты. В понижениях перегнойно-аккумулятивный горизонт выражен более ясно. Реакция почвы слабокислая (табл. 2), по механическому составу преобладает легкий суглинок или супесь, а на более высоких гривах — песок (табл. 3). На месте стариц формируются болотные почвы.

В растительном покрове поймы преобладают древесно-кустарниковые

группировки, развившиеся на месте сведенного дубово-соснового леса. Почти всюду господствует поросль дуба с примесью разнообразных пород: осины (*Polypus tremula*), рябины, черемухи, татарского клена (*Acer tataricum*), липы (*Tilia cordata*) и бересклета (*Evonymus verrucosa*). Вдоль обрыва к Волге тянется полоса шиповника (*Rosa canina*). Травянистый покров облесенных вырубок исключительно богат: на площадке в 100 м^2 насчитывается до 80 видов, среди которых встречаются лесные (ландыш, снитть, копы-тень), луговые (тимopheвка, чина луговая) и горные (бодяк полевой, щавелек) растения.

На безлесных вырубках господствует вейник наземный с примесью ракитника (*Cytisus ruthenicus*). Довольно обильны вереск (*Calluna vulgaris*) и лишайники (*Cladonia alpestris* и *C. rangiferina*). Число видов на 100 м^2 27.

Близ оз. Затон, расположенного в 400 м от Волги, профиль пересекает манжетково-мятликовый луг (пк 19—16). Наряду с ценозообразователями довольно обильны здесь бурда (*Glechoma hederacea*), подорожник средний (*Plantago media*) и др. Изредка встречается белоус (*Nardus stricta*).

Проективное покрытие во всех пойменных группировках составляет не менее 90—100%.

На оз. Затон отмечены пятна кубышки (*Nuphar luteum*), рдеста блестящего (*Potamogeton lucens*) и других водных растений. Берега озера поросли ивняком.

В условиях водохранилища глубина воды на высоких гривах достигла 3—4 м, а на пойме и в понижениях надпойменной террасы 9—11 м.

Урожайность, флористический и химический состав травянистой растительности

Урожайность луговой растительности на профилях Горьковского водохранилища (табл. 6) колеблется от 61.0 до 183.0 г воздушно-сухого веса на 1 м^2 (6—18 ц/га сена). Наименее производительны мелкотравные полевичники (с доминантом *Agrostis vulgaris*) и красноовсянники (с доминантом *Festuca rubra*) на высоких гривах и склонах. Вейниковые заросли (*Calamagrostis epigeios*) на вырубках, даже при проек-

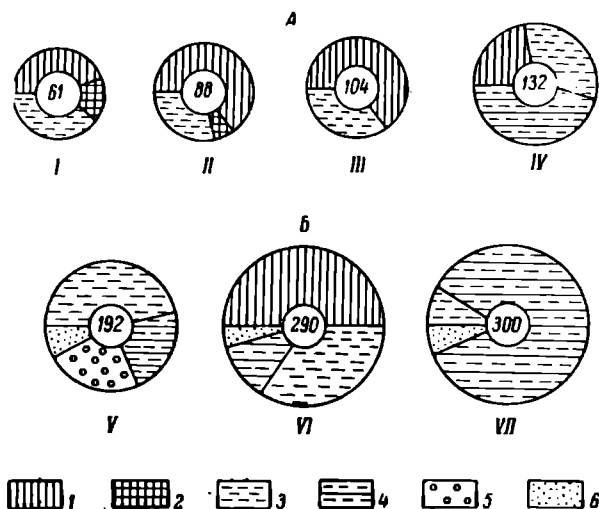


Рис. 4. Урожайность травянистой растительности на профилях ложа Горьковского водохранилища (воздушно-сухой вес в г с 1 м^2).

А — луговая растительность. Ассоциации: I — ползучеклеверно-полевцевая, II — подмаренниково-землянично-мятликовая, III — наземно-вейниковая, среди березняка, IV — таволгопушицево-щучковая. Б — болотная растительность. Ассоциации: V — разнотравно-пушицево-сфагновая, VI — белокрыльниково-вейниковая (с вейником Лангсдорфа), VII — пузырчатого-осоково-остроосиковая. Флористический состав: 1 — злаки, 2 — бобовые, 3 — разнотравье, 4 — осоковые, 5 — хвощи, 6 — мох и мертвый покров.

Урожайность травянистой растительности на профилях ложа Горьковского водохранилища

Профили	Формация	Ассоциации	Воздушно-сухой вес, в г	Ботанический состав				
				злаки	бобо-вые	осоко-вые	разно-травье	мох и мертвый покров
Луговая растительность								
Пучежский	} Festuceta rubrae . .	{ Festuca rubra + Agrostis vulgaris Festuca rubra + Alchimilla sp.	66.0	81.5	3.0	—	15.5	—
			Юрьевецкий	91.0	86.0	—	—	14.0
Чкаловский	} Calamagrosteta epi- geios	{ Calamagrostis epigeios Calamagrostis epigeios, среди березняка . Calamagrostis epigeios, среди шиповника	81.0	66.5	—	—	33.5	—
			Юрьевецкий	104.0	61.9	—	—	38.1
Чкаловский	} Poeta angustifoliae . .	{ Poa angustifolia + Alchimilla sp.—Trifo- lium repens Agrostis vulgaris—Trifolium repens Poa pratensis + Fragaria vesca + Galium mollugo	183.0	84.1	—	—	15.9	—
			Юрьевецкий	114.0	51.0	6.2	1.8	41.0
Пучежский	} Agrosteta vulgaris	{ Agrostis vulgaris—Trifolium repens Poa pratensis + Fragaria vesca + Galium mollugo	61.0	49.5	11.6	—	38.9	—
			Юрьевецкий	88.0	63.4	5.8	—	30.8
»	} Deschampsietea cae- spitosa	{ Deschampsia caespitosa + Carex leporina . Deschampsia caespitosa + Filipendula ulmaria + Eriophorum vaginatum	126.0	89.5	—	9.9	0.6	—
			»	132.0	20.0	—	46.0	34.0
Болотная растительность								
»	} Calamagrosteta Langs- dorffii	{ Calamagrostis Langsdorffii—Calla palust- ris Eriophorum vaginatum—Calla palustris + Menyanthes trifoliata—Sphagnum sp. Carex acuta—C. vesicaria	290.0	48.2	—	13.0	36.3	2.5
			»	192.0	47.4	—	14.6	27.5
Пучежский	Cariceta acutae		300.0	6.2	—	91.1	—	2.7

тивном покрытии 15—20%, дают 80—85 г сена с 1 м² (88.5 ц/га). Наиболее урожайные разнотравно-щучковые луга и разнотравно-вейниковые заросли среди кустарников (132—183 г/м² или 13—18 ц/га).

В составе луговой растительности большей частью преобладают злаки (рис. 4). Примесь осоковых не превышает обычно 10%, а бобовых 11.6%. Только в пушицево-щучковой ассоциации на долю осоковых приходится почти половина от общего урожая (46.0%). Мертвый покров в июле практически отсутствует.

Болотная растительность дает значительно большую массу, чем луговая. Сухая масса сфагновых торфяников составляет 192 г с 1 м² (19.2 ц/га), причем сами сфагны составляют лишь 10.5% от общего сухого веса, что объясняется высоким процентом их влажности. Наиболее урожайны разнотравно-вейниковая (с *Calamagrostis Langsdorffii*) и осоковые (*Carex inflata*, *C. acuta*) ассоциации, дающие 290—300 г сена с 1 м² (29—30 ц/га).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ложе Горьковского водохранилища, в основном левобережье, имеет ясно выраженный ложбинно-грядистый рельеф, с чем связано параллельное расположение почвенно-растительных полос.

В ложе Горьковского водохранилища различаются следующие основные биотопы.

1. Высокие гряды и холмы с поверхностно-подзолистыми почвами на песчаных наносах, сосновыми вырубками, поросшими вейником наземным и засухоустойчивым разнотравьем (Юрьеvecкий и отчасти Чкаловский профили). Господствующая здесь вейниковая формация (из *Calamagrostis epigeios*) составляет 16% от общей протяженности всех трех профилей (табл. 7).

2. Плоские гряды с дерново-подзолистыми почвами на песке или супеси, порослью древесно-кустарниковых пород (дуб и др.) и богатой травянистой растительностью (Чкаловский профиль). На долю кустарников и поросли древесных пород приходится 16% от всей длины профилей.

3. Ровные участки рельефа с дерново-подзолистыми почвами на супеси или суглинке и бобово-злаковыми лугами (Пучежский профиль). Наиболее распространены полевичники (*Agrosteta vulgarae*, 12%) и щучники (*Deschampsia caespitosa*, 8%).

4. Низины с болотными почвами, сфагновыми и пушицево-сфагновыми болотами, большей частью заросшими кустами (Юрьеvecкий и Чкаловский профили). Болота с березой и ольхой (*Betula pendula* и *Alnus glutinosa*) составляют 16% от общей длины профилей, а сфагновые безлесные болота 17%.

Прочие растительные биотопы занимают по профилям небольшие отрезки (1—7%).

5. Заросшие осоками старицы (Юрьеvecкий и Чкаловский профили).

6. Прирусловые участки с пойменными слоистыми почвами на песке и разнообразной растительностью: поросль древесных пород (Чкаловский профиль), луга (Юрьеvecкий).

7. Пойменные озера и притеррасные речки (Чкаловский профиль — оз. Затон, Пучежский — притеррасная речка).

Доминирование на территории ложа Горьковского водохранилища болотной растительности и зарослей грубых корневищных злаков (*Cal-*

magrostis epigeios) неблагоприятно с точки зрения обогащения водохранилища биогенами.

Т а б л и ц а 7

Соотношение основных формаций растительности на профилях ложа Горьковского водохранилища

Формации	Протяженность, в м			Всего	Процент от общей длины всех профилей ¹
	Юрьевец- кий профиль	Пучеж- ский профиль	Чкалов- ский профиль		
Травянистая растительность					
Festuceta rubrae	200	—	—	200	2
Cariceta ericetori	800	—	—	800	7
Calamagrosteta epigios	800	—	1100	1900	16
Poeta augustifoliae	300	—	—	300	2
Poeta pratensis	600	—	300	900	8
Agrosteta vulgaris	200	1200	—	1400	12
Deschampsia caespitosae	700	50	200	950	8
Agrosteta stolonizans	—	100	—	100	1
Cariceta inflatae	300	—	300	600	5
Cariceta acutae	—	250	—	250	2
Equiseteta fluviatilis	200	—	—	200	2
Sphagneta	—	—	500	500	4
Древесная растительность					
Pineta silvestris	—	—	100	100	1
Querceta roburi	—	400	1000	1400	12
Roseta cinnamomeae	—	—	200	200	2
Betuleta pendulae	800	—	900	1700	14
Alneta glutinosae	300	—	—	300	2
				11800	100

ЛИТЕРАТУРА

- Архангельский А. М. 1954. Формирование берегов Рыбинского водохранилища. Изв. Всес. геогр., общ., т. 86, в. 3.
 Богачев В. К. 1952. Формирование водной растительности Рыбинского водохранилища. Уч. зап. Ярославск. пед. инст. Естествознание, в. XLV (XXIV).
 Геоботаническое районирование. 1947. Изд. АН СССР.
 Еленевский Г. А. 1936. Типы пойм СССР. В кн.: Вопросы изучения и освоения пойм; М.
 Станков С. С. 1938. Очерки физической географии Горьковской области. Горький.
 Шенников А. П. 1938. Луговая растительность СССР. Растительность СССР, т. 1. Изд. АН СССР.

¹ Включая лишь левобережную часть каждого профиля.

Ф. Д. Мордухай-Болтовской

ПРОЦЕСС ФОРМИРОВАНИЯ ДОННОЙ ФАУНЫ В ГОРЬКОВСКОМ
И КУЙБЫШЕВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	49
Методика изучения процесса формирования донной фауны водохранилищ	51
Исходное состояние местности, затопленной Горьковским и Куйбышевским водохранилищами	57
Формирование донной фауны в Горьковском водохранилище	59
Озерная (нижняя) часть водохранилища	59
Первый год — 1956-й 59. — Второй год — 1957-й 70. — Третий год — 1958-й 90. — Четвертый год — 1959-й 98. — Данные по численности бентоса 106. — Предварительные данные по микробентосу 106. — Некоторые данные о фауне прибрежной зоны 108.	
Речная (верхняя) часть водохранилища	110
Формирование донной фауны в Куйбышевском водохранилище	116
Первый год — 1956-й	119
Второй год — 1957-й	122
Нижняя половина водохранилища 124. — Верхняя половина водохранилища 132.	
Третий год — 1958-й	141
Нижняя половина водохранилища 142. — Верхняя половина водохранилища 147.	
Данные по численности бентоса	151
Некоторые данные по фауне прибрежной зоны	154
Общие закономерности процесса формирования бентоса в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах	155
Заключение	172
Литература	173

ВВЕДЕНИЕ

Проблема формирования фауны в водохранилищах есть проблема формирования водной фауны и водных биоценозов в новом водоеме, образовавшемся в результате подъема уровня реки или озера и затопления окружающей местности.

При образовании водохранилища на реках затоплению подвергается долина реки вместе с расположенными на ней пойменными водоемами. В водохранилище разыгрываются процессы возникновения и развития фауны на залитой водою суше и одновременно процессы видоизменения, трансформации фауны ранее существовавших водоемов под влиянием изменения условий существования в них. Для равнинных водохранилищ основным и более характерным является первый процесс, при котором водная фауна создается там, где ее вовсе не существовало, или, иными

словами, происходит коренная смена фауны воздушной — наземной и почвенной — на водную.

Часто этот процесс происходит на большей части площади нового водохранилища, так как при образовании крупных водохранилищ водоемы занимают незначительную долю затопляемой местности (иногда менее 5%).

Формирование фауны заключается в том, что она не только появляется на затопленной суше, но и приобретает те «формы», тот видовой состав, соотношение основных видов и обилие, которые соответствуют климатической зоне и экологическим условиям в водохранилище.

Начавшийся с образованием водохранилища процесс экологической сукцессии заканчивается, и дальнейшие изменения должны носить такой же ненаправленный и неправильный характер, как изменения, наблюдающиеся из года в год в фауне любого постоянного водоема.

Но сукцессионные изменения прекратятся полностью лишь с прекращением изменений самого водоема, после того как новообразовавшееся водохранилище из затопленной суши окончательно превратится в водоем, т. е. приобретет характерное для водоема расчленение на зоны (в частности, с выделением прибрежной зоны), все дно его покроется донными отложениями и, таким образом, будут стерты следы прошлого, наземного происхождения. Эти следы до сих пор еще очень ярки во многих «старых», существующих 15—20 лет, водохранилищах, как например Рыбинское.

Однако формирование самого водоема идет с разной скоростью в зависимости от режима водохранилища и питающей его реки, и на горных реках, насыщенных мутью, интенсивное накопление наносов может привести к быстрому заполнению и исчезновению водохранилища.

Поэтому правильнее считать формирование фауны в основных чертах, в первоначальном, так сказать, виде, законченным тогда, когда заканчивается ее распространение по водохранилищу и она придет в соответствие с существующими в нем (хотя еще и продолжающимися изменяться) экологическими условиями. Иначе говоря, когда отсутствие каких-нибудь видов в определенных местах будет объясняться тем, что в них нет подходящих для них условий обитания, а не тем, что они туда не распространились, что они еще не заселили эти места. Конечно, к этому следует еще прибавить, что они должны не только вселиться, но и размножиться, так сказать, прижиться на новых биотопах.

Вообще понятие сформированности фауны предполагает как бы насыщенность биотопа фауной, т. е. полное использование среды наличием видовым составом. После окончания формирования биоценоза дальнейшее обогащение его видами и биомассой прекращается.

Таким образом, фауна может сформироваться еще до того, как сформировался полностью водоем, т. е. при сохранении различий в разных частях затопленной местности. Прошлые водохранилища будут отражаться и на распределении фауны, хотя ее распространение и формирование биоценозов на новых местах уже закончилось.

Все это, конечно, относится главным образом к бентосу (и фауне зарослей), для развития которого необходимо наличие определенных субстратов и некоторое время для их заселения. Значительно проще обстоит дело с планктоном, благодаря возможности его быстрого распространения с подвижными массами воды, однородности водной среды и краткому жизненному циклу большинства планктонных организмов.

Мы располагаем в настоящее время материалами наблюдений над состоянием бентоса в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах в течение первых трех или четырех лет их существования — 1956, 1957, 1958 и 1959 гг., а также за предшествовавший 1955 г., когда были собраны материалы в русле Волги и пойменных водоемах в области предстоящего затопления и исследован ее почвенно-растительный покров. Эти материалы дали нам возможность выяснить первоначальные стадии формирования донной фауны, в большинстве водохранилищ очень плохо изученные, и связать их с исходным состоянием затопленной местности.

Наблюдения на Горьковском и Куйбышевском водохранилищах продолжаются, но за время, прошедшее с их возникновения, до 1958—1959 гг. процесс формирования донной фауны в них продвинулся настолько далеко, что на большинство поставленных нами вопросов уже можно дать ответы, поэтому я думаю, что полученные результаты целесообразно опубликовать.

Следует подчеркнуть, что при постановке исследований Горьковского и Куйбышевского водохранилищ мы имели в виду только решение вопроса о ф о р м и р о в а н и и донной фауны. Мы не ставили задачей выяснить распределение фауны по водоему и поэтому не проводили ни одной съемки бентоса. Но так как можно было заранее предполагать (что и подтвердилось), что новообразующиеся водохранилища будут неоднородными и формирование бентоса в разных их частях будет протекать неодинаково, регулярные сборы и наблюдения были организованы на нескольких створах, расположенных на разном расстоянии от плотины и в морфометрически несходных районах водохранилища.

Главные вопросы, которые возникают при изучении формирования бентоса водохранилищ и которые мы стремились разрешить, следующие:

1. Как долго продолжается процесс формирования, сколько времени должно пройти с возникновения водохранилища до окончания этого процесса?

2. Через какие этапы или стадии проходит этот процесс?

3. Каким образом идет заселение нового водохранилища фауной, каковы основные пути и источники заселения и, в частности, какова роль «биофондов» в находившихся в зоне затопления водоемах?

4. Каково значение характера исходных наземных угодий для продуктивности водохранилища, сказывается ли на составе и количестве бентоса различие почвенно-растительного покрова?

Часть этих вопросов уже получила некоторое освещение в статьях, посвященных первому году существования Куйбышевского и Горьковского водохранилищ (Мордухай-Болтовской, 1958; Мордухай-Болтовской и Гунько, 1959).

Основные результаты исследований трех первых лет (1956—1958 гг.) были вкратце доложены на XIV Международном лимнологическом конгрессе (Morduchai-Boltovskoi, 1960); в несколько видоизмененном виде, с использованием данных четвертого (1959-го) года эти результаты были опубликованы также в Трудах совещания по рыбохозяйственному освоению водохранилищ (М.-Болтовской, 1961 г.).

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ПРОЦЕССА ФОРМИРОВАНИЯ ДОННОЙ ФАУНЫ ВОДОХРАНИЛИЩ

Методика, которая была применена нами для изучения процесса формирования донной фауны, имела целью прежде всего по возможности точнее сохранить местоположение станций — точек сбора материалов

в разные месяцы и в разные годы. При этом мы добивались, чтобы было хорошо известно местоположение станций на местности до ее затопления, благодаря чему можно было знать характер почвы и растительного покрова, если эта местность была сушей, или грунт и состав водной фауны, если она была водоемом. Для этой цели до затопления, в 1954 и 1955 гг., через область будущих Горьковского и Куйбышевского водохранилищ были разбиты геодезические створы. Концы створов были закреплены на местности за пределами зоны затопления, а по направлению створов было проведено почвенно-ботаническое обследование местности и гидробиологическое обследование водоемов, через которые (или в непосредственной близости от которых) проходил створ. Вкратце эта методика уже была описана нами в одной из предыдущих статей (М.-Болтовской, 1959). В этой же статье указано, что в области затопления Куйбышевского водохранилища было разбито три створа: Березовский (в 15 км выше г. Ставрополя) в нижней (приплотинной) части, Алексеевский (на Каме, выше прист. Мурзиха) и Свияжский (ниже г. Свияжска). Первый из них был разбит еще в 1954 г., второй и третий в 1955 г. Планы местности, по которым проходили эти створы, приводятся на рис. 18 (на стр. 118). На планах указано местоположение станций, на которых производились сборы бентоса, и берега водохранилища при полном затоплении. Как видно из планов, на Березовском створе было установлено 8 станций, на Алексеевском 6 и на Свияжском 6. В статье А. П. Белавской и Т. А. Павловой (1961), содержащей почвенно-ботаническое описание местности, по которой проходили створы, приводятся также схематические профили всех створов с показанием почв и растительности.

При организации створов в Куйбышевском водохранилище имелось в виду провести их во всех основных плёсах водохранилища (в приплотинной части основного плёса, Камском и Волжском). Но уже в первый год существования водохранилища оказалось желательным организовать наблюдения в более широкой части основного плёса — у Ундор, а также в своеобразном, несколько обособленном, Черемшанском заливе: в этих районах были проведены «разрезы» — установлена серия станций поперек водохранилища по одной линии, направление которой было зафиксировано лишь приблизительно. На второй год существования водохранилища (1957-й) был проведен еще один такой разрез, так называемый Волго-Камский, по самой широкой части его — в нижней части Камского плёса (недалеко от слияния этого плёса с основным).

Кроме створов и разрезов, в Куйбышевском водохранилище вдоль по его продольной оси на русле Волги было установлено еще несколько станций. Местоположение этих станций и всех разрезов показано на карте на рис. 17 (на стр. 117). В общей сложности регулярные сборы бентоса в Куйбышевском водохранилище проводились на 45—50 станциях (в 1956 г. на 35—40 станциях). Сборы производились в навигационный период, как правило, ежемесячно, а по Березовскому створу летом 1956 г. и чаще.

В 1956 до июля 1957 г. материал собирался Институтом биологии водохранилищ, а с августа по ноябрь 1957 г. — Куйбышевской станцией Института, и был обработан мною с участием Т. М. Трибуш. В 1958 г. материал собирался исключительно Куйбышевской станцией и был обработан М. Я. Кирпиченко.

При разбивке створов и предварительном обследовании местности до затопления участвовал в 1954 г. В. И. Жадин, который собст-

венно и предложил организацию наблюдений на закрепленных створах.

Всего в Куйбышевском водохранилище и в водоемах, которые находились на его ложе, за 1954—1958 гг. было собрано 667 количественных проб бентоса, из которых 36 были собраны в 1954—55 гг. до затопления.

В Горьковском водохранилище до затопления было установлено три створа: Чкаловский, Пучежский и Юрьеvecкий, о чем упоминается в другой статье (М.-Болтовской и Гунько, 1959). Профили этих створов приводятся в работе Н. В. Буторина (1960); планы местности, по которой они проходили, с указанием станций со сборами бентоса приводятся на рис. 2 (на стр. 61). Все эти створы лежат в озерной (расширенной) части водохранилища. Кроме них, постоянные станции были установлены у Сокольского, у Костромы (по одной) и на гидрометеорологическом створе у Кинешмы (две). В 1957 г., когда водохранилище достигло проектного уровня и образовался так называемый Костромской разлив, четыре постоянные станции были установлены на этом разливе. В общем, в Горьковском водохранилище сборы бентоса проводились регулярно на 30—35 станциях (в 1956 г. на 25 станциях).

Местоположение створов и станций вне створов показано на карте рис. 1 (на стр. 60).

При размещении створов в Горьковском водохранилище мы имели в виду преимуществование по отношению к предшествовавшим гидробиологическим исследованиям, проводившимся А. Ф. Гунько в Волге в 1953—1954 гг. Направление створов совпадало с направлением разрезов, по которым А. Ф. Гунько регулярно собирал бентос в русле реки, что позволило подробно выяснить изменения, происходившие в фауне русла под влиянием затопления.

Основным створом на Горьковском водохранилище служил Чкаловский, расположенный ближе других к плотине и имевший протяжение 6,8 км. На этом створе было установлено 10 станций (3 на русле Волги, 1 на пойменном озере и 6 на бывшей суше), на которых сборы производились первые три года значительно чаще, чем в других районах. Чтобы проследить за динамикой популяций и сменой поколений руководящих форм бентоса (особенно тендипедид и тубифицид), мы стремились к ежегодному повторению сборов по крайней мере в период с мая по сентябрь. К сожалению, этот интервал не всегда удавалось выдерживать. На других створах сборы производились ежемесячно.

В зимний период в 1955—1956, 1956—1957 и 1957—1958 гг. по одному или по два раза в течение зимы производились сборы бентоса на нескольких станциях Чкаловского (реже и Пучежского) створа. Однако эти сборы не могут считаться равноценными сделанным в навигационный период вследствие значительного несовпадения станций (вехи во время ледостава пропадали, а теодолитная «засечка» не производилась в связи с трудностью подобных работ зимой).

Сбор и обработку материалов в 1956 и 1957 гг. производил А. Ф. Гунько с участием А. Н. Егуновой. В 1958 и 1959 гг. сбор материалов производился Л. А. Луферовой, В. С. Луканиным, В. П. Шихиным, И. П. Дьяченко с участием других сотрудников Института. Обработка собранных в эти годы материалов выполнена главным образом В. И. Митропольским и В. П. Шихиным под руководством и с участием автора.

Всего в Горьковском водохранилище было собрано за 1955—1959 гг. 796 количественных проб бентоса (из них 12 проб фауны зарослей).

Все «постоянные» станции (т. е. такие, на которых велись повторные, регулярные наблюдения) отмечались вехами или металлическими буйами. Имея геоботанический план и профиль створа и зная скорость движения судна по створу, можно было установить вежу или буй на заданной точке. Измерением глубины (если точно был известен уровень) контролировалась правильность установки вехи.

Таким образом обеспечивалась максимальная возможная на водоеме точность определения местоположения станций. По-видимому, отклонения от заданной точки были всегда порядка одного-двух десятков метров. Чтобы быть уверенным в том, что сборы производятся именно в заданном биотопе, мы выбирали только такие биотопы (угодья, водоемы), которые имели протяжение в сотни метров, и располагали станцию посередине их. Установка вехи или буя должна была дать возможность последующие сборы производить в том же пункте, что и предыдущие. В действительности, однако, такую полную точность не всегда удавалось соблюсти. Главное затруднение заключается в сохранении преемственности станций на другой год. Так как вехи и буи во время ледохода срывались, на следующий год их приходилось ставить снова. Для того, чтобы поставить их на прежние места, нужно было точно зафиксировать их местоположение на водохранилище. Это было сделано при помощи засечек двумя теодолитами. Судно двигалось от вехи к вехе; один теодолит следил за тем, чтобы оно соблюдало направление створа, другой засекал со стоянки угол, под которым оно находилось, стоя у вех. Таким образом, Н. В. Буторинным и С. С. Бакастовым осенью 1956 г. было закреплено положение станций, а весной 1957 г. этим же путем на них были вновь поставлены вехи.

Однако точность такого метода невысока, и ошибка, особенно на длинных створах (как, например, 12-километровый Березовский), несомненно может составлять несколько десятков, а то и сотню метров. По-видимому, повторное размещение станций по профилю, исходя из времени движения и скорости судна (конечно, при условии, если она точно известна) не дает большей ошибки. Поэтому в 1958 г. мы восстанавливали положение станций уже именно этим способом, без теодолитов. Главное условие здесь — соблюдение направления створа, которое возможно лишь при наличии створных знаков. При этом значительно большую точность дают парные створные знаки, которые, к сожалению, так и не были установлены.

Не всегда удавалось соблюдать точность и в течение одного года, так как поставленные нами вехи и буи часто пропадали, а в некоторых случаях смещались. В районе судовых ходов и фарватеров это было прямо неизбежно, поэтому в таких местах пришлось вовсе отказаться от установки вех и руководствоваться только «счислением» хода судна с помощью измерений глубины и определения характера грунта; так же приходилось поступать и при восстановлении пропавших вех в других районах.

Таким образом, совершенно точное соблюдение местоположения точки сбора материалов практически очень трудно, а на протяжении двух или более лет невозможно. Но мы думаем, что вышеуказанными методами, особенно благодаря наличию створа, нам удавалось достигнуть основной цели — проследить в течение нескольких лет за формированием и трансформацией донной фауны на различных, заданных заранее, биотопах и угодьях.

Методика сбора донной фауны и ее обработка не отличалась от той, которая применялась Институтом биологии водохранилищ

при исследованиях бентоса в других водоемах. Основным орудием сбора служили дночерпатели Экмана—Берджа или Петерсена площадью захвата $1/25 \text{ м}^2$ или $1/40 \text{ м}^2$. На станции бралось чаще всего пять (реже 2—4) пробы дночерпателя, промывавшиеся вместе в сите из шелкового газа № 8—15, т. е. с ячейей 0.4—0.8 мм. Грунт разбирался на месте (и выбиралась живая фауна) или по доставке в лабораторию, в заформалиненном состоянии. Отобранные организмы сохранялись в формалине или спирту (моллюски). При обработке материалов определение почти всех групп проводилось до вида; руководящие формы измерялись или определялись стадия их развития.

В качестве показателя количества организмов, их обилия, я использую главным образом их биомассу (сырой вес животных, хранившихся в фиксаторе в течение нескольких месяцев).¹ Численность (количество экземпляров) я привожу лишь в некоторых случаях, преимущественно при выяснении динамики популяций отдельных видов. Данные по численности имеют значительно меньшую ценность, как показатель продуктивности водоема. Численность сильно возрастает при обилии мелких форм или молодых особей, имеющих незначительную массу живого вещества. Представление о численности очень сильно зависит от методики промывки и разборки проб, поэтому при сравнениях данных разных авторов лучше пользоваться биомассой. Конечно, если применять более густые промывательные сита, фауна учитывается полнее и получают более высокие показатели численности. На это указывает, например Ионассон (Jonasson, 1955), рекомендующий сита с ячейей не более 0.2—0.4 мм. На биомассе, однако, более густое сито сказывается мало, так как основную часть ее составляют более крупные формы. Но при этом сильно затрудняется промывка грунта и выборка фауны. Вообще, применение густых сит приводит к улавливанию микробентоса, но для количественного учета последнего дночерпатель мало подходит и необходима уже иная методика.

Поэтому, как и при исследовании Рыбинского водохранилища (М.-Болтовской, 1955б), мы сочли наиболее рациональным для сбора макробентоса промывать пробы через более редкие сита, а микробентос учитывать при помощи трубчатого прибора [видоизмененного «лота» Цееба или Мура, вкратце описанного в статье М.-Болтовского и Митропольского (1959)]. Следует заметить, что в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах взятие проб трубчатыми орудиями во многих случаях не удавалось на очень плотных грунтах (на задернованных почвах), а также на песчаных и илисто-песчанистых грунтах бывшего русла. Однако все-таки были собраны довольно значительные материалы. Они обработаны еще не полностью, но по предварительным результатам, которые я привожу для Горьковского водохранилища, существенно не изменяют представления о бентосе, сложившегося на основании дночерпательных сборов. В этих водохранилищах, как и в Рыбинском, по биомассе (а иногда по численности) резко преобладает макробентос.

Фауна зарослей в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах в первые годы их существования была развита чрезвычайно слабо, так как заросли водных растений только кое-где начали появляться в виде отдельных пятен. Там, где они образовались, на третий и четвертый год

¹ При взвешивании мотылей было замечено, что при повреждении покровов личинки она становится мягкой и дряблой и теряет в весе часто до 40—50%, вследствие чего получают заниженные показатели биомассы. Поэтому очень важно уже при выборке следить за целостностью личинок и поврежденных лучше не взвешивать, а измерять и находить их вес по таблицам, как это мы широко практикуем для мелких форм.

существования водохранилищ были собраны количественные сборы фауны зарослей зарослечерпателем системы Бута по методике, описанной ранее (М.-Болтовской, М.-Болтовская, Яновская, 1958).

Как видно, применявшаяся методика сборов бентоса не всегда была вполне однородной. Это обстоятельство, однако, не должно смущать тех, кто хорошо представляет себе, что может дать дночерпатель и насколько точны получаемые с его помощью количественные данные. Хорошо известно, что даже при наиболее благоприятных условиях сбора взятые одновременно или одна за другой в одном месте пробы дночерпателя никогда не бывают одинаковыми по количеству организмов. Специальными сборами было показано, что количество донных беспозвоночных в этих пробах колеблется обычно в 2—3 раза. При этом размах колебаний значительно возрастает при смещении точки сборов.

Различия, проистекающие от применения дночерпателей разных систем и размеров, от методов разборки (живой или фиксированной) и фиксации пробы, по-видимому, меньше указанных; они, так сказать, поглощаются этими колебаниями, обусловленными в конечном итоге неравномерностью распределения бентоса. Конечно, при увеличении числа проб на одной станции «индивидуальные» колебания уменьшаются. При выведении средних величин из нескольких станций они погашаются еще больше. Однако нужно твердо помнить, что в силу указанного при сопоставлении данных за различные сроки по одной станции неизбежно получается неровная, ломаная кривая даже независимо от действительной динамики населения. Поэтому не следует переоценивать значения «подъемов» и «падений» кривых, а нужно стремиться выявить их общую тенденцию. Часто большее значение имеют не средние и усредненные величины, а сходство кривых по разным точкам одного биотипа, повторяемость кривых одного характера или имеющих одну тенденцию. Кроме того, во многих случаях важнее не общее или абсолютное количество организмов, а соотношение главных или наиболее показательных групп. Как это ни кажется странным на первый взгляд, нужно признаться, что дночерпатель для настоящего бентоса и особенно для «инфауны», населяющей сам грунт как качественное орудие лова лучше, чем как количественное: он лучше «ловит», чем «считает».

Неоднократно приходилось убеждаться в том, что драги собирают олигохет и тендипедид хуже, чем дночерпатели. Однако дночерпатель, кроме того, все же как-то «считает», хотя и очень приближенно, с малой точностью.

При большом числе проб количественные данные дночерпателя все-таки правильно отражают порядок величин и позволяют судить, по крайней мере, об относительном богатстве бентоса в разных водоемах и его изменениях во времени. Для настоящей работы использованы данные 1463 количественных проб бентоса. Так как каждая проба составлялась из нескольких, чаще всего 4—5, выемок грунта дночерпателем, фактически было использовано в сумме не менее 6000 дночерпательных проб (выемок). На каждый из основных биотопов или районов водохранилища приходится по несколько сот проб, на каждый срок (на отдельные даты) наблюдений — десятки проб. При таком объеме материалов мы можем рассчитывать на то, что полученные количественные данные в общем достаточно достоверны.

Вместе с тем ни дночерпатель, ни какой-либо другой инструмент не может быть универсальным орудием количественного учета донной фауны. Он не может дать правильной оценки количества подвижной придонной

фауны, для учета которой необходимы количественные тралы. С другой стороны, дночерпатель не подходит для учета не только микробентоса, но и наиболее крупных форм бентоса, представленных во внутренних водоемах крупными моллюсками — унioniдами, вивипарами, дрейссеной.

Последняя, кроме того, поселяясь только на твердых субстратах, распределена особенно неравномерно, отдельными сростками и гроздьями. Для этих форм необходимы учетные площадки значительно больших размеров, чем сечение дночерпателя. Дночерпатель для крупных моллюсков, особенно по биомассе, дает крайне пестрые цифры, колеблющиеся в чрезвычайно широких пределах, по которым трудно даже судить о порядке величины средней биомассы, не говоря уже о процессе ее изменений. Поэтому данные дночерпателя по биомассе крупных моллюсков невозможно считать достоверными и я (как это делают и многие другие авторы) не соединяю их с данными по остальному бентосу, а все полученные показатели по крупным моллюскам рассматриваю отдельно.

Для правильной оценки степени достоверности данных дночерпателя и применимости различных его систем для разных групп бентоса необходима статистическая обработка получаемых дночерпателем данных по численности и биомассе. Это должно быть темой специальной работы, в целом до сих пор еще не законченной, хотя частично проводившейся уже многими авторами.

ИСХОДНОЕ СОСТОЯНИЕ МЕСТНОСТИ, ЗАТОПЛЕННОЙ ГОРЬКОВСКИМ И КУЙБЫШЕВСКИМ ВОДОХРАНИЛИЩАМИ

Горьковское и Куйбышевское водохранилища расположены на Средней Волге,¹ но первое лежит севернее — между 56° и 58° с. ш., чем второе, находящееся между 53° и 56°. Их разделяет участок Волги длиной около 400 км между Чебоксарами и Городцом, на который подпор не распространяется и где река не вышла из берегов и сохранила приблизительно прежний режим скоростей. Почти то же наблюдается и в верхней части Горьковского водохранилища, между Костромским разливом и Рыбинском, где Волга практически не изменилась — не выступила из берегов и сохранила речной режим (но с несколько пониженными скоростями), так что эту часть вообще трудно и называть водохранилищем.

На этих участках в Волге и в настоящее время обитает та же донная фауна, которая обитала в вошедших в состав водохранилищ участках русла.

Состав этой фауны и ее количественная оценка, так же как и фауна различных пойменных водоемов Волги в зонах затопления, были описаны в ряде работ. По зоне затопления Куйбышевского водохранилища были опубликованы работы В. И. Жадина (1948), Х. М. Курбангалиевой (1957) и Г. В. Аристовской (1958а). В своей предыдущей статье по этому водохранилищу (М.-Болтовской, 1959) я обобщил эти данные вместе с данными наших наблюдений, выполненных перед образованием водохранилища (в 1954—1955 гг.). По зоне затопления Горьковского водохранилища есть работа А. Ф. Гунько (1958). Почвенная и геоботаническая характеристика подвергшейся затоплению местности, главным образом по райо-

¹ Если считать, как А. Л. Бенинг (1924), что Средняя Волга кончается у устья Камы, то лежащий ниже этого места «основной» плес Куйбышевского водохранилища отнесется уже к Нижней Волге.

нам створов, даны в статьях А. П. Белавской (1957 г.) по Куйбышевскому, А. П. Белавской и Т. А. Павловой (1961) по Горьковскому водохранилищу.

Так как состояние затопленной этими водохранилищами местности и населявшей ее донной гидрофауны подробно описаны в других работах, я ограничиваюсь здесь лишь самыми общими замечаниями по этим вопросам.

В области затопления обоих водохранилищ русло Волги было руслом типичной равнинной реки с меженными скоростями порядка 0.5—1.0 м/сек. и преобладанием песчаного дна с псаммофильным биоценозом. Отличие между областями Горьковского и Куйбышевского водохранилищ заключалось в том, что в первой скорости течения были выше и среди песчаного дна чаще встречались стабильные (каменистые и глинистые) грунты и населявшие их формы, особенно ручейники *Hydropsyche*, пиявки, вивипары, во второй же на занимавших $\frac{9}{10}$ площади дна песках преобладала каспийская гаммариды *Pontogammarus sarsi*.

Пойменные водоемы и их фауна были сходны в обоих участках, но на Горьковском было больше болот, причем на надпойменных террасах встречались и торфяные, отсутствовавшие на Куйбышевском.

Затопленная суша в обоих участках представляла собою пойму и первую (частично и вторую) надпойменную террасу. Но в области Куйбышевского водохранилища, находящейся на две трети в зоне лесостепи и на одну треть (Волжский плес) в зоне широколиственных лесов, преобладали черноземные (на надпойменных террасах) или дерново-зернистые (на пойме) почвы, заросшие ценными с кормовой точки зрения луговыми травами, причем древесная растительность покрывала менее 20% (по створам). В области же Горьковского водохранилища, находящейся в зоне смешанных или хвойных лесов, преобладали подзолистые и болотные почвы, заросшие преимущественно малоценными луговыми и болотными травами при большем распространении древесной растительности (покрывавшей более 30% по створам).

В области затопления Куйбышевского водохранилища водоемы (русла рек и пойменные озера) занимали всего около 16%, т. е. несколько меньше $\frac{1}{6}$ части всей площади. В области затопления Горьковского водохранилища водоемы составляли почти четверть, а именно 24% всей площади, так как значительное затопление суши произошло лишь в его нижней озерной части. Но в этой озерной части, которая собственно и представляет собою водохранилище, водоемы составляют всего около 12%, т. е. одну восьмую часть площади.

На створах, по которым проводились регулярные сборы бентоса, были представлены все основные биотипы и уголья, существовавшие на области затопления, и станции располагались так, чтобы охватить все их разнообразие. На створах в Горьковском водохранилище на русле Волги было размещено 6 (сначала 8) станций, в пойменных озерах 3 (из них ст. 8 в притеррасной речке на Пучежском и ст. 12 в Кривозерском затоне на Юрьевецком створе располагались несколько в стороне от створа) и 2 станции — на осоковых болотах. Таким образом, на бывших водоемах было расположено всего 11 (сначала 13) станций. Из 12 станций, размещавшихся на затопленной суше, 5 приходилось на луга с преобладанием щучки и вейника или полевицы, 2 — на заболоченные (осоковые) луга, 2 — на пашни и огороды, 3 — на бывшие дубовые кустарники и березняк на осушенном торфянике (леса перед сооружением водохранилища были в основной массе сведены).

В Куйбышевском водохранилище на створах 4 станции приходились на русло Волги и Камы, 4 станции — на пойменные водоемы и малые речки (притеррасная речка на Березовском, Архаровка на Алексеевском, р. Свияга и оз. Юнецкое — на Свияжском створе) и на бывшую сушу 12 станций, из которых 5 — на разнотравные и злаковые луга и выгоны, 1 — на пашню, 2 — на песчаное побережье у реки (пляж), 2 — на ивовые заросли (недалеко от русел) и 2 — на вырубленные леса.

ФОРМИРОВАНИЕ ДОННОЙ ФАУНЫ В ГОРЬКОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Горьковское водохранилище по своей конфигурации и режиму естественно расчленяется на нижнюю и верхнюю части (рис. 1). В нижней части, от плотины до Юрьевца (вернее, до устья р. Елнати), соответствующей приплотинной зоне по районированию Н. В. Буторина (1960), водохранилище затопило всю пойму и часть надпойменных террас. Я называю эту часть озерной, так как она представляет собою водоем шириной до 7—11 км, на большей части своей площади непроточный. В верхней части водохранилища затопления поймы почти не было. Я называю ее речной, так как водохранилище сохранило в общем облик реки, хотя гидрологический режим Волги здесь тоже сильно изменился. Речная часть подразделяется на нижний отрезок, от Елнати до Костромы, соответствующий переходной зоне Н. В. Буторина, и верхний отрезок, соответствующий его зоне выклинивания подпора. В нижнем отрезке гидрологический режим Волги существенно изменился, скорости течения сильно понизились и было затоплено пологое побережье (а местами и небольшие участки поймы). В верхнем же отрезке речной режим сохранился значительно лучше и река почти не вышла из меженных берегов. На этом участке, особенно между Ярославлем и Рыбинском, сооружение Городецкой плотины вообще отразилось мало.

В общем вся верхняя или речная часть может рассматриваться еще как Волга, но с замедленным течением и повышенным уровнем. Нижняя же часть в целом есть новый водоем, образовавшийся от затопления суши, и в нем и происходили в основном процессы образования новых биоценозов. Поэтому главное внимание в наших исследованиях было направлено на озерную часть водохранилища, где и были собраны основные материалы по формированию бентоса. В речной же части шли преимущественно процессы перестройки речных биоценозов (проходившие также и в русловых участках озерной части); поэтому небольшие собранные по речной части материалы рассматриваются сразу за все годы в конце главы. Некоторые данные приводятся там же и по так называемому Костромскому разливу — своеобразному придатку речной части водохранилища, возникшему от затопления участка поймы выше Костромы.

Озерная (нижняя) часть водохранилища

Первый год — 1956 - й

Формирование донной фауны в озерной части Горьковского водохранилища в течение первого года его существования было описано мною и А. Ф. Гунько (М.-Болтовской и Гунько, 1959; Гунько, 1958). Мы подчеркивали, что оно проходило по такой же схеме, как и в первый год в Куйбышевском водохранилище, как это было описано мною [ранее

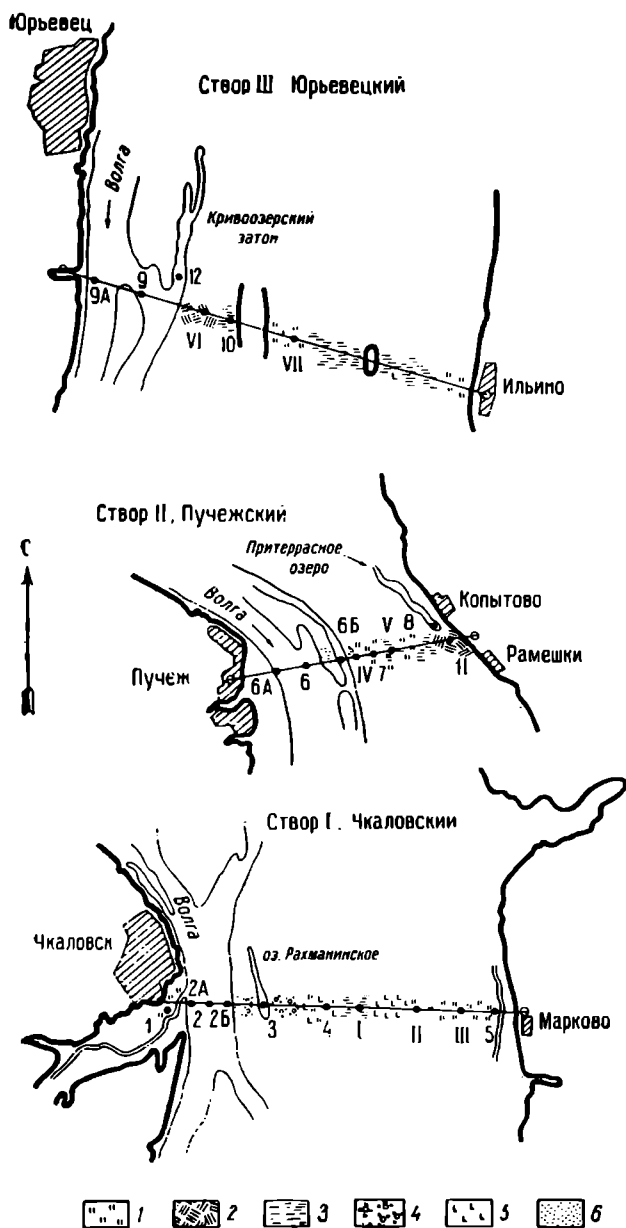


Рис. 2. Планы створов в озерной части Горьковского водохранилища.

1 — луг; 2 — пашня, огороды; 3 — болота; 4 — кустарники;
 5 — вырубленный лес; 6 — пески.
 Цифры — номера станций

(М.-Болтовской, 1959). Видимо, несмотря на различие водохранилищ, в развитии фауны в первый год главную роль играли некоторые факторы, общие для них и, может быть, для всех водохранилищ на равнинных реках с развитой поймой.

Не вдаваясь в подробности, содержащиеся в упомянутых статьях, повторю вкратце основные особенности первого года жизни водохранилища.

Как известно, оба водохранилища начали заполняться почти одновременно, осенью 1955 г., и до наступления зимы их уровень почти не превысил максимального весеннего того же года, так что была залита только пойма. Горьковское водохранилище начало заполняться примерно на месяц раньше и достигло несколько более высокого уровня. С весны 1956 г. (с середины апреля) его уровень опять стал быстро повышаться и достиг отметки на 2 м ниже проектной, но к июню опустился на 1.5 м и затем постепенно вновь поднимался до начальной зимой.

В обоих водохранилищах в течение этого первого года (с X—XI 1955 по осень 1956) можно было наметить две стадии формирования бентоса.

Первая начинается с началом затопления и продолжается до июля. Она может быть названа стадией «разрушения биоценозов», так как в это время происходит главным образом разрушение части существовавших ранее водных биоценозов, а именно реофильных и фитофильных. Главными действующими факторами являются здесь прекращение проточности (или сильное падение скоростей течения) и увеличение глубин (вследствие повышения уровня). В результате наступает отмирание реофилов (в условиях Волги это главным образом псаммореофилы, страдающие от начинающегося заиления) и фитофилов. Значительная часть их всплывает и разносится по водоему, находя убежища в новой прибрежной зоне. В связи с этим понижается биомасса в русле и частично в пойменных водоемах. Пелофильные биоценозы мало изменяются, хотя в какой-то мере часть их населения рассеивается потоками поступающей воды. Затопленная же суша заселяется разнородной фауной, состоящей из принесенных водой элементов различных биоценозов, особенно фитофильных, смешанных с фауной влажных местообитаний и залитых почв. Большая часть этой фауны на зимние месяцы вымирает и весной остаются только наиболее эвритопные виды, дающие в сумме низкую биомассу — менее 1 г/м².

Пассивное заселение затопленной суши организмами, приносимыми потоками воды, тем разнородным комплексом форм, который был выделен Бернером (Bernier, 1951) в так называемый «сыртон», имеет ограниченное значение. Оно приводит к образованию временных, нестойких группировок, скоро распадающихся; это подтверждает вывод Д. А. Ласточкина (1949) о незначительной роли «половодного сноса» в заселении водохранилищ.

Вторая стадия наступает в июле, когда начинается интенсивное массовое заселение затопленной суши, русла и других бывших водоемов, то есть всей поверхности дна фауной, приводящее к образованию особого временного биоценоза с преобладанием мотыля. Это стадия «временного биоценоза» мотыля.

Интенсивное заселение волжских водохранилищ происходит только после массового активного вселения фауны в водохранилище. Активно вселяются тендипедиды — гетеротопные (как и все насекомые) формы, обладающие воздушной, летающей стадией комара, который прямо из воздуха и откладывает яйца на поверхность водохранилища.

Это становится возможным только после того, как крылатые взрослые комары появляются в воздухе, т. е. вылетают из личинок, живших в водоемах, существовавших на ложе водохранилища или по соседству с ним.¹ Для этого нужно прогревание воды до температуры, при которой может быть завершен метаморфоз. Основную массу вселяющихся в водоем тендипедид составляют мотыли — виды рода *Tendipes*, особенно *T. plumosus*, местами и *T. tentans*. Их вылет происходит при 14—15° в воде (Шилова 1958б; Константинов, 1958). Другие тендипедиды, появляющиеся местами тоже в большом количестве — виды *Glyptotendipes*, *Endochironomus* (преимущественно гр. *tendens*), *Polypedilum* (преимущественно гр. *convictum*) — также вылетают при температурах воды выше 10°.

Вселение тендипедид, особенно мотыля, приводит к появлению на дне водохранилища масс личинок, которые быстро растут. По всей вероятности, вселение их происходит раньше у окраин водоема (прогревание идет скорее на мелководьях и в водоемах, не затопленных водохранилищем), но уже к концу июля они заселяют сплошь все водохранилище, а в августе дают уже высокую биомассу, достигающую местами 40—50 г/м² при численности 3000—4000 экз./м².

На затопленной суше создается своеобразная группировка, состоящая почти исключительно из личинок тендипедид. Тендипедиды составляют в ней по численности и биомассе в среднем 98%, причем из них мотыль дает в среднем около 90%, как это хорошо видно на рис. 11. На больших площадях затопленной суши фауна состоит целиком из одних тендипедид, иногда даже из одних личинок мотыля.

Таким образом, все дно новообразовавшегося водохранилища быстро, можно сказать почти внезапно, заселяется фауной, достигающей высокой плотности. Не происходит постепенного заселения дна. Это относится, конечно, и к толще воды новых водохранилищ, которая, как подчеркивает Соммани (Sommani, 1957), также заселяется планктоном немедленно. Но массовое заселение дна становится возможным лишь при определенных температурах, необходимых для размножения тендипедид, и идет почти исключительно за счет одной этой группы.

Другие группы фауны играют совершенно подчиненную роль. Если не считать редко встречающихся ручейников и поделок (и фитофильных насекомых), вся остальная фауна может быть названа гомотопной, т. е. живущей в одной (водной) среде, в противоположность меняющейся среде (водную на воздушную) гетеротопной. Среди этой гомотопной фауны следует различать группы более подвижных и мало подвижных. К первой или «вагильной» группе относятся пиявки, высшие ракообразные (*Asellus*, гаммариды, мизиды), клещи; все они обладают способностью сравнительно быстрого и активного распространения. По способности быстро распространяться (в личиночной стадии) к этой группе примыкает дрейссена. Ко второй, малоподвижной «репильной» группе относится большинство олигохет (люмбрикулиды и тубифициды) и сферииды, живущие в грунте или неспособные к быстрому передвижению. Сюда можно относить также и брюхоногих моллюсков (вивипар, битиний, вальват).²

¹ Быстрое распространение тендипедид по водохранилищу обеспечивается как летающей взрослой стадией, так и планктонной личинкой I возраста. Н. А. Дзюбан высказал также предположение о том, что распространение облегчается наличием «плавника» (всплывших древесных остатков и т. д.), особенно обильного в первый год, который представляет возможность отдыха имаго комаров.

² Общий список всех найденных в Горьковском водохранилище донных беспозвоночных приведен на табл. 1.

Таблица 1

Список донных беспозвоночных, найденных в Горьковском водохранилище

Названия животных	1956 г.	1957 г.	1958 г.	1959 г.
OLIGOCHAETA				
Enchytraeidae sp. sp.	+	+	+	+
Lumbriculus variegatus Müll.	+	+	+	+
Rhynchelmis limosella Hoffm.	—	+	+	+
Stylodrilus heringianus Clap.	+	—	—	—
Stylaria lacustris L.	+	—	+	+
Ophidonais serpentina Müll.	—	—	+	+
Nais obtusa Gerv.	—	—	+	—
Limnodrilus newaensis Mich.	+	+	+	+
L. udekemianus Clap.	+	+	+	+
L. hoffmeisteri Clap.	+	+	+	+
L. clapparedianus Ratz	+	+	+	+
L. helveticus Piguet	—	—	+	+
L. michaelsoni Last.	—	—	+	+
Pelosciolex ferox (Eisen)	+	+	+	+
P. velutinus Grube	—	—	—	+
Ilyodrilus hammoniensis Mich.	+	+	+	+
I. moldaviensis Vejd.	—	+	+	+
I. bavaricus Oschm.	—	—	—	+
Tubifex barbatus Grube	+	+	+	+
T. tubifex Müll.	—	+	+	+
T. albicola Mich.	+	+	+	+
Всего	12	13	18	19
HIRUDINEA				
Herpobdella octoculata (L.)	+	+	+	+
H. testacea Savigny	+	+	+	+
H. nigricollis Brandes	+	+	+	+
Glossiphonia complanata L.	—	+	+	+
Gl. heteroclita L.	+	+	+	—
Piscicola geometra L.	+	+	+	+
Helobdella stagnalis L.	+	+	+	+
Hemiclepsis marginata Müll.	+	—	+	+
Всего	7	7	8	7
MOLLUSCA				
Valvata piscinalis (Müll.)	+	+	+	+
V. pulchella Studer	—	+	+	—
V. cristata (Müll.)	+	+	+	—
Viviparus viviparus (L.)	+	+	+	+
Bithynia tentaculata (L.)	+	+	+	+
Limnaea stagnalis (L.)	+	+	—	—
Radix ovata (Drap.)	+	+	+	+
Galba palustris (Müll.)	—	+	—	—
Planorbis planorbis (L.)	+	+	+	+
P. carinatus Müll.	—	—	+	—
Coretus corneus (L.)	—	+	+	—
Anisus vortex (L.)	—	+	—	—
A. spirorbis (L.)	—	—	+	—
Cyraululus gredleri (Bielz) Gredl.	—	—	+	—
G. albus (Müll.)	—	+	+	—
Armiger crista (L.)	—	—	+	—

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

Названия животных	1956 г.	1957 г.	1958 г.	1959 г.
<i>Segmentina nitida</i> (Müll.)	+	+	—	—
<i>Hippeutis complanatus</i> (L.)	—	—	+	—
<i>Unio pictorum</i> (L.)	+	+	+	+
<i>U. tumidus</i> Phil.	+	+	+	+
<i>Anodonta piscinalis</i> Nils.	+	+	+	+
<i>Sphaerium rivicola</i> Lam.	—	+	+	—
<i>Sph. solidum</i> (Norm.)	+	+	+	+
<i>Sph. corneum</i> (L.)	—	+	+	+
<i>Sph. scaldianum</i> (Normand)	+	+	+	+
<i>Pisidium amnicum</i> (Müll.)	+	+	+	+
<i>P. supinum</i> A. Schmidt	+	+	—	—
<i>P. henslowanum</i> (Sheppard)	—	+	+	+
<i>P. casertanum</i> (Poli)	+	+	+	+
<i>P. ponderosum</i> Stelfox	+	—	+	+
<i>P. nitidum</i> Jenyns	+	+	—	—
<i>P. subtruncatum</i> Malm.	—	+	—	+
<i>P. obtusale</i> Jenyns	—	+	+	—
<i>P. moitessierianum</i> Palad.	+	—	+	+
<i>P. tenuilineatum</i> Stelfox	—	—	—	+
<i>P. pusillum</i> (Gmelin) Jenyns	—	—	—	+
<i>P. milium</i> Held.	—	+	—	—
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas).	+	+	+	+
Всего	20	29	28	20
C R U S T A C E A				
<i>Asellus aquaticus</i> L.	+	+	+	+
<i>Pontogammarus sarsi</i> (Sow.)	+	—	—	—
Всего	2	1	1	1
I N S E C T A				
T R I C H O P T E R A				
<i>Neureclipsis bimaculata</i> L.	+	+	+	+
<i>Cyrtus flavidus</i> McL.	—	—	+	+
<i>Polycentropus flavomaculatus</i> Pict.	—	—	+	—
<i>Holocentropus dubius</i> Ramb.	—	+	—	—
<i>Hydropsyche ornatula</i> McL.	+	—	—	—
<i>Phryganea grandis</i> L.	—	—	+	+
<i>Molanna angustata</i> Curt.	—	—	+	—
<i>Oecetis ochracea</i> Curt.	—	—	—	+
<i>O. lacustris</i> Pict.	—	—	—	+
<i>Anabolia sororcula</i> McLach.	—	—	+	—
Всего	2	2	6	5
D I P T E R A				
T E N D I P E D I D A E				
<i>Tanytarsus ex gr. lobatifrons</i> Kieff	—	—	+	—
<i>T. ex. gr. gregarius</i> Kieff.	+	—	+	+

Таблица 1 (продолжение)

Названия животных	1956 г.	1957 г.	1958 г.	1959 г.
Tanytarsus ex gr. mancus v. d. Wulp.	+	+	+	+
T. ex gr. lauterborni Kieff.	+	—	—	—
Cryptochironomus rolli Kirpit.	+	—	—	—
Cr. zabolotzkii Goetgh.	+	—	—	—
Cr. monstrosus Tchern.	+	—	—	—
Cr. demejerei Krus.	+	—	—	—
Cr. ex gr. fuscimanus Kieff.	+	+	+	+
Cr. nigridens Tchern.	+	+	—	—
Cr. ex gr. defectus Kieff.	+	+	+	+
Cr. ex gr. vulneratus Zett.	+	+	+	+
Cr. ex gr. conjugens Kieff.	+	—	—	+
Cr. ex gr. viridulus F.	+	—	—	—
Cr. ex gr. pararostratus Lenz.	+	+	+	+
Cr. sp. (Tendipedinae «genuinae N 7»)	+	+	+	+
Glyptotendipes ex gr. gripekoveni Kieff.	+	+	—	—
Gl. polytomus Kieff.	+	+	—	—
Gl. paripes Edw.	—	—	+	+
Tendipes plumosus f. l. plumosus L.	+	+	+	+
T. » f. l. semireductus Lenz.	+	+	+	+
T. » f. l. plum.-reductus Lipina.	+	+	+	+
T. obtusidens Goetgh.	+	+	—	—
T. behningi Goetgh.	—	+	+	—
T. (Camptochironomus) tentans F.	+	+	+	+
Endochironomus ex gr. dispar Mg.	+	+	—	+
End. ex gr. tendens F.	+	+	+	+
End. albipennis Meig.	—	—	—	+
Limnochironomus ex gr. nervosus Staeg.	+	+	+	+
L. ex gr. tritonus Kieff.	+	+	+	+
Polypedilum ex gr. convictum Walk.	+	+	+	+
P. ex gr. nubeculosum Mg.	+	+	+	+
P. brevi antennatum Tschern.	+	+	—	—
P. ex gr. scalaenum Schr.	+	+	+	+
P. ex gr. pedestre Mg.	—	+	—	—
Tendipedini gen? l. macrophthalma Tschern.	—	—	—	+
Pentapedilum exsectum Kieff.	+	—	—	+
Paratendipes «connectes N 3» Lip.	+	+	—	—
Microtendipes ex gr. chloris Mg.	+	—	—	—
M. ex gr. tarsalis Walk.	+	—	—	—
Orthoclaadiinae gen? l. macrocera Tschern.	+	—	—	—
Diamesa campestris Edw.	—	+	+	+
Prodiamesa ex gr. bathyphila Kieff.	—	—	—	+
Psectrocladius ex gr. psilopterus Kieff.	+	—	+	+
P. medius Tschern.	+	—	—	—
Cricotopus ex gr. silvestris F.	+	+	+	—
C. ex gr. algarum Kieff.	—	+	—	—
C. latidentatus Tschern.	+	—	—	—
C. ? versidentatus Tschern.	—	+	+	+
Orthocladus ex gr. saxicola Kieff.	+	—	—	—
Eukiefferiella ex gr. bicolor Zett.	+	—	—	—
Trichocladus ex gr. lucidus Staeg.	+	—	—	—
Limnophyes ex gr. pusillus Eaton	+	—	—	—
Smittia ex gr. stercoraria Degeer	+	—	—	—
Corynoneura celeripes Winn.	—	+	—	—
Clinotanytus nervosus Mg.	+	—	+	+
Pelopia punctipennis Mg.	+	—	—	—
Procladius sp.	+	+	+	+
P. ferrugineus Kieff.	—	—	+	—

Таблица 1 (продолжение)

Названия животных	1956 г.	1957 г.	1958 г.	1959 г.
<i>Procladius choreus</i> Meig.	—	—	+	—
<i>P. nigriventris</i> Kieff	—	—	+	—
<i>P. silotanyus imicola</i> Kieff.	—	—	+	—
<i>P. rufovittatus</i> v. d. W.	—	—	+	—
<i>Ablabesmyia ex gr. monilis</i> L.	+	+	+	+
Другие Diptera				
<i>Culicoides</i> sp.	+	+	+	+
<i>Bezzia</i> sp.	+	+	—	—
<i>Chaoborus</i> sp.	+	+	+	+
	51	34	34	33

Животные первой группы значительно скорее распространяются по затопленной суше, чем животные второй группы.

Кроме гомотопных водных животных, в состав фауны затопленной суши входят еще элементы почвенной фауны, из которой олигохеты (энхитреиды и дождевые черви) могут довольно долго (месяцами) переживать пребывание под водой.

В Горьковском водохранилище в период массового развития тендипедид, кроме них, встречались лишь в небольшом количестве вышедшие из почвы энхитреиды, а из гомотопной водной фауны — отдельные экземпляры тубифицид и нескольких видов пиявок. Последние, преимущественно *Негробделла*, с августа—сентября встречаются чаще, видимо активно расселяясь по залитой суше. Однако все же значение этих гомотопных элементов до конца года остается ничтожным. Они играют заметную роль только на месте бывших осоковых болот (на Чкаловском и Юрьевецком створах), где, кроме пиявок и олигохет, хотя и в небольшом количестве, постоянно встречаются моллюски — *Planorbidae* и *Sphaeriidae*. Еще больше их, конечно, на ложах бывших пойменных водоемов, где сохраняется населявшая их ранее пелофильная фауна; но и здесь, и на болотах мотыль также преобладает, развиваясь приблизительно в таком же количестве, как на бывшей суше.

В общем в течение полутора-двух месяцев после начала лета мотыля и прогрева всей толщи воды выше 10—15° на все водохранилище, как я выразился в предыдущей статье (1959), как бы опускается мощная «пелена из мотыля», маскирующая все разнообразие исходных биотопов. Сквозь эту пелену, можно сказать, едва проглядывают прежние подоемы и совершенно неразличимы отличия в первоначальных наземных угодьях. В распределении бентоса по затопленной суше не замечается никакой закономерной связи с характером угодий — качеством почв и покрывавшей ее ранее наземной растительности.

Быстрое и сильное развитие бентоса, состоящего из детрито- и бактериофагов мотылей, говорит об изобилии пищи, поступающей несомненно от распадающихся в воде остатков наземной растительности. Об обилии питательных веществ для гетеротрофных организмов свидетельствует и бактериальная (в частности, и сапрофитная) флора воды и грунтов,

значительно (в 6—8 раз) превосходящая по обилию бактериальную флору Рыбинского водохранилища (Кузнецов, 1959б).

Однако для развития мотылей необходимо еще одно условие — прекращение течения, так как биологические особенности их личинок (планктонная стадия первого возраста, питание личинок бактериодетритом, накапливающимся в придонном слое воды и в верхнем слое ила — пелогене) допускают их массовое развитие только в стоячей воде (Thienemann, 1954; Константинов, 1958; Шилова, 1958б). Поэтому массовое заселение суши и ложа бывших водоемов имело место в первый год только в озеровидной нижней части водохранилища и даже в районе Юрьевоцкого створа уже наблюдалось не везде, так как здесь в течение первого года сохранялись незначительные скорости порядка 0.1—0.2 м/сек. на русле и менее 0.1 м/сек. на бывшей суше. В лежащей же выше речной средней части водохранилища скорости были еще более значительны.

В связи с обилием в воде взвешенных веществ — как минеральных взвесей, так и органического детрита — прекращение течения сейчас же вызывало выпадение на дне илистых отложений и поэтому развитие мотыля везде сопровождалось заилению, хотя, как известно из ряда работ (Шилова, 1958б, и др.), мотыль может развиваться и на плотных грунтах.

Однако заиление было не настолько сильным, чтобы вызвать заметное ухудшение кислородного режима, который оставался благоприятным в течение всего года.

Быстрое развитие мотыля привело к тому, что уже к концу лета первого года существования водохранилища биомасса бентоса в нем была выше, чем в давно существующих волжских водохранилищах, в которых формирование фауны должно было уже давно закончиться.

В озерной части Горьковского водохранилища средняя биомасса бентоса за период июль—октябрь составляла около 10 г/м² (средняя за август 10.4 г/м²), в то время как в Угличском и Ивановском водохранилищах (Фенюк, 1959) в 1955—1956 гг. средние за год составляли 9.2—10.3 г/м² (средняя за август — 5.2—9.3 г/м²). В Учинском водохранилище летом 1951 г. средняя биомасса составляла 8.2 г/м² (Соколова, 1959), а в Рыбинском в 1953—1955 гг. в устьевых участках 7.3 г/м², а в открытых частях 2.0 г/м² (Поддубная, 1958).¹

Основную долю (около 70%) биомассы бентоса составлял мотыль. Однако исходные запасы мотыля в области Горьковского водохранилища были очень невелики. По данным А. Ф. Гунько (1961), мотыль был распро-

¹ Все эти цифры представляют общую биомассу без крупных моллюсков (в том числе дрейссены). При определении средней биомассы для всей озерной части водохранилища принималось, что $\frac{7}{8}$ ее составляет затопленная суша, а $\frac{1}{8}$ — бывшие водоемы, и в соответствии с этим вычислялась средняя взвешенная.

В опубликованной мною совместно с А. Ф. Гунько (М.-Болтовской и Гунько, 1959) статье о бентосе Горьковского водохранилища за первый год приводится более высокая средняя биомасса, а именно 12 г/м². Это расхождение объясняется тем, что тогда, во-первых, она была вычислена для периода с конца (а не с начала) июля, а во-вторых, принималось, что ст. 1 и 10 находились на бывшей суше. Позже выяснилось, что эти станции находились на болотах и должны быть отнесены к группе станций, характеризующих пойменные водоемы. По этой причине средние биомассы для бывшей суши и пойменных водоемов, приведенные в упомянутой статье, отличаются от приводимых здесь. Не совпадает и средняя биомасса для русла Волги (8.64 г/м² вместо 7.98 г/м²) вследствие того, что ранее для ее вычисления не использовались станции по Юрьевоцкому створу, сохранявшему проточность и отличавшемуся пониженной биомассой. Цифры, приводимые в настоящей работе, точнее. Впрочем, различия не очень велики и не изменяют выводов, сделанных ранее.

странен преимущественно в придаточнорусловых водоемах (затоны, рускава) и в части пойменных, но при сравнительно невысокой плотности населения. Тем не менее он быстро заселил все водохранилище, т. е. площадь, в несколько десятков раз превышающую площадь этих водоемов, причем образовал популяции значительно более высокой плотности. Отсюда следует, что для первого этапа заселения водохранилища гидрофауной, а именно для «мотылевой» стадии, значение «биофондов» — исходных запасов фауны, в данном случае тендипедид, сравнительно невелико. В заселении водохранилища, очевидно, участвовали и мотыли, вылетевшие из водоемов, лежащих за его пределами (и не затопленных). Вероятно, заселение водохранилища произошло бы и при отсутствии водоемов с мотылями в области затопления. Хорошо известно хотя бы из практики работ на опытных рыбхозах (М.-Болтовской, 1957), что участки поймы без всяких водоемов после залития их водой при достижении определенных (более 10°) температур быстро заселяются тендипедами и другими насекомыми. Хотя наличие на ложе водохранилища или по его периферии водоемов должно ускорить процесс его заселения тендипедами, интенсивность этого процесса зависит главным образом от условий обитания и, вероятно, прежде всего от условий питания личинок. При изобилии пищи для личинок полнее осуществляется плодовитость комаров (вообще очень высокая), ускоряется их развитие, в связи с чем увеличивается число генераций. Большое значение должна иметь температура, особенно весной (определяющая наступление первого вылета), а также вместе с другими метеорологическими факторами в периоды первого и последующих летов комаров. Как мы указывали в предыдущих работах, есть основания полагать, что в 1956 г. в Горьковском (и Куйбышевском) водохранилище к осени появилось и третье поколение мотыля (т. е. личинки, вышедшие из яиц, отложенных комарами, вылетевшими из личинок второго поколения).

Может быть, это звучит парадоксально, но водохранилище, на ложе которого были богатые фонды — обильные запасы тендипедид, — может оказаться в первый год гораздо беднее ими, чем водохранилище, образовавшееся на поле без единого водоема, если в первом будет недостаточно пищи для них (например, в связи с отсутствием затопленной растительности) или сохранится проточность.

Прибрежная зона Горьковского водохранилища в первый год в участках обрывистого берега заносилась продуктами его размыва и была практически безжизненна; у пологих же берегов образовалось смешанное население с большой примесью фитофильной фауны, развивавшейся среди частично отмиравшей, частично вегетировавшей наземной растительности. Количественный учет ее мы не производили. Эта фауна представляла собою временное образование, так как на следующий год с повышением уровня прибрежная зона переместилась.

Таковы в основных чертах характерные особенности развития бентоса в течение первого года и выводы, которые можно было сделать на основании полученных результатов.

Бентос Горьковского водохранилища в 1956 г. был исследован также М. Б. Стругачом (1958), который в своей краткой заметке сообщает только о распределении общей биомассы и соотношении главных групп на разных грунтах. По Стругачу биомасса бентоса на песчано-илистых или илистых грунтах летом составляла 7.6—10.2 г/м²; на затопленных лугах распределение бентоса было крайне неравномерно, в среднем же биомасса составляла 11.2 г/м². Эти цифры, так же как и вывод М. Б. Стругача о том, что биомасса

повышается к осени (на илах даже до 24.8 г/м^2) и что наиболее продуктивна по бентосу затопленная пойма, вполне согласуются с полученными нами результатами.

Второй год — 1957-й

Зимой 1956—1957 гг., первый раз 31 января—2 февраля, второй раз 3—4 апреля, были сделаны сборы бентоса на нескольких станциях Чкаловского и Пучежского створов. Эти сборы имели целью выяснить условия перезимовывания бентоса. Они показали, что фауна русла и прилегающих частей поймы к концу зимы не испытывала заметных изменений. Биомасса по отдельным станциям колебалась, как и в других случаях, в широких пределах (от 0.02 до 28.19 г/м^2), но состав донной фауны оставался примерно таким же, что и естественно, так как в течение зимы уровень и режим скоростей почти не изменялись, и кислородный режим, по данным А. В. Фотиева (1958), и в поверхностных, и в придонных слоях оставался вполне благоприятным.

Зимние данные по биомассе бентоса я не использую для кривой динамики биомассы, потому что зимние станции неизбежно сильно не совпадали по местоположению со станциями как предшествовавшего года, так и весны—лета 1957 г.

Гидрологический режим Горьковского водохранилища в 1957 г., описанный Н. В. Буториным (1961), отличался от режима 1956 г. главным образом дальнейшим уменьшением проточности и распространением озерных условий на большее расстояние вверх по течению. Это было результатом того, что весной, в течение мая, произошло дальнейшее повышение уровня, достигнутого в начале июня проектного горизонта.

В озерной части водохранилища была затоплена, кроме поймы, значительная часть и первой надпойменной террасы. Вследствие этого дополнительного повышения уровня во время проведения первой серии сборов бентоса на руслах озерной части водохранилища существовала некоторая проточность. Однако скорости были невелики и не превосходили 0.05 — 0.12 м/сек . На затопленной долине уже в мае скорости, по крайней мере в районе Чкаловска, отсутствовали и установилась довольно резкая термическая стратификация (отличие придонной температуры от поверхностной доходило до 5°). В дальнейшем течение здесь, как правило, не возобновлялось. Только во время рейса в начале июля на затопленной долине на Пучежском и Юрьевецком створах были обнаружены незначительные скорости, в придонных слоях не превосходившие 0.06 — 0.08 м/сек . Позднее, до конца октября, на всех пойменных станциях течение отсутствовало. На руслах же оно от времени до времени возобновлялось, очевидно, в зависимости от работы ГЭС¹ и, возможно, ветров. Так, незначительные скорости, порядка 0.07 — 0.09 м/сек ., редко до 0.13 м/сек ., наблюдались на русле постоянных створов озерной части водохранилища в июле, сентябре и середине октября. При этом на Юрьевецком створе на русле установился такой же режим, как на Пучежском и Чкаловском, в связи с чем и здесь началось более интенсивное заиливание дна.

¹ Именно влиянием работы ГЭС и объясняется течение, наблюдавшееся в примыкавшем к пойме районе водохранилища (в 4 км от плотины). В августе здесь постоянно наблюдались скорости, колебавшиеся между 0.02 и 0.37 м/сек . (у дна более высокие); однако далеко от ГЭС они не распространялись и угасали уже ниже Чкаловска (Буторин, 1961).

Первая серия сборов по станциям 1956 г., местоположение которых было по возможности точно восстановлено, была произведена во второй половине мая (19—28 мая). Следующая серия была выполнена после более чем месячного перерыва, в начале июля (3—8 июля); в дальнейшем сборы на Чкаловском створе производились через промежутки от одной до трех недель (14 VII; 7, 14, 31 VIII; 7, 24 IX; 18 X), а на других створах озерной части ежемесячно.

Динамика биомассы бентоса и наиболее важных форм — мотыля (почти исключительно *Tendipes plumosus*) и тубифицид на отдельных станциях озерной части Горьковского водохранилища за все 4 года наблюдений показана в виде кривых на рис. 3, 4, 5, 6, 7 и 8.

Средняя биомасса бентоса (без крупных моллюсков) и главных составляющих его групп по каждому сроку наблюдений за все годы по трем основным биотопам озерной части водохранилища дана на табл. 2, 3, 4, 5. На основании этих данных составлен график¹ (рис. 13), показывающий динамику средней биомассы бентоса на затопленной суше, русле и бывших пойменных водоемах. Данные по средней численности бентоса (тоже без крупных моллюсков) приведены на табл. 7 и иллюстрируются графиком на рис. 14 (на стр. 107).

Данные по крупным моллюскам (унионидам, дрейссене, вивипаре), а именно — встречаемость, средняя численность и средняя биомасса — приведены в табл. 6 и графически не иллюстрируются.

По кривым на рис. 13 легко видеть, что ход изменений средней биомассы бентоса в разных биотопах в течение 1957 г. хотя и неодинаков, имеет одну общую черту: везде наблюдается значительное понижение биомассы, достигающей минимума в летние месяцы (июль—август), после чего происходит некоторое повышение, однако далеко не доводящее биомассу до уровня 1956 г. Везде это происходит преимущественно за счет уменьшения биомассы мотыля.

Затопленная суша. На затопленной суше значительное понижение биомассы наблюдается от конца мая к началу июля. За этот период (между 20—28 V и 3—8 VII наблюдений не было) средняя биомасса бентоса понизилась почти вдвое — от 8.02 до 4.92 г/м². Это было вызвано уменьшением количества не только мотыля, но и *Endochironomus ex gr. tendens*. Последний почти исчез из фауны и позже уже не появлялся в сколько-нибудь заметных количествах; это объясняется тем, что он ведет минирующий образ жизни и в первый год использует остатки затопленной наземной растительности, позднее распадающиеся.

Но более существенно, чем изменение средней биомассы, сходство динамики бентоса в этот период на разных станциях. Как видно на рис. 3, 4, 7, на всех станциях на бывшей суше, за исключением трех, происходит понижение биомассы. Так как население бывшей суши в это время состояло почти на 70% из мотыля, естественно, что это есть результат понижения биомассы последнего. Правда, на наиболее богатой мотылем ст. 5 (щучко-

¹ На этом графике для затопленной суши и русла использованы данные всех, не только ежемесячных, но и ежелекандных сборов, производившихся только по Чкаловскому створу. Но для бывших пойменных водоемов использованы только данные ежемесячных сборов. Пойменные водоемы были очень разнородны и на Чкаловском створе находились значительно более бедные бентосом бывшие болота (ст. 1 и 10). Во время декадных сборов, промежуточных между месячными, сборы производились только на этих станциях и поэтому средняя биомасса для пойменных водоемов получалась в эти сроки каждый раз сильно пониженная.

Средняя биомасса бентоса (в г/м²) в озерной части Горьковского водохранилища в 1956 г.

Группы	Май	Июнь	6-10 июля	27 июля	6 августа	16 августа	23-27 августа	3 сентября	15-19 сентября	7-8 октября	21-23 октября
Затопленная суша (станции 1, 4, 5, 7, 11, II, III, IV, V, VI)											
Tendipes	—	—	0.400	7.140	11.290	—	7.270	9.190	11.370	14.310	9.510
Другие Tendipedidae . . .	0.090	0.840	0.180	0.500	0.840	сборов не было	2.360	0.350	1.140	0.850	0.200
Hirudinei	—	—	0.070	—	—	—	0.010	—	0.040	0.150	0.270
Tubificidae	0.210	0.310	—	—	0.300	—	0.050	0.150	0.100	0.030	0.010
Sphaeriidae	—	—	—	—	0.040	—	—	—	0.010	—	0.130
Общая биомасса . .	1.900	1.150	0.776	7.710	12.560	—	9.960	9.850	12.870	15.510	10.230
Бывшие пойменные водоемы (станции 3, 8, 12, I, 10)											
Tendipes	13.760	3.170	0.200	0.340	0.320	—	11.710	6.000	19.720	—	3.790
Другие Tendipedidae . . .	0.340	0.070	0.075	0.504	0.080	сборов не было	1.800	0.434	0.562	0.420	0.175
Hirudinei	—	—	0.432	—	0.135	—	0.010	—	—	—	0.275
Tubificidae	0.200	0.460	0.450	0.330	0.680	—	0.150	0.935	0.710	1.020	1.470
Sphaeriidae	—	0.550	0.500	1.400	4.000	—	26.890	2.155	0.870	—	6.620
Общая биомасса . .	14.500	4.350	2.190	3.000	8.140	—	42.490	9.664	22.430	5.000	12.540
Русло Волги (станции 2, 2а, 2б, 6, 6а, 9, 9а)											
Tendipes	0.010	—	0.274	0.725	3.507	0.790	5.812	4.200	8.865	5.600	2.188
Другие Tendipedidae . . .	0.400	0.020	0.080	0.100	0.153	0.095	0.263	0.350	0.300	0.340	0.378
Hirudinei	—	0.720	—	—	—	—	—	—	—	3.000	0.040
Tubificidae	0.020	0.520	1.662	0.405	0.430	0.230	0.286	0.100	0.528	0.020	0.912
Sphaeriidae	0.003	—	0.102	—	—	2.130	—	3.380	0.425	1.950	0.700
Общая биомасса . .	0.245	2.290	2.239	1.350	4.270	3.325	6.412	8.283	11.835	15.370	4.225

Средняя биомасса бентоса (в г/м²) в сзерной части Горьковского водохранилища в 1957 г.

Группы	20—24 мая	3—8 июли	13—14 июля	6—7 августа	14 августа	31 августа	7—10 сентября	24 сентября	18—21 октября
Затопленная суша (станции 1, 4, 5, 7, 11, II, III, IV, V, VI)									
Tendipes	5.430	4.420	4.770	3.210	2.880	3.930	3.030	5.660	6.940
Другие Tendipedidae	1.580	0.060	0.190	0.110	0.020	0.090	0.280	0.110	0.280
Hirudinei	0.640	0.080	0.010	0.560	—	0.555	0.540	0.880	0.270
Tubificidae	0.050	—	0.020	0.011	0.050	—	0.130	0.170	0.210
Sphaeriidae	0.030	0.030	0.010	0.085	—	—	0.110	—	0.070
Общая биомасса	8.101	4.920	5.010	4.140	2.950	4.690	4.310	6.950	8.340
Бывшие пойменные водоемы (станции 3, 8, 12, I, 10)									
Tendipes	3.650	9.350	0.870	13.450	1.580	1.250	5.830	1.530	8.580
Другие Tendipedidae	0.564	0.266	0.185	0.069	0.005	0.020	0.037	0.020	0.134
Hirudinei	0.670	0.010	0.170	0.230	—	—	0.110	0.090	0.060
Tubificidae	2.340	0.800	0.150	1.600	1.020	0.190	1.220	7.14	1.640
Sphaeriidae	5.430	1.200	1.110	3.180	1.860	2.740	5.240	2.310	4.110
Общая биомасса	13.300	12.080	4.230	20.350	3.920	4.280	13.760	12.160	15.010
Русло Волги (станции 2, 6, 9, 2а, 2б, 2в, 6а, 6б, 9а)									
Tendipes	1.685	0.415	0.140	2.830	3.560	—	5.218	сборов	2.675
Другие Tendipedidae	0.197	0.250	0.030	0.455	0.210	сборов	0.395	не	0.277
Hirudinei	0.177	—	—	—	—	не	0.030	было	—
Tubificidae	0.966	0.600	0.500	2.528	1.080	было	1.350	—	2.337
Sphaeriidae	2.136	0.540	—	0.030	—	—	—	—	2.290
Общая биомасса	5.166	1.921	0.830	5.842	4.900	—	7.052	—	5.782

Средняя биомасса бентоса (в г/м²) в озерной части Горьковского водохранилища в 1958 г.

Группы	30 мая — 1 июня	11 июня	20 июня	1—5 июля	10—11 июля	20 июля	30 июля	10—12 августа	20 августа	29 августа — 1 сентября	5 сентября — 1 октября	5—8 октября	30 октября — 1 ноября
Затопленная суша (станции VI, VII, IV, V, 7, 11, 4, II, III, 5, 1)													
Tendipes	0.711	1.110	0.330	0.861	0.438	0.290	0.144	0.712	0.852	2.238	1.567	2.616	1.587
Другие Tendipedidae	0.623	0.308	0.199	0.268	0.182	0.084	0.072	0.277	0.054	0.388	0.018	0.261	0.335
Hirudinei	0.229	0.052	0.431	0.456	0.048	0.126	0.026	—	0.128	0.467	0.006	0.146	0.191
Tubificidae	0.075	0.178	0.515	0.057	0.213	0.124	0.059	0.167	0.272	0.709	2.294	0.795	0.570
Другие Oligochaeta	0.423	0.045	0.119	0.264	0.067	0.892	0.024	0.056	0.017	0.105	0.125	0.993	0.498
Sphaeriidae	0.016	0.006	0.058	0.030	0.204	0.396	—	0.080	0.043	0.254	0.144	0.056	0.006
Общая биомасса	2.306	2.050	1.651	1.620	1.153	1.519	0.327	1.384	1.447	4.170	4.260	5.320	3.397
Бывшие пойменные водоемы (станции 10, 12, 8, 3, 1)													
Tendipes	0.873	0.418	0.365	0.966	0.700	0.557	0.850	1.598	2.350	2.230	сборов не было		
Другие Tendipedidae	0.093	0.020	0.028	0.135	0.030	0.050	0.020	0.193	0.023	0.190	0.278	0.100	—
Hirudinei	0.296	—	—	0.008	0.025	0.010	0.005	0.769	0.015	—	1.535	0.357	—
Tubificidae	2.178	0.233	1.244	1.313	2.420	1.950	2.215	0.522	0.600	2.410	0.125	—	—
Другие Oligochaeta	0.018	0.040	0.415	0.416	1.390	0.230	—	0.340	—	—	0.466	0.275	—
Sphaeriidae	3.567	1.432	0.630	3.766	2.860	1.380	3.568	2.250	1.710	1.240	—	—	—
Общая биомасса	11.505	2.213	3.342	8.586	7.810	4.647	7.163	8.504	7.026	6.800	—	6.838	4.550
Русло Волги (станции 9а, б, 6а, 6б, 2, 2а, 2б)													
Tendipes	1.200	0.400	0.509	1.125	0.557	0.320	0.460	3.027	0.890	2.280	1.010	3.627	1.864
Другие Tendipedidae	0.054	0.380	0.084	0.193	0.510	0.133	0.067	0.234	0.290	0.288	0.151	0.342	0.094
Hirudinei	0.006	—	—	—	—	—	0.220	—	0.010	0.103	0.093	0.143	—
Limnodrilus newaensis	3.139	0.973	1.120	1.066	6.587	4.427	6.887	7.856	1.983	3.210	6.220	6.136	6.634
Другие Tubificidae	0.301	0.614	1.549	0.230	2.620	0.320	0.933	0.460	0.830	2.203	1.213	1.618	0.340
Другие Oligochaeta	0.236	—	0.213	0.006	0.393	—	0.100	—	—	0.004	—	0.149	—
Sphaeriidae	0.280	0.233	2.860	0.983	0.670	0.017	3.970	1.106	3.027	8.193	1.027	2.055	0.330
Общая биомасса	4.923	2.607	7.259	4.328	11.574	5.735	13.517	12.934	7.207	17.015	12.060	14.156	9.744

Таблица 5
Средняя биомасса белтоса (в г/м²) в озерной части Горьковского водохранилища в 1959 г.

Группы	5—11 мая	5—9 июня	9—13 июля	7—10 августа	8—11 сентяб- ря	9—14 октября
Затопленная суша (станции 1, 4, 5, 7, 11, II, III, IV, V, VI, VII)						
Tendipes	0.892	0.699	0.803	0.897	2.685	1.851
Другие Tendipedidae	0.611	0.334	0.184	0.351	2.234	0.862
Hirudinei	0.094	0.129	0.036	0.039	0.171	0.083
Limnodrilus newaensis	—	0.002	0.879	—	0.006	0.187
Другие Tubificidae	0.370	0.161	1.116	0.074	1.581	0.892
Другие Oligochaeta	0.135	0.105	0.296	0.011	0.154	0.029
Sphaeriidae	0.041	0.085	0.153	0.458	0.059	0.001
Общая биомасса	2.174	1.516	3.638	1.844	7.233	4.041
Бывшие пойменные водоемы (станции 3, 8, 10, 12, I)						
Tendipes	1.090	0.984	0.890	1.535	2.234	3.384
Другие Tendipedidae	0.126	0.160	0.119	0.246	0.395	0.373
Hirudinei	0.004	0.044	0.046	0.123	0.090	0.416
Limnodrilus newaensis	2.922	2.874	2.910	0.925	3.206	1.106
Другие Tubificidae	0.674	0.498	0.498	0.953	2.178	1.409
Другие Oligochaeta	0.076	0.016	0.118	0.022	0.008	0.090
Sphaeriidae	2.832	1.752	2.009	1.150	0.990	0.018
Общая биомасса	7.937	6.364	6.776	4.956	9.809	6.936
Русло Волги (станции 2, 2а, 6, 6б, 9, 9а)						
Tendipes	1.633	1.073	0.558	1.623	9.396	6.393
Другие Tendipedidae	0.285	0.189	0.252	0.504	0.333	0.539
Hirudinei	0.141	0.020	0.015	—	0.083	0.078
Limnodrilus newaensis	6.723	3.403	5.685	2.320	5.990	5.808
Другие Tubificidae	1.034	0.098	0.951	0.089	0.997	1.919
Другие Oligochaeta	0.025	—	0.008	—	0.008	—
Sphaeriidae	3.976	1.193	1.815	1.192	0.241	0.151
Общая биомасса	15.537	5.977	9.625	6.094	18.065	15.643

Таблица 6

Показатели распространения крупных моллюсков в Горьковском водохранилище

Биотопы	Встречаемость униионид и вивипар, в %				Средняя численность униионид и вивипар, в экз./м ²				Средняя биомасса униионид, вивипар и дрейссены, в г/м ²			
	1956 г.	1957 г.	1958 г.	1959 г.	1956 г.	1957 г.	1958 г.	1959 г.	1956 г.	1957 г.	1958 г.	1959 г.
Затопленная су- ша	0	1.5	3.0	6.2	0	0.6	0.5	2.8	0	0	1.8	7.1
Русло Волги . .	6.0	9.4	19.1	22.5	0.6	3.4	4.9	8.2	2.6	22.9	19.7	17.6
Бывшие поймен- ные водоемы .	?	28.6	12.0	16.7	?	11.1	1.4	2.7	?	44.4	2.6	30.4

вый луг на Чкаловском створе) их количество, напротив, возросло, и это сказалось на средней биомассе мотыля, которая на бывшей суше понизилась сравнительно немного (с 5.43 до 4.42 г/м²). Но это единственная станция, на которой биомасса мотыля повысилась, и поэтому можно предполагать, что в данном случае имела место ошибка, проистекающая из несовершенства дночерпателя.¹

В течение июля, к первым числам августа, всеобщего понижения биомассы нет, но на некоторых станциях оно продолжается и, в частности, в очень сильной степени (вчетверо, с 17.6 до 4.7 г/м²) на упомянутой ст. 5, вследствие чего средняя биомасса на бывшей суше понижается также, опускаясь до 3.84 г/м². Это — минимум биомассы бентоса в 1957 г. После этого начинается ее повышение. Оно замечается уже в начале сентября, а на Чкаловском створе, где наблюдения были чаще, еще 31 августа. К концу сентября (24 IX) и еще более к началу октября (8 X) средняя биомасса продолжает повышаться и достигает такого же (даже несколько более высокого) уровня, как в мае, а именно 8.34 г/м². Как и ранее, подавляющую часть биомассы (70—80%) составляет мотыль. По отдельным станциям изменения биомассы в этот период неодинаковы, но на большинстве станций наблюдается увеличение биомассы как общей, так и мотыля. При этом, однако, на ряде станций замечается ее снижение от конца сентября к началу октября.

Динамика биомассы бентоса определялась в основном динамикой популяции руководящего вида — *Tendipes plumosus*. Другой вид этого рода — *T. tentans* — встречался лишь в мае на некоторых станциях. Анализ популяции *T. plumosus* показывает, что во время первых сборов — в третьей декаде мая, когда температура воды была уже везде 14—15°, и вре-

¹ Такие неожиданные подъемы и падения биомассы (и численности) встречаются нередко при изучении динамики и других тендипедид и других групп бентоса. Они обусловлены не только возможными ошибками в сборе и обработке, но и еще больше неравномерностью распределения донных животных, образующих местные скопления, особенно если местоположение точки регулярных сборов неточно соблюдается. Если не учитывать этого обстоятельства, для объяснения колебаний в количестве донных животных приходится придумывать различные сложные объяснения, что и делают некоторые авторы. Так, Манди (Mundie, 1955) пытается объяснить изменения в количестве личинок тендипедид в английских водохранилищах, наблюдавшиеся, по сборам трубчатого прибора, в период с февраля по май (до вылета), тем, что личинки переходят в воду при взмучивании ила волнениями. В таком объяснении, невероятном для водоема с глубиной в несколько метров в период отсутствия первых стадий личинок, нет, конечно, никакой необходимости.

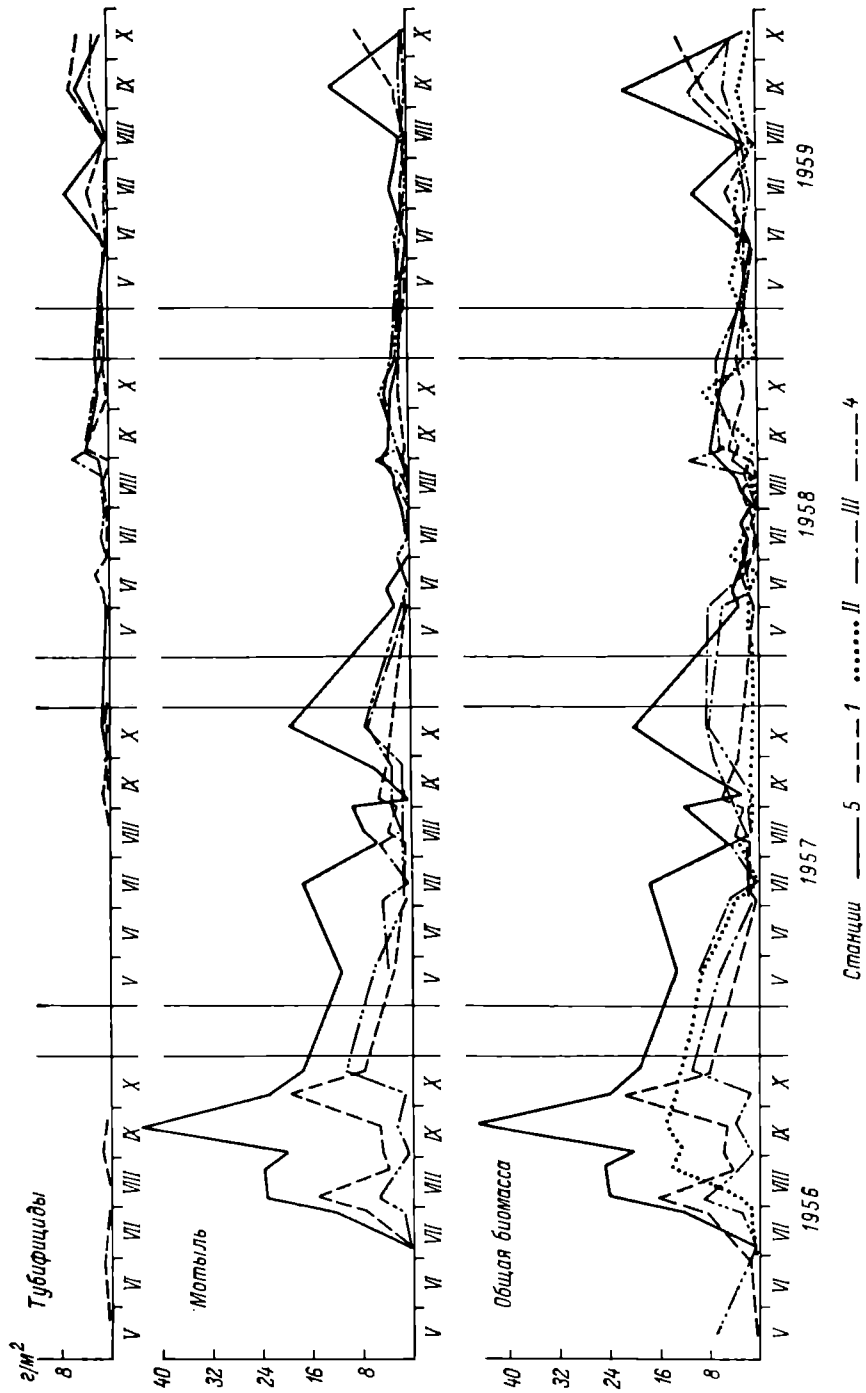


Рис. 3. Динамика биомассы бентоса¹ по станциям на затопленной суше на Чкаловском створе.
 1 На всех графиках с общей биомассой бентоса она дана за вычетом биомассы крупных моллюсков.

Таблица 7
Средняя численность (в экз./м²) бентоса (без крупных моллюсков) в озерной части Горьковского водохранилища

Группы	1956 год										1957 год									
	20-22 мая	июнь	6-10 июня	27 июня	6 августа	23-27 августа	3 сентября	15-19 сентября	7-8 октября	21-23 октября	20-28 мая	3-8 июня	13-14 июня	5-7 августа	14 августа	31 августа	7-10 сентября	24 сентября	18-21 октября	
Затопленная суша																				
Tendipes	—	30	77	990	1720	1243	675	1037	1300	869	385	250	285	270	148	335	453	370	526	
Tubificidae	167	37	4	13	40	21	32	—	37	10	24	4	8	37	4	—	52	115	40	
Общая численность	233	147	210	1520	2272	2570	872	1867	2000	1306	964	336	352	386	166	415	704	825	806	
Русла																				
Tendipes	7	—	133	595	557	497	447	788	сборов	170	143	сборов	302	442	сборов	485	сборов	270		
Tubificidae	13	80	20	5	140	140	47	138	не было	280	130	52	155	302	442	180	не было	192		
Общая численность	520	405	307	660	907	1017	943	1307	—	628	1300	—	565	915	—	960	—	807		
Группы	1958 год										1959 год									
	30 мая-1 июня	11 июня	20 июня	1-5 июля	10-11 июля	30 июля	10-12 августа	28 августа	30 августа-1 сентября	6-8 октября	30 октября-1 ноября	10-12 мая	6-9 июня	9-14 июня	9 августа	9-12 сентября	12-16 октября			
Затопленная суша																				
Tendipes	39	34	9	29	22	16	69	68	179	243	123	123	60	26	56	94	167	128		
Tubificidae	25	203	380	1129	105	68	81	115	250	306	256	256	160	64	369	44	710	258		
Общая численность	280	933	378	1685	328	147	283	281	642	706	517	517	413	201	566	335	1506	637		
Русла																				
Tendipes	121	27	29	52	83	121	427	123	330	330	183	183	132	97	80	260	559	384		
Tubificidae	254	853	1188	331	3067	1631	789	663	979	1023	588	588	1128	290	653	259	1163	1400		
Общая численность	477	1320	1443	672	4207	1961	1498	1087	1790	1736	879	879	1766	510	951	932	1929	2077		

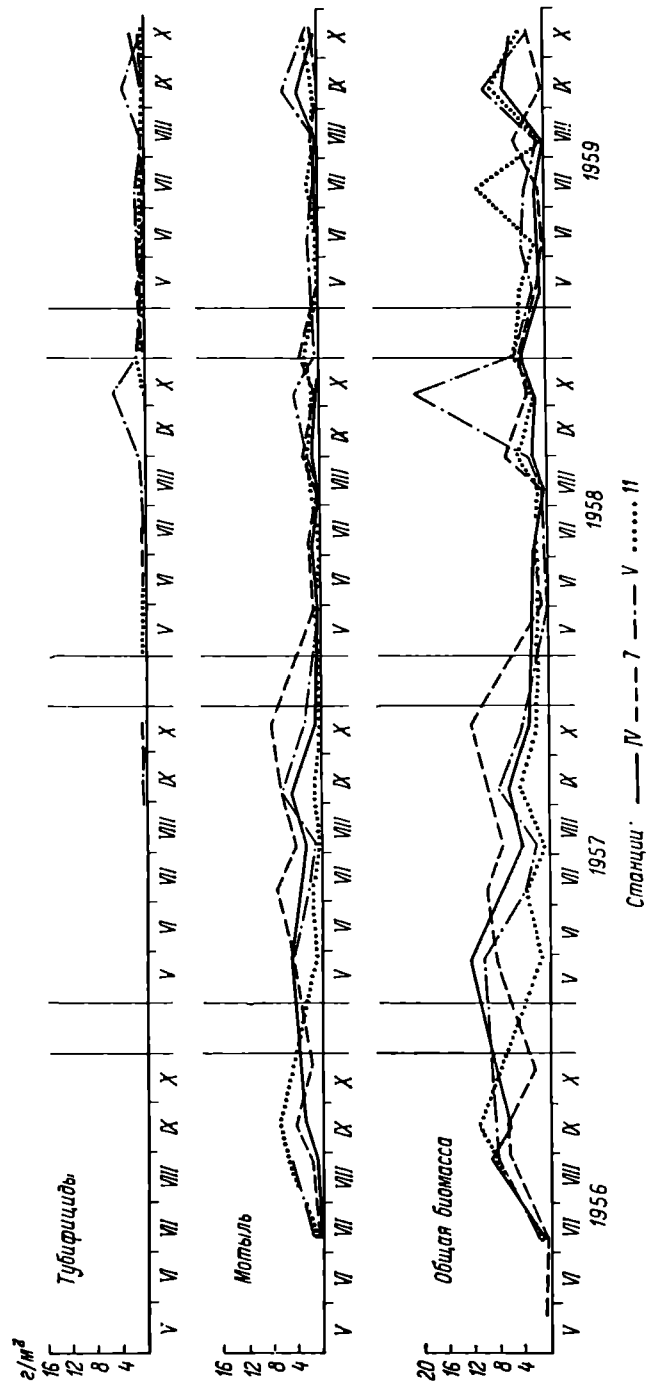


Рис. 4. Динамика биомассы бентоса по станциям на затопленной суше на Пучежском створе.

менами поднималась до 16—17°, начался уже массовый вылет комаров. На нескольких станциях были найдены куколки, а личинки встречались только крупные. Во время следующих сборов — в начале июля — характер популяции мотыля совершенно изменился: куколки исчезли, а среди личинок появилось много мелких. Очевидно, за это время прошел вылет комаров из весьма богатой популяции личинок, народившихся в первый, 1956 г. На июль и август приходится минимум биомассы мотыля (и всего бентоса), очевидно, соответствующий той фазе развития его популяции, когда старое (зимовавшее) поколение покинуло водоем, а новое состоит из мелких личинок, не могущих дать высокую биомассу. Однако, если вылет был в конце мая—начале июня, личинки должны были, в условиях летних температур, достигнуть крупных размеров и сильно повысить биомассу уже в конце июля—начале августа. Так как в действительности повышение биомассы произошло только в сентябре—октябре, приходится предположить, что оно было вызвано ростом не этого, второго, а третьего поколения личинок, появившегося после второго вылета комаров. Доказать это трудно, так как полный возрастной и размерный анализ личиночной популяции мотыля в 1957 г. не производился. Но куколки попадают уже в последних числах августа, и затем в сентябре. По-видимому, второе (от первого вылета) поколение личинок было менее многочисленным и вылет его был сильно растянутым, третье же поколение (от второго вылета) оказалось более многочисленным в силу более благоприятных условий лета комаров или условий развития личинок.

Как и в 1956 г., на затопленной суше в течение всего года постоянно господствуют тендипедиды, и именно мотыль *Tendipes plumosus*; из других форм этого семейства только *Endochironomus* ex. gr. *tendens*, и то лишь в мае, встречался в больших количествах, а остальные — *Glyptotendipes*, *Cryptochironomus* ex gr. *defectus*, *Polypedilum*, *Procladius* — встречались местами, в большинстве случаев как незначительная примесь к мотылю.

Из других групп фауны наиболее постоянно встречались пиявки, в основном *Herpobdella*. В течение года их количество неправильно колеблется; на некоторых станциях, особенно ст. № 11 (бывшая пашня, на Пучежском створе) они присутствуют всегда, временами образуя биомассу 2.5—3 г/м², на других, напротив, почти не встречаются. Но в общем количество пиявок возрастает, и их средняя биомасса значительно увеличивается, как видно на рис. 11 (на стр. 101). Другой представитель подвижной фауны — *Asellus* — в 1957 г. встречался единично и не чаще, чем в 1956 г.

Из фитофильной фауны встречались в течение всего года единичными особями в разных местах, нигде не образуя высокой биомассы, личинки некоторых ручейников и легочные брюхоногие — катушки (*Planorbidae*), реже мелкие прудовики.

Представители малоподвижного бентоса в 1957 г. по бывшей суше начали распространяться шире, чем в 1956 г. Среди олигохет, встречавшихся, хотя и не во все сроки наблюдений, на всех станциях, преобладали люмбрикулиды (*Lumbriculus*, *Rhynchelmis*) и тубифициды. Последние, особенно *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Lyodrilus hammoniensis*, к осени стали попадаться все чаще, особенно на Чкаловском створе, но не давали биомассы более 0.5—0.6 г/м². Кроме олигохет, на затопленной суше стали появляться сферииды — мелкие виды горошинок (*Pisidium*), в первый год за пределы бывших водоемов совершенно не распространявшиеся. Однако до конца наблюдений они попадались лишь на некоторых станциях единичными особями.

В целом, в 1957 г. на бывшей суше вся «гомоторная» фауна по биомассе составляла в мае—июле 5—13%, а в августе—октябре от 13 до 23% (в разные сроки сборов) всей фауны. Хотя эти цифры еще невелики (и на отдельных станциях фауна состояла еще из одних тендипедид), они значительно выше тех, которые характеризовали роль гомоторной фауны в первый год и могут быть показателями завоевания, заселения затопленной суши водной фауной.

Рассматривая распределение бентоса по разным станциям, невозможно, как и в первый год, найти связь его состава и количества с характером исходного биотопа. По составу несколько выделяется станция № 11, на бывшей пашне, характеризующаяся особым обилием пиявок *Herobdella*, но отличие это непостоянно, так как они иногда встречаются в большом количестве и на других станциях. Столь же непостоянны были другие особенности в составе фауны на отдельных станциях, как например обилие *Glyptotendipes* на ст. 5, 7 IX или сферид на ст. VI, 10 IX: к следующему сроку сборов их было уже мало.

По количеству бентоса выделялась, как и в первый год, ст. 5 — щучковый луг на Чкаловском створе. Биомасса бентоса здесь почти всегда была выше, чем на других станциях, и в основном за счет массового развития мотыля. Интересно, что относительное богатство этой станции сохранилось и осенью, откуда можно заключить, что сохранились благоприятные для развития мотыля условия, способствовавшие развитию личинок осенней генерации. Однако в чем заключались эти условия, остается непонятным.

Наиболее бедной по биомассе оказалась станция II на бывшем торфянике на Чкаловском створе, где биомасса, после весеннего вылета мотыля, колебалась между 1 и 3.56 г/м². Но напрашивающаяся связь с неплодородностью исходной почвы не может быть принята, если учесть богатство фауны на этой станции в 1956 г. и еще в мае 1957 г., а также то, что она не отличалась особой бедностью в последующие годы.

Сравнивая бентос затопленной суши на отдельных створах, мы не видим существенных различий в его составе и биомассе, несмотря на неодинаковый исходный почвенно-растительный покров. На Чкаловском створе было несколько болот, что, казалось бы, должно было сказаться на бентосе в сторону обеднения, но средняя биомасса на этом створе была практически такой же — 5.8 г/м², как на Пучежском створе, где болот не было. На Юрьевецком створе, тоже пересекавшем болота, средняя биомасса в 1957 г. была ниже — 4.5 г/м², но в 1956 г. затопленная суша на этом створе была, наоборот, очень богата бентосом.

На Юрьевецком и Пучежском створах вообще больше пиявок и меньше тубифицид, чем на Чкаловском. Кроме того, только на Пучежском створе встречена дрейссена. Эти отличия связаны, видимо, с несколько большей степенью заиленности нижележащей части водохранилища.

Дрейссена была найдена в 1957 г. только на двух станциях на бывшей суше (ст. IV и 7), но в небольшом количестве. Это были небольшие особи (дл. до 5—7 мм), дававшие незначительную биомассу — около 1 и 2 г/м². В противоположность Куйбышевскому водохранилищу, где дрейссена на второй год (а отчасти уже на первый) развилась в значительном количестве, в Горьковском водохранилище она явно не приживалась.

Итак, на второй, 1957 г. в Горьковском водохранилище на затопленной суше биомасса бентоса сильно понизилась. Средняя биомасса уменьшилась почти вдвое, так как в 1957 г. она составляла 5.6 г/м², в то время

как в 1956 г. за период июль—октябрь — 9.84 г/м^2 (а за весь год, точнее за период май—октябрь, 8.22 г/м^2).¹

В бентосе по-прежнему резко преобладал мотыль; количество же других тендипедид уменьшилось, но количество «гомотопной» водной фауны увеличилось. Главную массу последней составляли пиявки; других групп было мало, но в отличие от первого года появились, хотя и в небольшом количестве, тубифициды и сферииды. Роль гомотопной фауны по биомассе повысилась до 13.5%, в то время как в 1956 г. она составляла всего 2.7% (в средних числах). Изменения в биомассе бентоса и соотношение отдельных групп, происшедшие на второй год по сравнению с первым, легко видеть из циклограмм на рис. 12 (на стр. 101).

Несмотря на заметные изменения в составе бентоса на затопленной суше, он и в 1957 г. отличается неполноценностью и недоразвитием некоторых систематических и экологических групп. Чрезвычайно резкое преобладание тендипедид (в основном мотыля), составляющих почти 9/10 фауны по биомассе, сильно отличает эту группировку от населяющих озера и давно существующие водохранилища биоценозов, в том числе и «мотылевых». В последних при доминировании мотылей — обычно тендипедида составляют не более 60—70% биомассы, а среди остальной фауны преобладают тубифициды и моллюски (сферииды или брюхоногие). Бентос затопленной суши в первые два года представляет собою временный биоценоз или, лучше сказать, комплекс с неукомплектованным видовым составом и неустановившимся соотношением групп. Этот комплекс явно недоиспользует экологические возможности среды, что выражается, в частности, в крайне слабом развитии целюфилов при наличии достаточно выраженного заиления.

Бывшие пойменные водоемы. В бывших пойменных водоемах в 1957 г. в общем наблюдается тот же процесс, что и на затопленной суше: понижение биомассы бентоса за счет уменьшения количества мотыля. Однако это понижение выражено слабее, так как значительную часть фауны, как и прежде, в этих водоемах составляют олигохеты и моллюски, главным образом сферииды.

Пойменные водоемы, на которых велись наблюдения, были очень различны по своей фауне. Наибольшим богатством бентоса, особенно моллюсков, отличался бывший Кривозерский затон (ст. 12), ранее составлявший собственно залив Волги (против Юрьевца); в нем также постоянно в большом количестве обитал речной *Limnodrilus newaensis*. Еще богаче была фауна на ст. 8 на бывшей притеррасной речке (на Пучежском створе), где всегда, в течение круглого года, было чрезвычайно много мотыля, дававшего биомассу до $44\text{—}48 \text{ г/м}^2$. Ст. 3 на бывшем оз. Рахманинском (на Чкаловском створе) была заметно беднее бентосом. Наиболее бедными всегда были ст. 1 и 10, бывшие осоковые болота.² Относительное богатство стан-

¹ При сравнении бентоса за разные годы я предпочитаю брать для первого, 1956 г. период с июля до октября (последнего срока наблюдений), так как в том году до июня шло повышение уровня, вызывавшее течения, и прогрев воды. «Продуктивные возможности» водохранилища в 1956 г. могли осуществиться лишь при прекращении на больших площадях проточности и достижении температуры, необходимой для лета мотылей.

² Ст. 1 и 10, как указывалось выше, первоначально, в 1956 г., были отнесены к числу станций, характеризующих затопленную сушу, и именно осочники. Однако уже в 1956 г. обнаружилось, что они отличались от других станций на бывшей суше постоянным присутствием некоторых форм малоподвижной водной фауны — сфериид, планорбид, тубифицид, иногда затворок (*Valvata*) и вивипар. Очевидно, мы имели дело с бывшими водоемами, точнее осоковыми болотами. Осочники на влажной почве

ций на пойменных водоемах примерно соответствовало их заселенности до затопления. В осоковых болотах бентос был недоразвит, как и вообще в болотах по сравнению с озерами и затонами. Преобладала фитофильная фауна, которая в 1957 г. в водохранилище вообще уже почти исчезла.

Из фитофильной фауны более или менее постоянно встречались на ст. 1 и ст. 10 только мелкие планорбииды (катушки), в единичных экземплярах, как и прудовики *Limnaea*, попадавшиеся и на затопленной суше. Кроме того, на этих станциях и на суше изредка встречались личинки различных nereofilных видов ручейников. Вся остальная фитофильная фауна — многочисленные личинки стрекоз, поденок, жуки и клопы и их личинки, фитофильные личинки тендипедид, водяные клещи и т. д. — в дночерпательных сборах совершенно отсутствовала. Зарослей водной растительности в 1957 г. в Горьковском водохранилище практически не было. В самых верхних горизонтах прибрежной зоны, среди затопленных луговых трав, вероятно, и находили убежище остатки фитофильной фауны, обитавшей в заросших водоемах до затопления и вымытой и рассеянной потоками воды при затоплении водохранилища.

Наибольшим богатством бентоса, как уже указывалось, отличалась ст. 8. Динамика донного населения на этой станции резко отличалась от его динамики на других станциях (рис. 8): биомасса бентоса здесь не понижалась, а, наоборот, повысилась по сравнению с 1956 г., достигнув 52.49 г/м^2 в начале августа. Немного меньше — 46.92 г/м^2 — было и в начале июля. В обоих случаях бентос состоял из множества (более тысячи на м^2) крупных личинок *Tendipes plumosus*, дававших $44\text{--}48 \text{ г/м}^2$. Они оставались в большом количестве (с биомассой $14\text{--}20.4 \text{ г/м}^2$) и в другие месяцы. К сожалению, при обработке этих сборов А. Ф. Гунько не было произведено возрастного анализа популяции мотыля. Такой анализ помог бы выяснить роль мотылей разных поколений и показать, оставалось ли здесь в основном поколение 1956 г. или произошло массовое вселение личинок нового поколения.

Несколько сходна была и динамика бентоса на ст. 12 (в бывшем Криво-зерском затоне); здесь тоже биомасса в 1957 г. была выше, чем в 1956 г., но высокий подъем ее в августе и сентябре обусловлен главным образом скоплением моллюсков — сфериид (до 16 г/м^2) и вальват (более 6 г/м^2).

Именно скопление мотылей на ст. 8 и сфериид — на ст. 12 и были причиной того, что кривая средней биомассы в бывших пойменных водоемах (рис. 13) дает явственный подъем — «пик» — в начале августа. Но в других бывших пойменных водоемах, как и везде на затопленной суше, в августе биомасса понижается. Следует придавать большее значение сходству динамики биомассы на разных станциях, чем величине средней биомассы, когда ясно видно, что она оказалась высокой вследствие случайного попадания дночерпателя на очень плотные скопления животных.

Несмотря на скопления мотыля на ст. 8, его количество в бывших пойменных водоемах в 1957 г. в среднем меньше, и во второй половине этого года средняя общая биомасса ниже, чем в 1956 г. Намечающаяся

незаметно переходят в болота, и небольшая ошибка в определении местоположения приводит к тому, что станция оказывается вместо бывшей суши на совершенно другом биотопе — бывшем водоеме. В таких случаях по составу фауны в сборах можно внести коррективы в определении характера исходного угодья. То же, но в обратном направлении, случилось со ст. V на Пучежском створе. Она была намечена на осоковом болоте, но по характеру фауны скоро стало ясно, что фактически оказалась (т. е. обозначающая ее вежа была установлена) за пределами этого болота, среди сухого осочника.

как будто тенденция к развитию тубифицид не может считаться доказанной.

Крупные моллюски как в первый год существования водохранилища, так и во второй год продолжают локализоваться в ложе бывших пойменных водоемов. Там, где и раньше было много унионид и вивипар — в бывшем Кривозерском затоне — они продолжали постоянно встречаться и в 1957 г. В других бывших пойменных озерах и болотах их меньше. В то же время на затопленной суше ни униониды, ни вивипары в 1957 г. не встречались, по крайней мере в количествах, доступных для их улавливания дночерпателем. Все же, по-видимому, происходит их рассредоточение и расселение по ближайшим к пойменным водоемам областям, так как численность моллюсков в них (в Кривозерском затоне, Рахманинском озере) заметно уменьшается.

Русло Волги. В русле Волги бентос в 1957 г. испытывал в общем изменения такого же характера: понижение биомассы в результате уменьшения количества мотыля. Но здесь понижение это еще менее чувствуется вследствие одновременного значительного развития тубифицид, особенно неевского лимнодрила.

Увеличение количества этих червей, особенно последнего вида, на русле началось еще в первый год. Так как оно замечалось уже в первые месяцы после затопления, очевидно, шло перемещение неевского лимнодрила из более глубоких слоев грунта, недоступных дночерпателю, в поверхностные, происходящее, по наблюдениям В. И. Жадина (1948), при заилении. На второй год биомасса тубифицид и особенно неевского лимнодрила значительно возрастает, очевидно, уже в результате размножения. На руслах создается оптимальная для неевского лимнодрила среда — заиленный песчаный грунт при временной (весенней) проточности и благоприятном кислородном режиме. На Чкаловском и Пучежском створах количество мотыля к лету падает, а к осени возрастает вновь одновременно с количеством тубифицид. В октябре биомасса последних даже превосходит биомассу мотыля (рис. 5, 6 и 7). Начинается развитие бентоса и в верхних участках озерной части Горьковского водохранилища — у Сокольского (ст. 13) и на Юрьевецком створе (ст. 9). В этих районах в связи с повышением уровня и прекращением или сильным уменьшением проточности и следующим за этим заилением русла к осени происходит то, что наблюдалось в первый год на нижележащих створах, т. е. появляется в значительных или даже больших (до 10 г/м^2) количествах мотыль и начинают развиваться неевский лимнодрил и другие тубифициды. Однако все же средняя за год биомасса на Юрьевецком створе значительно ниже (2.7 г/м^2), чем на нижележащих створах ($6.6\text{—}8.4 \text{ г/м}^2$).

Кроме мотыля и тубифицид, в русле почти постоянно встречаются тендипедиды *Procladius* и *Cryptochironomus ex. gr. defectus*, а также моллюски — сферииды, а в некоторых местах (ст. 2 на Чкаловском створе) также вивипары и униониды. Однако сфериид сравнительно немного, причем, в противоположность тубифицидам, их больше весной; летом и осенью их чрезвычайно мало.

Следует заметить, что данные по динамике сфериид наиболее неясны. Несмотря на слабую подвижность и мелкие размеры большинства сфериид, дночерпатель дает по ним чрезвычайно неравномерные данные. Построенные по дночерпательным сборам кривые динамики биомассы не только по отдельным станциям, но и средней, создают впечатление, что сферииды в некоторые моменты резко увеличиваются в количестве, а затем могут совершенно исчезнуть. Это хорошо видно, например, на рис. 13. Очевидно,

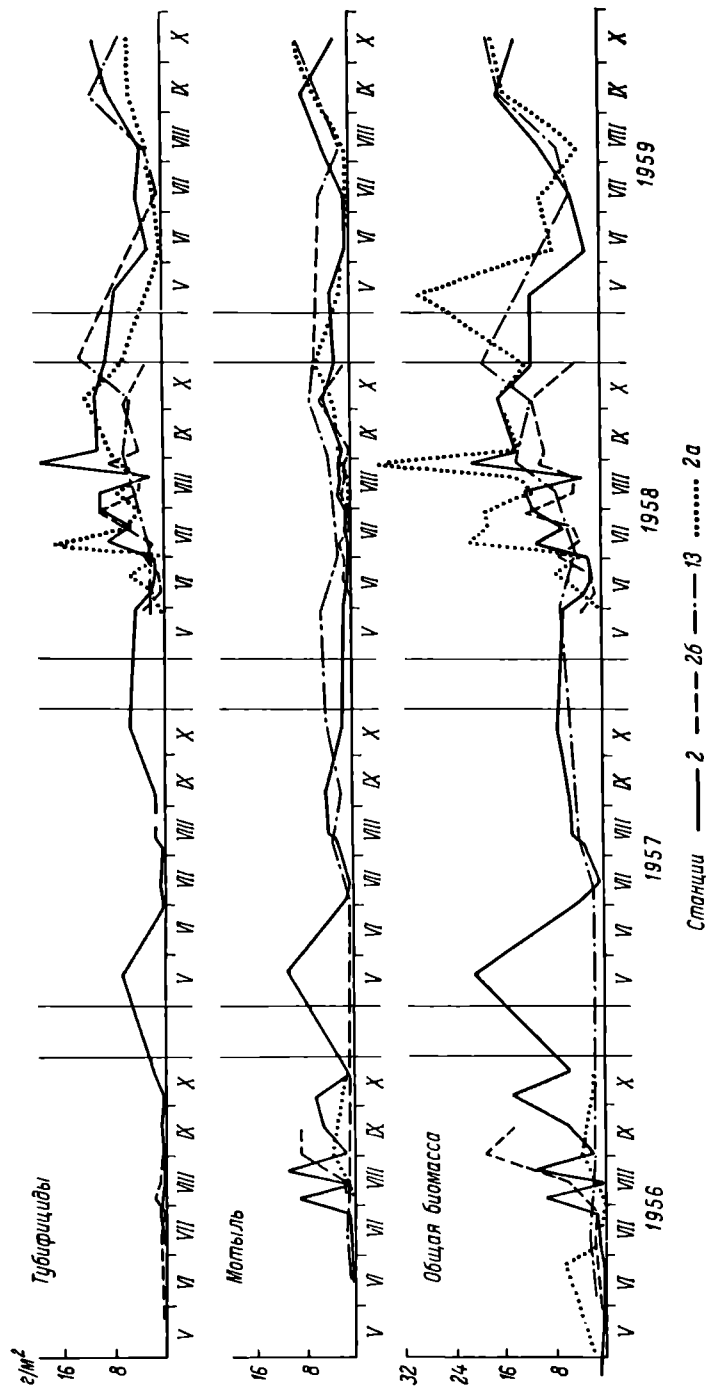


Рис. 5. Динамика биомассы бентоса по станциям на б. русле на Чуловском створе.

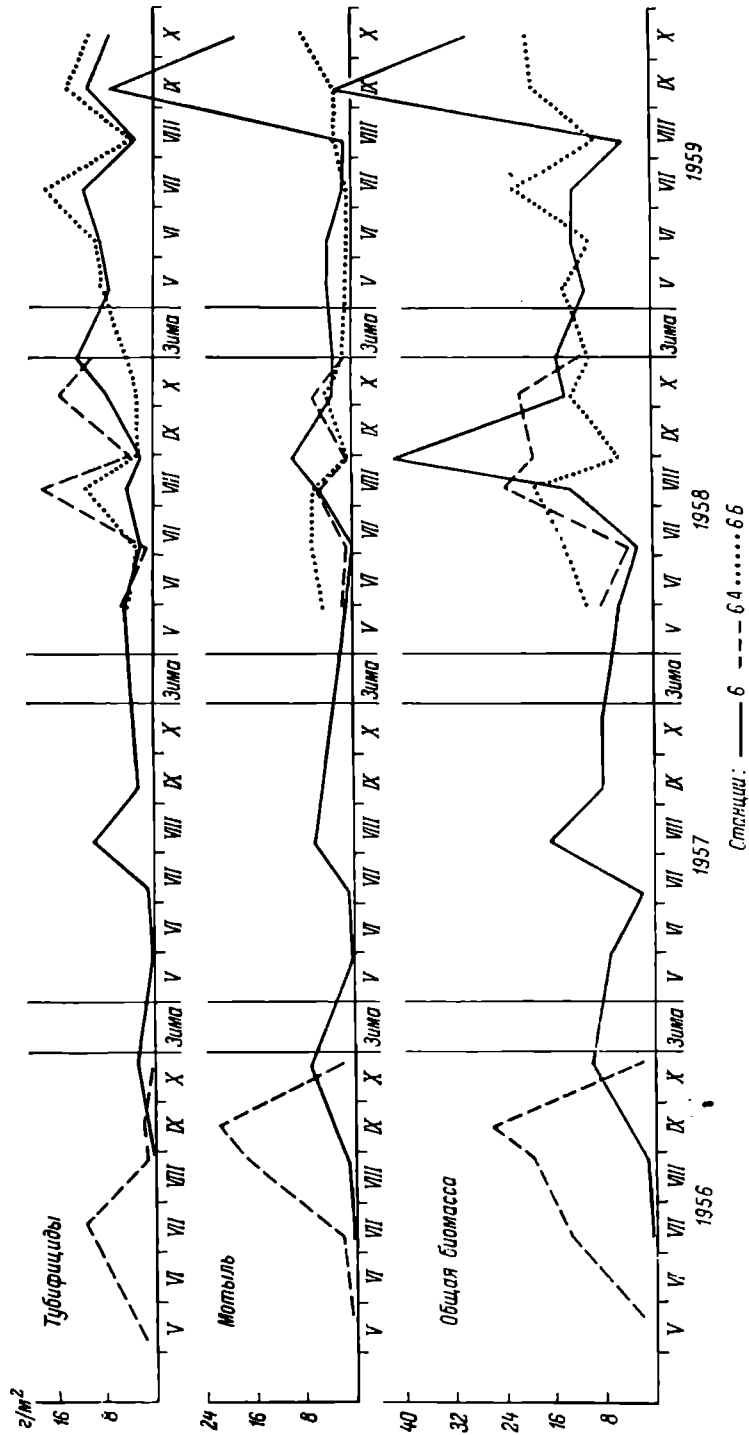


Рис. 6. Динамика биомассы бентоса по станциям на б. русле на Пучежском створе.

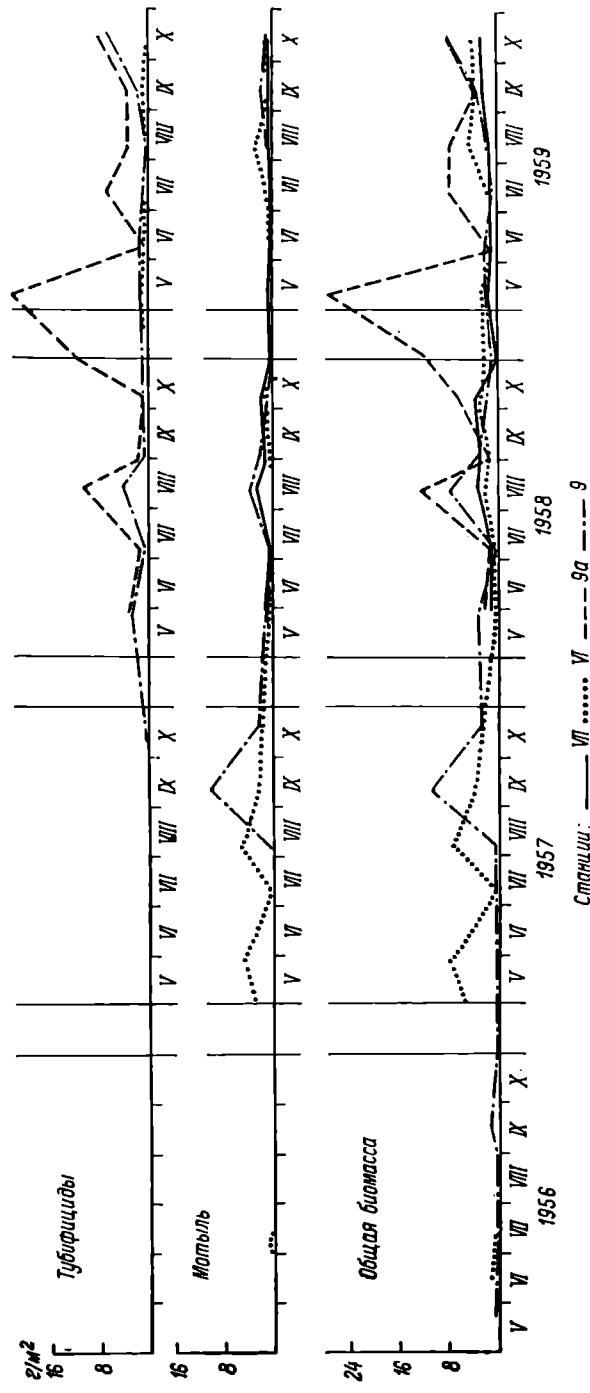


Рис. 7. Динамика биомассы бентоса по станциям на бывшей суше и русле на Юрьевском створе.

дело здесь не в действительных колебаниях количества сфериид, а в неточности их количественного учета. Характер распределения этих моллюсков по дну и вообще их образ жизни очень плохо изучены, но, по всей видимости, они чрезвычайно склонны к образованию местных скоплений на ограниченных площадях, разделенных пространствами, на которых их очень мало или почти нет. Поэтому при небольшом числе проб или станций дночерпатель легко может не попасть на эти скопления. Скорее всего этим и объясняется «исчезновение» сфериид в августе на тех станциях в русле, где их было много в конце мая.

В общем на второй год в русле Волги в Горьковском водохранилище биомасса бентоса тоже значительно понизилась, хотя и не в такой степени, как на бывшей суше. Средняя биомасса, составлявшая для второй половины 1956 г. 7.98 г/м^2 (а для всего года 6.78 г/м^2), уменьшилась более чем в полтора раза и в 1957 г. была равна 5.23 г/м^2 . Вместе с тем в бентосе изменилось соотношение групп — биомасса мотыля сильно уменьшилась, а биомасса тубифицид, особенно невского лимнодрила, сильно возросла и уже мало уступала первой.

Мы видим, следовательно, что на второй год яснее проявляется дифференциация различных исходных биотопов. Образно выражаясь, с утончением мотылевой пелены среди суши начинают проступать очертания затопленной реки и озер.

Однако эта дифференциация не идет дальше расхождения между бывшей сушей и бывшими водоемами. Различий между разными биотопами бывшей суши, наземными «угодьями», уловить невозможно. Какой-либо закономерной связи между составом или биомассой бентоса и характером первоначального почвенно-растительного покрова не замечается. Естественно, что на второй год, после распада органических веществ почво-растительного покрова, а во многих местах и размыва, исходные различия уголдий должны были быть уже сильно стерты.

В общем процессы, происходившие в Горьковском водохранилище на второй год его существования, сводятся в основном к трем: значительное уменьшение количества мотыля и других тендинид по всей площади водоема; увеличение количества олигохет (тубифицид) в ложах бывших водоемов, особенно русла; появление элементов «репильной», малоподвижной иловой фауны на бывшей суше. Последний процесс только начинается; он становится заметным лишь к осени второго года и то главным образом лишь по тубифицидам и отчасти сфериидам, в то время как обитавшие в русле Волги и пойменных водоемах крупные моллюски — вивипары и униониды — пока не выходят за их пределы в количествах, достаточных для улавливания их дночерпателями. Развитие тубифицид в русле есть продолжение начавшегося еще в первый год процесса усиленного размножения живших там и ранее форм под влиянием его заилиения.

Уменьшение количества мотыля, вызванное пониженной численностью его новых поколений по сравнению с поколениями 1956 г. можно объяснить только ухудшением условий их роста и развития. Едва ли можно сомневаться в том, что в результате распада и минерализации затопленного еще в первый год почвенно-растительного покрова количество питательного детрита должно было сильно уменьшиться. Хотя затопление новых площадей должно было вызвать поступление дополнительных партий детрита, основные массы его образовались еще в первый год

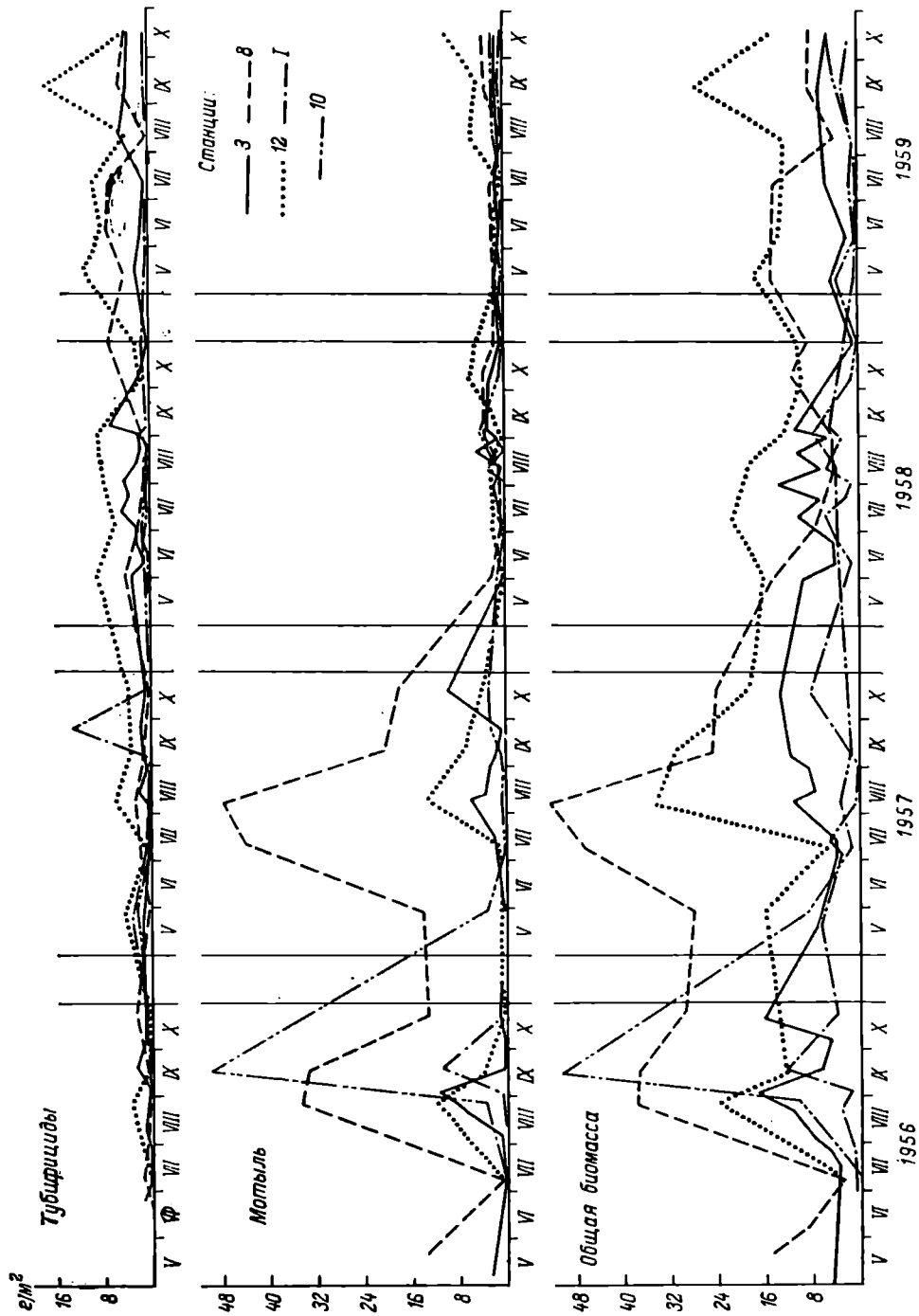


Рис. 8. Динамика биомассы бентоса по станциям на б. пойменных водоемах озерной части Горьковского водохранилища.

и должны были за это время подвергнуться очень сильной минерализации и потерять свою питательную ценность.

Есть указания на то, что этот процесс идет быстро и влияние детрита от отмирающей растительности распространяется очень недалеко и во времени, и в пространстве (Фенюк, 1958; М.-Болтовской и др., 1958).

Но данных, по которым можно было бы судить о питательности детрита, мы пока не имеем. Показателем этой питательности можно было бы считать количество бактерий. По данным С. А. Крашенинниковой (1960) и С. И. Кузнецова (1959б) количество бактерий в воде Горьковского водохранилища на второй год действительно значительно снижается по сравнению с 1956 г. Для бентоса, видимо, важнее содержание бактерий в грунтах. По Крашенинниковой оно составляло в 1957 г. в Горьковском водохранилище в среднем 8.4 млрд клеток в 1 г сырого грунта, но сильно колебалось по отдельным станциям и во времени. Эти колебания не соответствовали колебаниям количества бентоса, хотя максимальные значения (до 17—18 млрд кл.) встречались на более богатом бентосом Чкаловском створе. Данные по общему числу бактерий в грунтах за 1956 г. нет. Число сапрофитных микробов в грунтах в 1956 г., по Т. А. Соколовой (1957 г.), было гораздо больше, чем в 1957 г.; но это не означает, что запас бактериальной массы был больше; С. И. Кузнецов (1959а) подчеркивает, что отношение сапрофитов к общему числу бактерий значительно выше в молочных, только что образовавшихся водохранилищах.

Т р е т ь и й г о д — 1958-й

На третий год существования водохранилища, в 1958 г., в еще более ясной и отчетливой форме проявились процессы, начавшиеся на втором году.

Гидрологический режим Горьковского водохранилища остался в общем таким же, как в 1957 г. После незначительного (на 2 м) зимнего понижения уровень в мае вновь достиг проектного горизонта. В это время, при первом обследовании водохранилища от 29 мая до 2 июня, на руслах озерной части наблюдалась несколько большая проточность, чем в 1957 г.: скорости доходили до 0.21—0.26 м/сек., и даже на затопленной пойме, хотя преимущественно в средних и поверхностных слоях, скорости местами достигали 0.17—0.20 м/сек. Но летом проточность, как и в 1957 г., почти совсем прекратилась и в период август—октябрь на пойме, как правило, отсутствовала, а на руслах была очень слабо выражена: скорости здесь или совсем не замечались или не превосходили 0.05—0.07 м/сек. (редко до 0.13 м/сек.).

Таким образом, режим уровней и течений не мог вызвать существенных изменений в составе и количестве донной фауны.

Затопленная суша. На затопленной суше в течение 1958 г. произошло повсеместное сильное падение общей биомассы, вызванное сильным уменьшением количества мотыля.

Первая серия сборов вследствие неполадок с организацией весеннего рейса на водохранилище была выполнена только между 30 мая и 2 июня. В это время температура воды повсеместно составляла уже 14—15°. Поэтому массовый вылет мотыля уже прошел и в водоеме оставалось сравнительно небольшое число личинок разных размеров, среди которых было немало личинок 12—18 мм, т. е. далеко не достигших полной длины. Несомненно, именно вылетом объясняется то, что на всех без исключения станциях от октября 1957 г. к маю—июню 1958 г., как видно на рис. 3,

4, 7, наблюдается понижение биомассы мотыля и общей биомассы бентоса. Сильно понижается — до $2,2 \text{ г/м}^2$ — и средняя биомасса. К 10 июня она понижается еще больше — до 2 г и в течение двух первых летних месяцев — июня и июля — остается на чрезвычайно низком уровне, колеблясь между 1 и 2 г/м^2 . Минимальной величины, а именно $0,5 \text{ г/м}^2$, общая биомасса достигает на границе июля и августа — 30 VII, после чего начинается некоторое ее позрастание. В это время биомасса мотыля составляет всего $0,15 \text{ г/м}^2$. Вообще наименьшее количество мотыля, — $0,1$ — $0,3 \text{ г/м}^2$ — наблюдалось в июле: 10, 20 и 30 VII. На отдельных станциях, конечно, состав бентоса и его изменения неодинаковы, но в общем очень сходны. В этот период только на ст. 5 и 4 (бывшие луга на Чкаловском створе) биомасса мотыля в июне достигала 2 — 4 г/м^2 , но позже упала. На других станциях мотыля было во всей серии сборов чрезвычайно мало, а в некоторых случаях он даже совершенно исчезал, т. е. отсутствовал в пробах.

Другие формы и группы в эти месяцы также были очень немногочисленны. Однако количество тубифицид по сравнению с предыдущим годом не уменьшилось, а, напротив, проявляло тенденцию к увеличению.

Повышенное количество тубифицид наблюдалось, например, на ст. 1 20 VI ($1,1 \text{ г/м}^2$), но в общем их было очень немного.

В августе началось некоторое повышение биомассы бентоса, усиливающееся в сентябре. К началу октября (при сборах 6—8 X) средняя биомасса бентоса на суше достигла $5,1 \text{ г/м}^2$, и хотя к концу октября—началу ноября (30 X—1 XI) она снова понизилась (до $3,5 \text{ г}$), но осталась тем не менее значительно выше, чем в конце мая. Однако биомасса бентоса и особенно мотыля далеко не достигла того уровня, на котором она находилась осенью предыдущего, 1957 г. (7 — 8 г/м^2). Значительную часть бентоса осенью 1958 г. составляли тубифициды. Заметное увеличение их количества началось уже с конца августа; в сентябре—октябре средняя биомасса тубифицид достигла уже 2 — $2,5 \text{ г/м}^2$, т. е. оказалась почти такой же, как у мотыля. Появление в значительных количествах тубифицид наблюдалось в августе—сентябре хотя и не на всех, но сразу на нескольких станциях, особенно на Чкаловском (ст. 1, 5, III), отчасти и на Пучежском (ст. V) створе. Это свидетельствует о продолжавшемся процессе заселения затопленной суши гомотопной малоподвижной фауной. Из тубифицид преобладал *Limnodrilus hoffmeisteri*, но встречались и другие виды. Кроме тубифицид, были широко распространены люмбрикулиды. В общем их меньше, чем тубифицид, но местами и они, особенно *Rhynchelmis limosella*, образовывали значительные скопления, например, на ст. V (Пучежский створ) 7 X — $10,2 \text{ г/м}^2$.

Остальные группы фауны имели второстепенное значение. Сферииды, правда, встречались чаще, чем в 1957 г., иногда образуя биомассу в 2 — $2,8 \text{ г/м}^2$, но в среднем составляли незначительную долю фауны.

Количество подвижного бентоса начало уменьшаться. Ослики встречались еще реже, чем в 1957 г.; пиявок было еще довольно много и встречались они нередко, но, как видно по рис. 11 (на стр. 101) их средняя биомасса уменьшилась. Уменьшение количества пиявок, среди которых преобладали виды *Herpobdella* (особенно *H. octoculata*) можно объяснить резким уменьшением количества мотыля. По данным В. П. Луферова (1961 г.), пиявки *Herpobdella* питаются преимущественно тендипедидами (выбирают их из фауны). Естественно, что изменение, в данном случае ухудшение, условий питания сказывается на численности не сразу, поэтому убыль количества пиявок замечается к осени и особенно в следую-

щем, 1959 г. Вероятно, главным образом именно по этой же причине (а не потому, что еще не закончилось распространение) максимальное количество пиявок наблюдалось на второй год, в 1957 г., когда произошла уже сильная убыль мотыля.

По-прежнему довольно редко — только на двух станциях — встречалась дрейссена, хотя на одной из них (ст. IV), где были остатки кустарников, дрейссена попадалась постоянно, давая иногда биомассу до 12.56 г/м^2 .

Важным показателем заселения затопленной суши служит появление в дночерпательных сборах вивипар и унионид, хотя пока только в виде единичных экземпляров *Viviparus* на двух станциях и по одному экземпляру молодых *Unio* и *Anodonta* на двух других станциях. Средняя общая биомасса бентоса на затопленной суше за год чрезвычайно низка — всего 2.4 г/м^2 ; со включением крупных моллюсков она становится лишь немногим выше, а именно 4.1 г/м^2 .

Чем объясняется глубокое падение биомассы и поразительная бедность бентоса в летние месяцы? Как мы видели, это понижение отражает главным образом резкую убыль в количестве мотыля или, точнее, то, что его популяция после весеннего вылета не восстановилась в прежних размерах.

Возрастной и размерный анализ популяции мотыля, результаты которого показаны на рис. 9¹ и 10, позволяет сделать следующие заключения. После вылета, закончившегося, видимо, в первых числах июня, популяция мотыля была очень бедной. Новое поколение в виде мелких личинок II возраста длиной менее 10 мм, (6—9 мм) появилось в сборах в первых числах июля. В сборах 1—3 VII, 10—11 VII и 20 VII оно ясно отграничено перерывом на графике от оставшихся личинок старого поколения (дл. 16—20 мм). Очевидно, это новое поколение было очень маломощным, так как численность молодых личинок очень незначительна. В августе перерыв в размерах между ними и крупными исчезает, вершина получающегося вариационного ряда перемещается на крупные размеры, но вместе с тем молодые личинки продолжают оставаться в популяции и общая численность ее возрастает. Это заставляет считать, что продолжало происходить пополнение популяции, затнувшееся, может быть, в связи с растянутым вылетом. Но позже, в конце августа и начале сентября, мелкие личинки, длиной 4—10 мм, появляются в большом количестве. Кривая распределения размеров принимает двувершинную форму. Численность популяции и, как мы видели, биомасса возрастает еще больше. Эти явления можно расценивать, как результат вселения следующего поколения мотыля. По аналогии с тем, что наблюдалось в июне, можно полагать, что второй лёт был уже в начале августа. К сожалению, по наличию куколок судить об этом трудно. В течение июля и августа куколки попадались почти во все сроки наблюдений, но всегда поодиночке, и это не позволяет наметить срок массового вылета. Несомненно, вылет чрезвычайно затянулся, так как еще в сборах 8 октября попадались отдельные куколки (при температуре воды 5—8°). Судя по тому, что к началу октября общая численность популяции возросла и 8 X опять было много мелких личинок даже II стадии и дл. 4—7 мм, пополнение популяции продолжалось. Во всяком случае в течение сентября, при температурах в водохранилище порядка

¹ На этой диаграмме высота столбиков пропорциональна числу экземпляров личинок, найденных на площади 0.1 м^2 на всех станциях. Так как число станций было (за отдельными исключениями) одинаково, диаграмма дает возможность сравнивать не только состав, но и общую численность популяции в равные сроки. Срок 30 VII пропущен, так как измерения личинок в пробах, к сожалению, не были произведены.

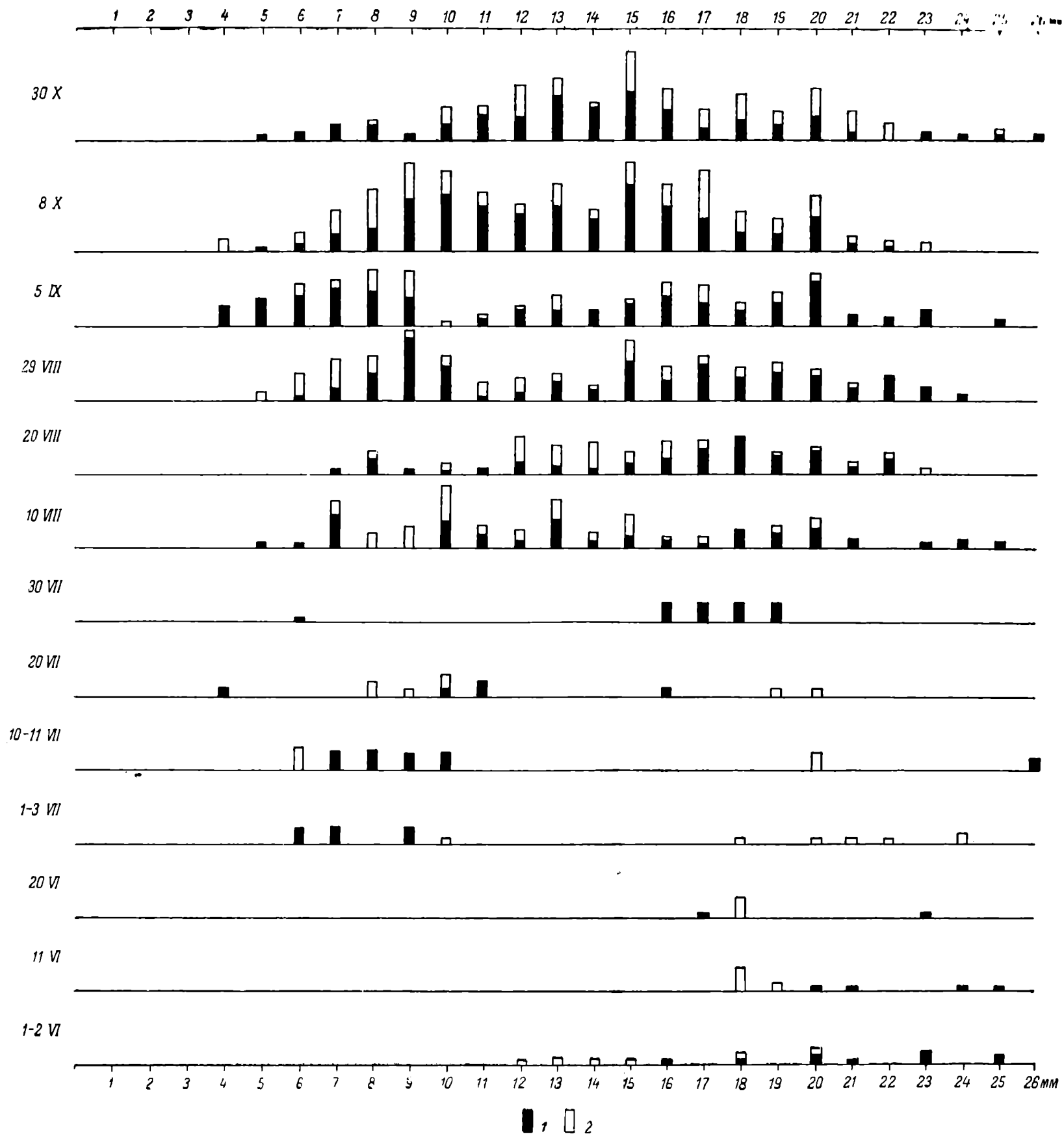


Рис. 9. Распределение размеров личинок мотыля *Tendipes plumosus* в озерной части Горьковского водохранилища по отдельным срокам наблюдений в 1958 г.

1 — станции на затопленной суше, 2 — русловые станции. Для 30 VII размеры не указаны.

10°, рост личинок был вполне возможен. Но в дальнейшем он должен был приостановиться, и встречавшиеся, правда уже в небольших количествах, личинки II и III стадии дл. 5—10 мм в сборах 30 октября—2 ноября, вероятно, представляют собою остановившихся в росте в связи с похолоданием личинок второй (августовско-сентябрьской) генерации. Некоторое число сильно отставших в росте личинок среди более крупных обычно присутствует в зимних и ранневесенних сборах, что, в частности, наблю-

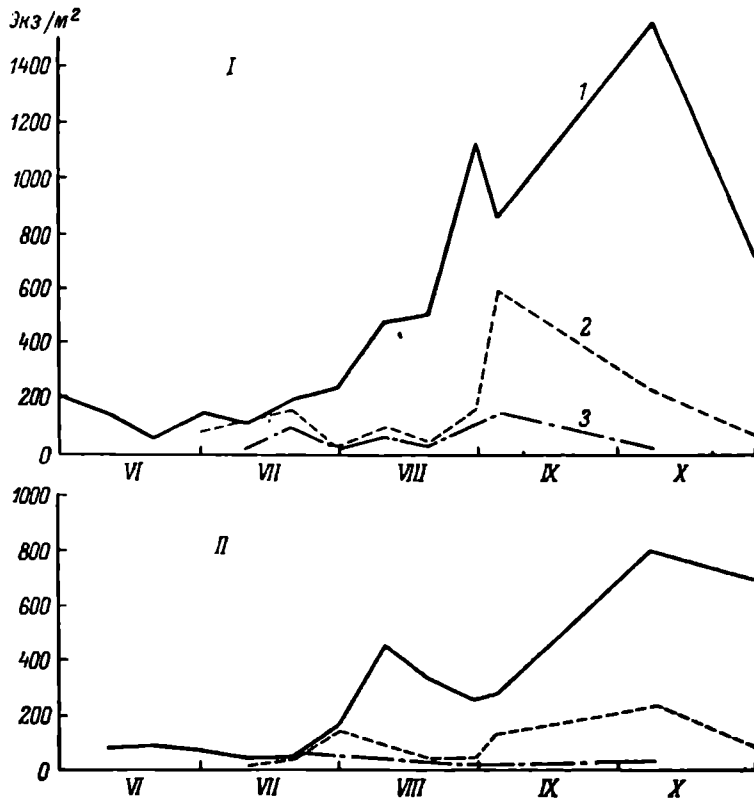


Рис. 10. Динамика численности отдельных возрастных стадий мотыля *Tephropis plumosus* в озерной части Горьковского водохранилища в 1958 г.

I — пойменные станции, II — русловые станции; 1 — 4-й возраст, 2 — 3-й возраст; 3 — 2-й возраст.

далось и в Горьковском водохранилище в мае следующего, 1959 г., когда они никак не могут быть только перезимовавшими особями прошлогоднего поколения.

Очевидно, второе, осеннее поколение мотыля было значительно более многочисленно, чем первое. Это и вызвало повышение биомассы мотыля и всего бентоса к осени. Вместе с тем необходимо признать, что первое поколение оказалось особенно малочисленным.

Сроки первого лёта и появления нового поколения почти совпадают с теми, которые были установлены А. И. Шиловой (1958а) для Рыбинского водохранилища. Однако в Рыбинском водохранилище первый лёт и первое поколение личинок были гораздо более мощными, чем вторые.

Вследствие малочисленности первого поколения обычный в водоемах с преобладанием мотыля «провал» кривой биомассы оказался необычно глубоким и длительным. Причины этого могли заключаться или в неблагоприятных метеорологических условиях лета комаров и откладки яиц, или в неблагоприятных условиях питания и развития личинок. Но дело во всяком случае не в кислородном режиме, который в 1958 г., как и в предшествовавшие годы, по И. В. Баранову (1961а), оставался вполне благоприятным, по крайней мере в свободные ото льда месяцы.

Отрицательное влияние на численность личинок могло оказать некоторое усиление проточности в весенние месяцы по сравнению с 1957 г. Скорее всего это могло сказаться на верхнем, Юрьевоцком створе, где биомасса была действительно особенно низкой — в среднем вдвое ниже (1.6 г/м^2), чем на Пучежском и Чкаловском ($3.1\text{—}3.5 \text{ г/м}^2$). Но в общем различие в режиме 1957 и 1958 гг. было очень незначительным, а в летне-осеннее время и совсем не замечалось. Едва ли оно могло вызвать такое сильное обеднение первого летнего поколения мотылей, охватившее все створы и местами даже доходившее до их исчезновения. Второе же, осеннее поколение мотылей, хотя в какой-то мере и восстановило популяцию, но однако далеко не до уровня 1957 г.

Приходится предполагать, что в 1958 г. ухудшились условия питания и роста личинок мотыля. Это не относится, однако, к тубифицидам, количество которых значительно возросло на бывшей суше и особенно в бывших водоемах.

Бывшие пойменные водоемы. Описанные выше для затопленной суши явления с популяцией мотыля наблюдались также в бывших пойменных водоемах. Биомасса мотыля, сильно уменьшенная уже при первых сборах, в течение июня и июля держалась на низком уровне (до 1 г/м^2), начала повышаться в августе и в начале октября достигла максимума — около 3.2 г/м^2 , т. е. того же порядка (немного выше), как и на бывшей суше (рис. 8 и 13). Очевидно, условия для развития летнего поколения мотылей и здесь были столь же неблагоприятны.

В связи с понижением биомассы мотыля и общая биомасса бентоса в бывших пойменных водоемах в 1958 г. была значительно ниже, чем в 1957 г. В средних величинах она колебалась по срокам между 2.2 и 11.505 г/м^2 , составляя в среднем за весь 1958 г. — 6.7 г/м^2 , в то время как средняя за 1957 г. составляла 11.0 г/м^2 , т. е. была почти вдвое выше.

Но динамика общей биомассы не имела такого характера, как на бывшей суше, так как большую часть ее составляли другие группы — тубифициды и сферииды. Количество тех и других испытывало неправильные колебания; как и в других случаях, особенно сильно колебалась биомасса сфериид. Биомасса тубифицид в общем показывала некоторую тенденцию к возрастанию к осени.

В 1958 г. на бывших осоковых болотах бентос был, как и ранее, беднее (на ст. 1 — от 1 до 5.9 г/м^2 , на ст. 10 — от 0.3 до 7.8 г/м^2), чем на бывших пойменных озерах и затонах, но разница между ними уменьшилась. Мощная популяция мотылей в бывшей притеррасной речке (ст. 11) бесследно исчезла.

Скопления сфериид в бывшем Кривозерском затоне были уже не так мощны — их биомасса не превосходила ни разу 13.1 г/м^2 . Последнее, видимо, связано с процессом расселения, рассредоточения донной фауны на затопленную сушу, за пределы пойменного водоема (в данном случае, затона), границы которого ранее, до затопления, составляли непроходи-

мую преграду. Этот процесс рассредоточения, расползания фауны, локализованной ранее в узких границах, несомненно должен иметь место. Мы видим его на распределении крупных моллюсков. Средняя биомасса крупных моллюсков составляла в 1958 г. всего 2.6 г/м^2 , в то время как в 1957 г. она была 44.4 г/м^2 . Однако выше (стр. 57) уже упоминалось о том, как неточны количественные данные по этой группе, особенно при небольшом числе станций. Попадание в дночерпатель одной крупной беззубки может дать резкое повышение средней биомассы. Поэтому для крупных моллюсков лучше использовать численность и встречаемость; в данном случае важнее отметить, что в бывших пойменных водоемах встречаемость унионид и вивипар в 1958 г. понизилась до 12% против 28.6% в 1957 г. Дрейссена в пойменных водоемах, как и на бывшей суше, встречалась редко (только на одной станции).

Русло Волги. В русле Волги, как и на затопленной суше, тоже продолжался процесс, начавшийся в 1957 г.: возрастание количества тубифицид и в связи с этим увеличение общей биомассы бентоса. Одновременно с этим, как и на суше и пойменных водоемах, произошло резкое падение количества мотыля. Динамика мотыля была почти в точности такой же; величины минимальной (до 0.8 г/м^2) и максимальной (до 3.8 г/м^2) средней биомассы и сроки, в которые они наблюдались (первая в июне—июле, вторая — в начале октября) были очень близки или совпадали с тем, что наблюдалось в других биотопах водохранилища. Это свидетельствует об общности условий, определявших динамику популяции мотыля, по всей акватории водохранилища. Анализ возрастного и размерного состава мотыля на руслах показывает, что и здесь первое поколение было крайне малочисленным, а второе оказалось гораздо обильнее, причем пополнялось до начала октября.

Количество тубифицид, среди которых постоянно преобладал крупный *Limnodrilus newaensis*, сильно уменьшилось в июне, но около 10 июля возросло в несколько раз и с тех пор почти все время оставалось на высоком уровне. Средняя биомасса в июне составляла $1.5\text{--}2 \text{ г/м}^2$, а в период июль—октябрь колебалась между 3 и 9 г/м^2 . Около $70\text{--}80\%$ ее составлял невский лимнодрил.

Однако кривая средней биомассы имеет чрезвычайно неровную, неправильную форму: она состоит из нескольких острых пиков, чередующихся с глубокими понижениями. Из рис. 13 нетрудно видеть, что в образовании этих пиков преимущественно повинны сфериды, биомасса которых, как всегда, испытывает чрезвычайно резкие колебания — в десятки раз даже в средних числах: от 0.3 г/м^2 30 VII до 8 г/м^2 29 VIII—1 IX. Однако и биомасса тубифицид колеблется сильно. На отдельных станциях эти колебания очень велики, как видно из рис. 5 и 6, показывающих вместе с тем, что на большинстве станций все-таки ясно чувствуется тенденция к повышению биомассы к осени. С другой стороны, на многих станциях наблюдается падение биомассы в начале сентября.

Для выяснения причин наблюдавшихся особенностей динамики тубифицид мы производили возрастной анализ руководящего вида — *Limnodrilus newaensis*. По предложению Т. Л. Поддубной при обработке неевского лимнодрила различались четыре стадии развития червя. Стадия I — молодые черви, длиной не более 13—15 мм, куда входят только что вышедшие из коконов (длина их обычно до 10 мм) и недавно вышедшие, еще мелкие и явно молодые. Стадия II — подростки черви, уже не молодцы, но еще не имеющие никаких видимых органов размножения. Стадия III — достигшие крупных размеров черви с хорошо развитыми и заметными

при внешнем осмотре органами размножения, но еще без поясков. Стадия IV — черви с поясками, т. е., иначе говоря, размножающиеся.

По исследованиям Т. Л. Поддубной (1959) зимой популяция невского лимнодрила в Рыбинском водохранилище состоит из особей различных возрастных стадий, включая и некоторое количество стадии I. Весной, в мае, количество поясковых особей, т. е. находящихся на стадии IV, возрастает, т. е. часть зимовавших червей созревает и начинается откладка коконов, продолжающаяся около месяца в течение июня. После этого поясковые особи исчезают, по-видимому, отмирают, но появляется молодь, в результате чего численность червей возрастает, после чего в результате роста нового поколения возрастает и биомасса.

В Горьковском водохранилище дночерпательные сборы позволяют установить, что поясковые особи в июне исчезают и отсутствуют в течение всего июля. Вместе с тем на июнь, а на некоторых станциях и на июль, приходится, как правило, минимум биомассы, соответствующий, очевидно, периоду отмирания старого (зимовавшего) поколения при отсутствии или мелких размерах нового, молодого поколения. В августе поясковые особи появляются вновь и встречаются в сборах до конца осени. Молодые особи I стадии также имеются, и нередко в большом количестве. Их рост, очевидно, и вызывает повышение биомассы лимнодрилов к осени. Однако обилие молодежи наблюдается даже в октябрьских сборах.

На Чкаловском и Пучежском створах динамика общей биомассы мотылей и тубифицид в общем сходна. На отдельных станциях кривые динамики имеют иной характер в связи с обилием сфериид, которые дают иногда высокие пики, как, например, на ст. 6, где 29 VIII дночерпатель попал на крупное скопление сфериид с биомассой 28.6 г/м².

На ст. 13, находившейся выше Пучежского створа, у с. Сокольского, в 1958 г. биомасса бентоса в общем уже не ниже, чем на станциях нижних створов. Мотыля даже больше, а количество тубифицид довольно правильно возрастает к осени. На станциях Юрьевецкого створа — 9 и 9а — также устанавливается фауна такого же типа, как на других русловых станциях, с преобладанием тубифицид над мотылями. Биомасса здесь тоже выше, чем на бывшей суше, однако в среднем все-таки вдвое ниже (4.5 г/м²), чем на русловых участках Пучежского и Чкаловского створов (около 10 г/м²).

Вообще по всей озерной части водохранилища на русле Волги устанавливается сходная фауна. Везде наступает сильное, местами даже массовое развитие тубифицид, особенно невского лимнодрила.

Общая биомасса бентоса вследствие развития тубифицид в 1958 г., в противоположность бывшим пойменным водоемам и суше повышается. Это повышение становится заметным с июля, с размножением лимнодрилов, и усиливается к осени, с развитием осеннего поколения мотылей. На русле формируется особая группировка с преобладанием невского лимнодрила и вообще тубифицид, составляющих 5.3 г/м², т. е. около 56% всей биомассы.

Эта новая группировка возникает вследствие новых, сложившихся в водохранилище, условий обитания на русле Волги, очевидно, ставшем основной областью аккумуляции донных отложений, но вместе с тем сохранившем хороший кислородный режим в связи с временной проточностью.

По составу фауны область русел в Горьковском водохранилище в 1958 г. похожа на предустьевые районы Рыбинского водохранилища, в частности Волжский устьевой район, но не столько собственно русло

Волги, где происходит ежегодное сильное размывание накопившихся за лето илов, сколько склоны к руслу, более сильно заиляемые, но сохраняющие хороший кислородный режим, и в массах заселенные невским лимнодрилом. Но там в годы наших исследований (М.-Болтовской, 1955б; Поддубная, 1958) было значительно больше мотыля, чем в Горьковском водохранилище в 1958 г.

Значительно больше становится на руслах и крупных моллюсков. Встречавшиеся ранее (в реке) лишь в затонах и участках с некоторым заилением, они распространяются теперь по всему руслу. Встречаемость вивипар и униюид здесь уже значительно выше (19.1‰), чем на бывшей суше (3.0‰) и даже выше их встречаемости в бывших пойменных водоемах (табл. 6).

Попадаетея и дрейссена, но, как и в других биотопах, обычно в небольшом количестве (на отдельных станциях не более 27 г/м²).

В результате роли трех основных биотопов меняются: наиболее богатым бентосом оказывается русло, где средняя за год биомасса составляет 9.5 г/м², т. е. оказывается вчетверо выше, чем на бывшей суше (2.4 г/м²) и в полтора раза выше, чем в бывших пойменных водоемах (6.7 г/м²). Различия между этими тремя биотопами оказывается еще больше, если включить и биомассу крупных моллюсков: русло — 29.2 г/м², бывшая суша 4.1 г/м², пойменные водоемы — 9.3 г/м².

Итак, третий год существования водохранилища характеризуется, во-первых, всеобщим сильным падением количества мотыля, во-вторых, значительным распространением тубифицид на бывшей суше и их массовым развитием на руслах, в-третьих, понижением общей биомассы бентоса везде, кроме русел, где она повышается.

Наиболее же характерная особенность третьего года — это общая нивелировка бентоса, распространение однообразия. В пределах каждого из основных биотопов (суша, русло, пойменные водоемы) особенности отдельных станций еще больше и, видимо, уже окончательно стираются. Уменьшается различие и в фауне бывших водоемов и затопленной суши. Следы прежней фауны, правда, еще сохраняются (в районе некоторых бывших водоемов), но различия, возникающие между бывшей сушей и руслом, определяются уже в основном различиями в современных условиях существования, а именно более сильным заилением второго. Расселение по бывшему песчаному руслу и затопленной суше малоподвижной водной фауны начинает завершаться. Хотя в некоторых бывших водоемах еще замечается концентрация моллюсков, она в значительной мере может быть объяснена более интенсивным заилением. Во всяком случае на затопленной суше уже встречаются все виды, обитающие в бывших водоемах.

На русле и бывших пойменных водоемах мотыль явно отходит на второе место. На затопленной суше его роль также сильно понижается: мотыль составляет немного более 50%, а все тендипиды вместе — 64% биомассы бентоса. В составе фауны на затопленной суше происходят существенные изменения по сравнению с 1957 г., как это хорошо видно из циклограмм на рис. 12 (на стр. 101). Очень сильно возрастает роль тубифицид и вообще олигохет и падает роль пиявок. Увеличивается и количество сфериид. По составу и по соотношению групп бентос на затопленной суше на третий год уже похож на бентос «старых» водохранилищ и озер. Он уже сильно отличается от комплекса, населявшего затопленную сушу в первые два года, и не имеет существенных отличий от мотылевых

биоценозов Рыбинского и Ивановского водохранилищ, описанных мною (М.-Болтовской, 1955б) и В. Ф. Фенюк (1959).

На этом основании можно считать, что в течение третьего года вторая стадия формирования бентоса — стадия временного мотылевого биоценоза — заканчивается. В течение третьего года, во второй половине лета и к осени, начинается третья стадия (на которой распределение фауны уже не зависит от ее исходного распределения, так как процесс распространения собственно закончился), определяющая со сложившимися в водоеме условиями среды. Собственно говоря, можно сказать, что наступает состояние первоначальной сформированности донной фауны. В самом деле, фауна уже сформировалась, если она распределяется в соответствии с условиями биотопов, а не в зависимости от того, успела ли она заселить те или иные биотопы. При этом сам водоем еще может быть не сформирован, и в Горьковском водохранилище на третий год, конечно, формирование ложа и берегов и грунтов не закончилось, но это уже хорошо заселенный, так сказать насыщенный, «укомплектованный» донной фауной водоем и фауна в нем будет в дальнейшем изменяться в зависимости от изменения условий ее обитания.

Трудно только утверждать, что отдельными группами и видами достигнута достаточная степень заселенности, достаточная плотность населения.

Так или иначе, характер фауны Горьковского водохранилища в 1958 г. заставлял предполагать, что его бентос приближается к состоянию сформированности. При этом поражал чрезвычайно низкий уровень развития бентоса, крайне низкая численность и биомасса на затопленной суше, занимающей около 88% площади озерной части водохранилища.

Причины этого глубокого обеднения бентоса на третий год невозможно искать в гидрологическом и гидрохимическом режиме, которые были достаточно благоприятны и не хуже, чем в предыдущие годы. Невольно приходится искать их в неблагоприятных условиях питания и роста беспозвоночных, особенно мотыля.

Но показателей, свидетельствующих о недостатке пищи, мы не имеем. Количество бактерий в воде водохранилища в 1958 г., по С. И. Кузнецову (1959а), оказывается не ниже, а даже несколько выше (в августе в озерной части 1893—2231 тыс. в 1 мл воды), чем в 1957 г. (в сентябре 1957 г. в тех же местах 1094—2016 тыс./мл). Данных же о количестве бактерий в грунтах не имеется.

Так как бентос Горьковского водохранилища в 1958 г. явно начал приближаться к сформированности и при этом пришел в состояние удивительной бедности, важно было продолжить наблюдения за его дальнейшей эволюцией и поэтому регулярные наблюдения за ним были продолжены и в 1959 г.

Четвертый год — 1959-й

В 1959 г. сборы бентоса производились почти на всех станциях предшествовавших лет (были исключены только по одной из трех русловых станций на каждом створе), но только раз в месяц, а именно в мае, июне, июле, августе, сентябре и октябре. При таких ежемесячных сборах уже невозможно проследить достаточно подробно за ходом сезонной динамики руководящих видов, но можно получить представление по крайней мере о сезонных аспектах бентоса.

Общая картина состояния бентоса Горьковского водохранилища на четвертый год его существования может быть охарактеризована как стабилизация с некоторым повышением количественного уровня за счет, главным образом, развития мотыля (и других тендипедид), частично восстановивших свою популяцию.

Затопленная суша. Как и в другие годы, биомасса бентоса на большинстве станций, а следовательно и средняя, понижается от осени 1958 г. к первой половине мая 1959 г., когда была проведена первая серия сборов. Понижение это, однако, идет главным образом за счет тубифицид; количество мотыля уменьшается немного. В первую серию сборов (9—12 V) вода в водохранилище была прогрета еще явно недостаточно для их вылета — всего до 9—10° и среди популяции мотылей не было найдено куколок. Во вторую серию, в начале июня (5—9 VI) после вылета, биомасса мотыля на большей части станций еще понижается и общая их численность падает, но понижается и биомасса тубифицид. В третью серию, в первой половине июля, происходит сильное (более чем вдвое) повышение общей средней биомассы, но главным образом за счет тубифицид. Просматривая их динамику на отдельных станциях (рис. 3, 4, 7), мы видим, что это обусловлено главным образом большим количеством тубифицид (6.8 г/м²) в июле на ст. 5 (Чкаловского створа). Впрочем, на некоторых других станциях в июле их биомасса также несколько повышена.

В начале августа (7—10 VIII) количество тубифицид ниже, чем в июне, в связи с чем общая средняя биомасса опять понижена, но количество мотыля возрастает.

Очень сильно возрастает количество мотыля и других тендипедид в начале сентября (8—11 IX). Одновременно повышается и количество тубифицид (и других олигохет, и пиявок), в результате чего средняя общая биомасса возрастает до 7.23 г/м². Из графиков на рис. 3, 4 видно, что повышение биомассы к сентябрю происходит на большинстве станций, но идет не только за счет мотыля, но и за счет тубифицид, а особенно за счет *Glyptotendipes*. Последний — преимущественно *Gl. rapipes* — образовывал крупные скопления с численностью до 12 000 экз./м² и биомассой до 6.97 и даже на нескольких станциях до 9.03 г/м². Мотыль дал высокую численность и биомасса (12.41 г/м²) собственно только на одной станции — ст. 5. Интересно, что на этой же станции наблюдались максимальные скопления мотыля в 1956 и 1957 гг. (но в 1958 г. их уже не было). В среднем биомасса *Glyptotendipes* была почти равна биомассе мотыля, а численность его и распространенность по бывшей суше даже больше, чем у мотыля.

В последнюю серию сборов 1959 г. — в первой половине октября (9—14 X) — биомасса бентоса вновь снизилась, но осталась еще относительно высокой — в среднем 4.04 г/м². Уменьшилось количество всех основных форм, особенно *Glyptotendipes*. Почти совершенно исчезли и сферииды. Вообще динамика численности и биомассы сфериид была своеобразна. От мая к августу их средняя биомасса возрастала, достигнув 0.46 г/м², а затем уменьшалась, дойдя почти до нуля в октябре (рис. 13).

Сравнивая 1959 и 1958 гг., мы видим, что на четвертый год биомасса бентоса была в течение всего времени наблюдений почти всегда выше, чем в соответствующие месяцы третьего года, и ни разу не опускалась ниже 1.5 г/м², в то время как в третий год неоднократно была ниже и, например, с 10 VII по 20 VIII 1958 г. колебалась между 0.33 и 1.5 г/м². Колебания биомассы в 1958 и 1959 гг. носили в общем сходный характер, но в 1959 г. летнее понижение было не таким значительным, а осеннее повышение было выше. Поэтому средняя за год биомасса бентоса на чет-

вертый год оказалась выше (3.41 г/м^2), чем в третьем году (почти в полтора раза: в 1958 г. она была 2.4 г/м^2). Однако биомасса мотыля в среднем (1.23 г/м^2) лишь немногим превосходила его биомассу в третий год (1.03 г/м^2), превышение создали главным образом другие тендипедиды, особенно глиптотендипес, которых в среднем стало вдвое больше (0.76 г против 0.24 г/м^2), и тубифициды, которых было вдвое больше (0.90 г против 0.47 г/м^2), чем на третий год.

Из тубифицид наиболее распространенным и многочисленным видом был *Limnodrilus hoffmeisteri*; из других видов чаще встречались *L. claredeanus*, *Tubifex (Psammoryctes) albicola*, *Ilyodrilus hammoniensis*. Из люмбрикулид встречался преимущественно *Lumbriculus variegatus*, но в 1959 г. эта группа и по встречаемости, и по биомассе, в отличие от 1958 г., уступала более пелофильным тубифицидам. Заметно уменьшилось также количество пиявок (рис. 11), представленных в общем теми же видами, что и в предыдущие годы: *Helobdella stagnalis*, *Herpobdella octoculata*, реже *Piscicola*, *Glossiphonia*. Зато количество сфериид увеличилось: среди них резко преобладал *Pisidium henslowanum*, другие виды (*P. moitessierianum*, *Sphaerium scaldianum*, *Sph. corneum*) встречались гораздо реже.

Из тендипедид, кроме мотыля и глиптотендипеса, наиболее распространенным видом был *Procladius*. Эти три формы почти постоянно встречались вместе. Довольно часто встречался также *Tanytarsus ex gr. gregarius*, реже — *Cryptochironomus ex gr. defectus*, *Polypedilum ex gr. nubeculosum*, *P. convictum* и некоторые другие формы. Из моллюсков нередко встречалась также *Valvata piscinalis*.

Эта фауна чрезвычайно сходна с той, которая населяет Рыбинское водохранилище, особенно его открытые части (М.-Болтовской, 1955б), как по видовому составу, так и по соотношению главных видов, и даже по общей биомассе. Отличия сводятся к перестановке второстепенных видов (в частности, в Рыбинском водохранилище больше криптохирономов и есть немало осликов, но меньше глиптотендипеса).

Изменения, происшедшие в фауне бывшей суши в 1959 г. по сравнению с 1958 г., видны из циклограмм на рис. 12.

Как видно, они в общем несут незначительные, хотя и свидетельствуют о продолжающемся еще в некоторой степени заселении бывшей суши малопродуктивной иловой фауной. С этим не гармонирует массовое развитие *Glyptotendipes*, личинки которых предпочитают вообще плотные субстраты и часто в массах развиваются на задернованных почвах, в связи с чем некоторыми авторами (Ласточкин, 1949) считаются очень характерными для первого года существования водохранилищ. В Горьковском водохранилище, однако, в первые годы они не играли заметной роли в бентосе.

Крупные моллюски по затопленной суше в 1959 г. распространились заметно больше, чем в предыдущем; несмотря на меньшее число сборов, они встречались во всех сериях, т. е. по все месяцы, и дали в среднем более высокую биомассу (7.1 г/м^2), чем в 1958 г. (1.8 г/м^2). Но дрейссены по-прежнему было мало. Она была найдена только в трех случаях — на ст. IV на бывших кустарниках, где встречалась и раньше, и на ст. 4 на бывших лугах Чкаловского створа. Этот моллюск явно не находит благоприятных для своего развития условий в Горьковском водохранилище.

Что же вызвало увеличение количества бентоса на суше в 1959 г.? Возрастание биомассы тубифицид можно считать продолжением процесса заселения ими затопленной суши. Показательно, что в 1959 г. здесь заметно чаще встречается невский лимнодрил, хотя и преимуще-

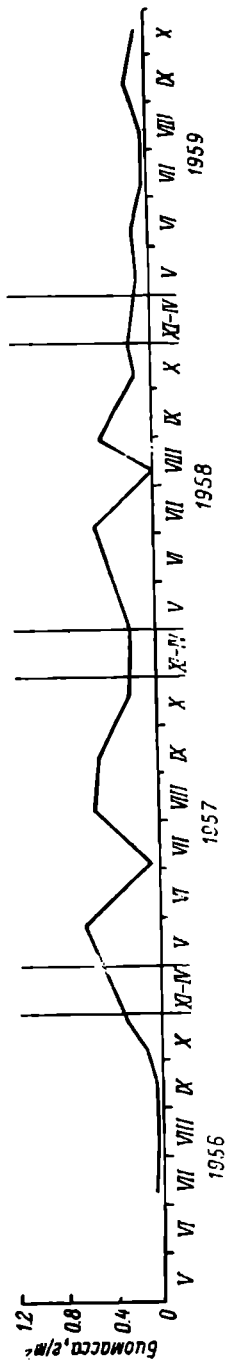


Рис. 11. Динамика средней биомассы пиявок на затопленной суше озерной части Горьковского водохранилища.

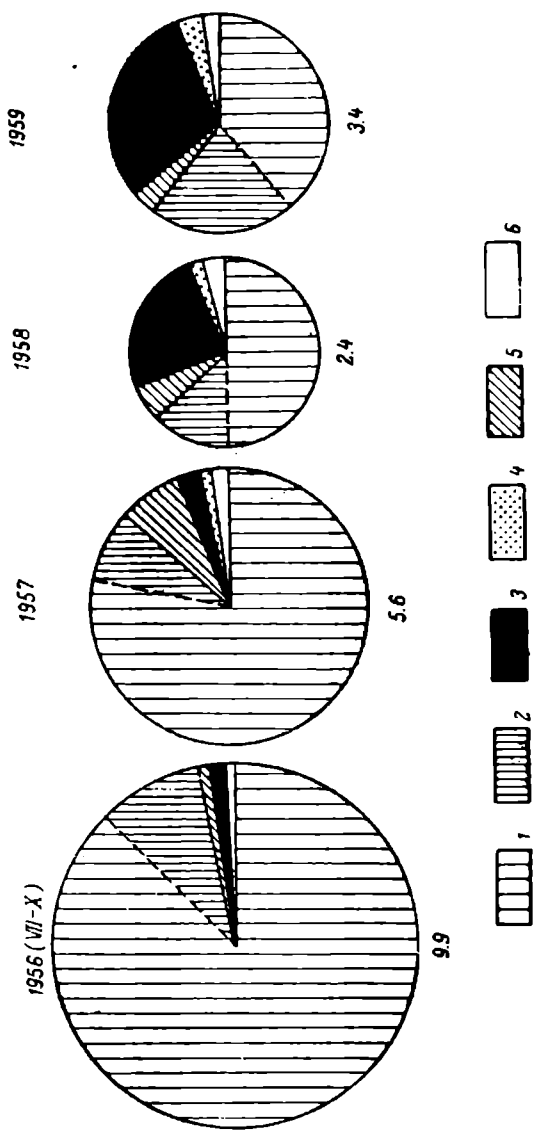


Рис. 12. Средняя биомасса бентоса и его группы на затопленной суше в озерной части Горьковского водохранилища в 1956—1959 гг.
1 — мотыль; 2 — другие тендипедиды; 3 — тубифиды; 4 — сфериды; 5 — подвижные гомотопы; 6 — остальное.

ственно на станциях, более близких к руслу Волги, из которого, очевидно, он выселяется. Но появление в довольно больших количествах, не очень уступающих мотылю, других тендипедид, в основном глиптотендипеса, есть явление другого порядка.

В Горьковском водохранилище, как и в любом водохранилище, в тех районах, где прекращалась проточность, естественно, немедленно начиналось заиление. Уже в 1956 г. ил образовался не только на русле, но в большем или меньшем количестве везде на затопленной суше. К сожалению, процесс илообразования не подвергался специальному исследованию. По данным В. П. Курдина, обработавшего некоторое количество проб, собранных в 1958 г. на третий год на русле и в ряде мест на бывшей суше в озерной части отложился слой ила толщиной 1.5—6.5 см. Это был серый ил, довольно богатый органическим веществом (10—14% потери при прокаливании) и состоящий преимущественно из мелких фракций 0.1—0.01 мм, в общем хорошо соответствующий термину сапропель в определении Н. В. Кордэ (1956). В речной же части водохранилища сохранялись еще пески с ничтожным содержанием органических веществ (0.3—0.7%) и преобладанием крупных фракций (1.0—0.2 мм); такие же пески залегали под слоем ила в русле озерной части.¹

За 1957—1959 гг. данных о составе и структуре грунтов не имеется, но, по-видимому, они имели сходный характер. При сравнении визуальной характеристики грунтов за разные годы создается даже впечатление, что в 1958 г. заиленность грунтов не увеличилась, а скорее уменьшилась. Даже на руслах нижних створов, где в первые годы отмечался «сильно заиленный песок» и даже «ил с примесью песка», позднее грунт приобрел характер «слабо заиленного песка». Вообще заиление ежегодно усиливалось к осени; весной возникавшая вновь временная проточность останавливала этот процесс, а на руслах могла вызывать и размыв. Но, вероятно, происходил и другой процесс — распад органического детрита. Образовавшиеся в первый год отложения тонкого детрита растительного происхождения, минерализуясь и перерабатываясь фауной, в последующие годы уменьшались, а местами, может быть, и почти исчезали. Такие явления наблюдали и Харрис и Сильви (Harris and Silvey, 1940) в водохранилищах Техаса. Таким образом, условия для поселения связанных с плотными субстратами личинок *Glyptotendipes* не ухудшились, но едва ли они могли и заметно улучшиться. По-видимому, улучшились условия питания. Личинки *Glyptotendipes paripes* и *Gl. glaucus*, как известно из литературы (Mundie, 1957; Калугина, 1958), питаются преимущественно как фильтраторы, отцеживающие детрит и микрофлору из воды. Может быть, в связи с начинающимся формированием прибрежной растительности увеличилось количество органического детрита, поступающего в воду.

Возможно, однако, что изменение количества глиптотендипеса не следует рассматривать как показатель улучшения трофических условий в водохранилище. Численность тендипедид под влиянием разных, в том числе, вероятно, и метеорологических, факторов подвержена значительным колебаниям, примеры которых для Рыбинского водохранилища приводятся, например, Т. Л. Поддубной (1958).

Бывшие пойменные водосмы. На четвертый год они были населены примерно такой же фауной, как и на третий. Состав фауны в разных

¹ По данным В. П. Курдина, пески такого же характера, содержавшие 93—99% фракций 0.2—1.0 мм и дававшие потерю при прокаливании 0.2—0.7%, покрывали большую часть русла Волги в 1955 г. до образования Горьковского водохранилища.

водоемах сходен; но ее количество по-прежнему различно, и бывшие притеррасная речка (ст. 8) и затон (ст. 12), видимо, в связи с большей заиленностью, отличаются обилием сфериид и особенно тубифицид. В обоих водоемах, особенно во втором, сильное развитие получает невский лимнодрил, в то время как в остальных — мелкие виды тубифицид. Кривозерский затон, и до зарегулирования Волги бывший в непосредственной связи с руслом, теперь по своей донной фауне становится очень сходным с другими русловыми станциями. Концентрация сфериид в нем уменьшается и крупные моллюски встречаются не чаще, чем на некоторых русловых станциях.

Средняя биомасса бентоса в бывших пойменных водоемах, как видно на рис. 13, колеблется в сравнительно небольших пределах. Средний уровень, вокруг которого колеблется общая биомасса — 7.1 г/м^2 — почти тот же, что и в 1958 г. (6.7 г/м^2). Но соотношение групп несколько иное. Количество мотыля постоянно несколько больше, чем на бывшей суше, но изменяется по такой же схеме, хотя достигает максимума позднее (в октябре), глиптотендипеса и других тендипедид значительно меньше (хотя и больше, чем в предыдущие годы в этих водоемах). Количество тубифицид явно значительно возрастает, но главным образом за счет сильного развития невского лимнодрила в бывших притеррасной речке (ст. 8) и Кривозерском затоне (ст. 12). Невского лимнодрила здесь раньше было значительно меньше, а на ст. 8 в 1956 и 1957 гг. и вовсе не было. Очевидно, развитие невского лимнодрила в ложе этих пойменных водоемов есть следствие улучшения их кислородного режима после затопления и включения в состав единого крупного водоема.

Интересна динамика сфериид. Средняя биомасса этих моллюсков почти непрерывно падает в течение года и к октябрю снижается до очень малой величины — 0.018 г/м^2 . Даже в бывшем Кривозерском затоне, где раньше были огромные скопления сфериид их биомасса ни разу не превосходит 5.23 г/м^2 .

Крупные моллюски в бывших пойменных водоемах встречаются так же рассеянно, как и в 1958 г. Вследствие попадания одного экземпляра крупной анодонты на ст. 12 вычисление их средней биомассы дает цифру значительно более высокую, чем в 1958 г., а именно — 30.4 г/м^2 , едва ли, однако, она имеет реальное значение.

В общем фауна бывших пойменных водоемов на четвертый год в еще большей степени теряет свои особенности, приближаясь к фауне других биотопов.

Русло Волги. Донная фауна русла по составу в 1959 г. мало отличалась от того, что было в 1958 г. Характер же динамики биомассы был в общем такой же, как на залитой суше и пойменных водоемах (рис. 13). Различие сводится главным образом к тому, что от осени 1958 г. к маю 1959 г. биомасса значительно повышается; но это повышение вызвано в основном опять-таки сферидами, мощное скопление которых с биомассой почти 17 г/м^3 оказалось в мае на ст. 2а (устье р. Санохты, Чкаловский створ). Кроме того, еще более мощное скопление тубифицид — 21.1 г/м^2 , из которых 17.89 г невского лимнодрила — оказалось в ту же серию сборов на ст. 9а (Юрьевоцкого створа). Но почти на всех остальных станциях количество тубифицид с осени предшествовавшего года понизилось. Биомасса мотыля в среднем также несколько понизилась за зиму.

К июню везде происходит дальнейшее уменьшение количества мотыля, а на большинстве станций и тубифицид. К июлю количество мо-

тыля падает еще ниже, до самого низкого уровня (0.558 г/м^2), но количество тубифицид значительно возрастает. Это наблюдается на всех станциях (рис. 5, 6, 7), что говорит о наличии общей закономерности. В августе роли меняются: количество мотыля возрастает, причем появляется довольно много других тендипедид, особенно *Procladius* (затем *Cryptochironomus ex gr. defectus*, *Glyptotendipes paripes*), тубифициды же на разных станциях ведут себя различно, но средняя биомасса их, как и сфериид, падает, что снижает и общую биомассу бентоса.

К сентябрю на всех без исключения станциях наблюдается возрастание количества и мотыля, и тубифицид. Средняя биомасса бентоса возрастает очень сильно, в три раза. Особенно возрастает средняя биомасса мотыля, увеличивающаяся с 1.62 до 9.40 г/м^2 , т. е. почти в 6 раз. По постанционным графикам (рис. 5, 6, 7) легко видеть, что это объясняется попаданием в сентябре на ст. 6 (Пучежского створа) на необычайно плотное скопление крупных мотылей, давших здесь численность 1560 экз. и биомассу 39.11 г/м^2 . Ни на одной другой русловой станции биомасса мотылей не достигала и 10 г . Вообще скопления мотылей подобной мощности не встречались на бывшей суше и руслах уже с 1956 г. (в 1957 г. были только в пойменных водоемах). Очень сильный подъем кривой средней биомассы бентоса (рис. 13), вызванный этим скоплением (повысившим среднюю на 7 г/м), не может считаться характеризующим динамику бентоса русла в целом.

К октябрю общая биомасса несколько снижается, главным образом именно в связи с тем, что на ст. 6 мотыля оказалось меньше, хотя все же очень много ($18, 19 \text{ г/м}^2$). На других станциях количество мотыля и тубифицид изменялось по разному, но в небольших пределах.

В общем в 1959 г. русла были заселены тем же «биоценозом лимнодрилов», что и в 1958 г. Состав фауны изменился мало. По-прежнему, в отличие от фауны затопленной суши, среди тубифицид, да и вообще среди всего населения, преобладал *Limnodrilus newaensis*. Широко распространены были также, но сильно уступали ему по биомассе, *L. hoffmeisteri* и *Polydrilus moldaviensis*. Из тендипедид после мотыля выделялся по встречаемости и численности *Procladius*; глиптотендипеса было меньше, еще меньше *Cryptochironomus ex gr. defectus*. Меньше, чем на бывшей суше, было и пиявок (преимущественно *Helobdella*). Сферииды, напротив, имели большее значение, преобладал из них тоже *Pisidium henslowianum*, но встречались также крупные *P. amnicum* и другие виды. Довольно часто встречалась и вальвата и крупные моллюски — вивипары и унииониды, количество которых несколько возросло (средняя численность и встречаемость их выше, чем в 1958 г., хотя средняя биомасса несколько ниже).

Анализ размерного состава мотыля не может дать полной картины динамики его популяции и смены поколений, так как сборы производились лишь через месяц. Первое молодое поколение мотыля появляется в виде мелких личинок в сборах начала июля, когда между ним и старым поколением ясно чувствуется разрыв в размерах. В августе этот разрыв заполнен подростными личинками, но вместе с тем появляются и новые молодые; как в 1958 г., мелкие личинки длиной между 4 и 9 мм продолжают встречаться в сборах в сентябре и даже октябре. Очевидно, и в 1959 г. было не менее двух поколений и лет мотыля, по крайней мере второго поколения, был очень растянут. Различие заключается в том, что в 1959 г. в июне—июле мотылей по всему водохранилищу было больше, причем больше было и молодых, и взрослых личинок. Осеннее поколение

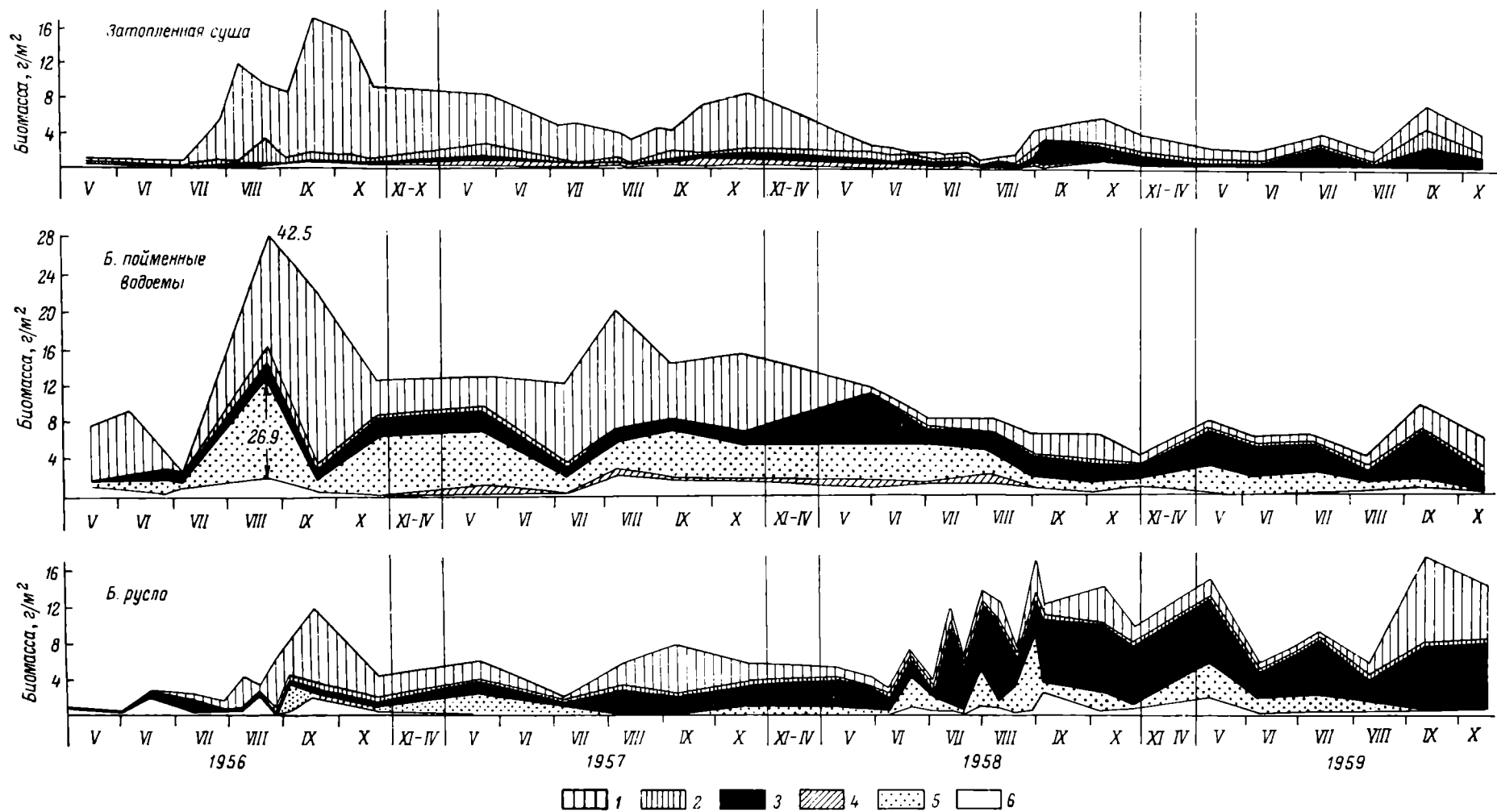


Рис. 13. Динамика средней биомассы бентоса на основных биотопах озерной части Горьковского водохранилища.
Обозначения те же, что и на рис. 2

было также многочисленное летнего, но по численности примерно таким же, как осеннее поколение 1958 г.; однако в некоторых местах на русле, как указывалось, оно образовало чрезвычайно мощные скопления, каковых не было в 1958 г. Как и в пойменных водоемах, количество сфериид в русле уменьшалось почти непрерывно в течение 1959 г. и опустилось в октябре до низкой величины средней биомассы — 0.151 г/м^2 . Убывание количества сфериид в течение 1959 г. представляет собою, следовательно, явление, общее для всех биотопов всей озерной части Горьковского водохранилища. Но мы слишком плохо знаем экологию и биологию этой группы, чтобы решить вопрос, представляет ли это явление характерную черту в процессе формирования бентоса, или особенность данного года. Последнее более вероятно, так как сферииды, по некоторым наблюдениям, особенно подвержены годовым флюктуациям численности. Но, с другой стороны, «старые» водохранилища с давно сформировавшейся фауной, как Иваньковское и Угличское (Фенюк, 1959) нередко очень богаты сферидами. Возможно, что в водоемах с широкими плёсами сферииды вообще уживаются хуже, но даже в Рыбинском водохранилище их роль в биомассе бентоса выше, чем осенью 1959 г. в Горьковском

Биомасса бентоса в руслах в 1959 г. в среднем составляла 11.83 г/м^2 , т. е. была выше, чем в 1958 г., примерно на четверть. Как и в предыдущие годы, на Юрьевском створе на русле биомасса в среднем была значительно ниже (5.4 г/м^2), чем на Пучежском и Чкаловском ($11.8\text{—}17.6 \text{ г/м}^2$). Это различие сохранялось и на бывшей суше (соответственно 2.3 г/м^2 и $3.4\text{—}4.0 \text{ г/м}^2$).

Итак, мы видим, что на четвертый год существования Горьковского водохранилища его донная фауна претерпевает незначительные изменения. Наблюдается некоторая стабилизация и в составе, и в численности и биомассе фауны и распространение однообразия. Сезонная динамика бентоса приобретает значительное сходство в разных биотопах, что позволяет сказать, что водоем как бы начинает жить единой жизнью. Процесс понижения биомассы останавливается. Средняя для всей озерной части водохранилища ¹ биомасса, составлявшая в 1956 г. за период июль—октябрь 9.74 г/м^2 (за весь год — 8.22 г/м^2) в 1957 г. понижается почти вдвое — до 5.60 г/м^2 , в 1958 г. снова понижается опять-таки почти вдвое — до 3.19 г/м^2 , а в 1959 г., наоборот, немного (примерно на треть) повышается — до 4.36 г/м^2 .

Численность мотыля больше не понижается, а местами повышается, и наряду с мотылем усиливается развитие других тендипедид (особенно на суше). Везде увеличивается количество тубифицид, но вместе с тем сильно падает количество сфериид, сходящих к концу года почти на нет во всех биотопах.

Можно считать, что на четвертый год стадия «предварительной формирования» бентоса уже вполне достигнута.

Нет оснований ожидать каких-либо существенных изменений в составе бентоса водохранилища, если особенности в населении разных биотопов могут быть объяснены различиями в характере субстрата и явления сезонной динамики протекают сходно. Но возможны и даже неизбежны изме-

¹ При вычислении этой средней было принято, что затопленная суша составляет в озерной части 87.5% площади, а площади русла и пойменных водоемов относятся как 4 : 1.

нения количественные, наблюдающиеся в большей или меньшей мере в фауне любого давно сформированного водоема.

Наиболее важный вопрос, возникающий при рассмотрении первых четырех лет жизни Горьковского водохранилища, это вопрос о количественной бедности его бентоса на затопленной суше на третий и четвертый (особенно на третий) год.

Предположения о причинах этой бедности я выскажу позднее, после рассмотрения бентоса Куйбышевского водохранилища.

Д а н н ы е п о ч и с л е н н о с т и б е н т о с а

Численность бентоса (плотность населения) я не подвергаю детальному анализу на основаниях, изложенных выше (стр. 55). Но некоторые данные по численности все же следует привести, особенно в целях сравнения с материалами тех исследователей, которые не определяли биомассы.

На табл. 7 приведены цифры, а на рис. 14 кривые, показывающие динамику средней численности бентоса в озерной части Горьковского водохранилища. При сравнении этого графика с графиком, показывающим динамику средней биомассы, легко видеть, что в общем они сходны. Численность, как и биомасса, сильно понижается после первого года и на затопленной суше ежегодно дает минимум в летние месяцы, повышаясь опять к осени. И на бывшей суше, и на русле хорошо видно, как с течением времени количество мотылей уменьшается, а тубифицид — возрастает. На третий-четвертый год тубифициды по численности заметно преобладают над мотылем даже на бывшей суше, хотя по биомассе уступают ему, обладая более мелкими размерами. Очень ясно видно, до какого низкого уровня падает численность мотыля в июне-июле третьего (1958) года, когда в среднем она составляла немногие десятки и даже единицы особей на m^2 . Но в это же время наблюдается массовое, особенно на русле, появление молоди тубифицид, не отражающееся на биомассе, но вызывающее резкий кратковременный подъем кривой численности. Обилие более мелких форм тендипедид вызывает также подъем этой кривой летом первого года на бывшей суше. Отчасти это замечается здесь и осенью четвертого года, но на руслах, наоборот, кривая численности по сравнению с кривой биомассы понижена вследствие преобладания мотылей и крупных лимнодрилов.

Среднегодовая численность на затопленной суше в первый год была 1577 экз./ m^2 , на второй год понизилась втрое — до 551 экз./ m^2 и в дальнейшем изменялась мало — 586—597 экз./ m^2 ; на русле Волги, наоборот, численность в первые годы была ниже — в 1956 г. (в среднем за июль—октябрь) 824 экз./ m^2 , в 1957 г. 909 экз./ m^2 , чем в последующие — в 1958 г. — 1619 экз./ m^2 и в 1959 г. — 1292 экз./ m^2 .

В дополнение к вышеизложенным данным по макробентосу приведу некоторые данные по микробентосу и фауне прибрежных зарослей по сборам 1958—1959 гг.

П р е д в а р и т е л ь н ы е д а н н ы е п о м и к р о б е н т о с у

Микробентос в Горьковском водохранилище подвергся систематическому исследованию лишь в 1958 и 1959 гг. В первые два года А. Ф. Гунько, к сожалению, не производил количественных сборов микробентоса. Но именно в эти годы, по-видимому, донная и придонная микрофауна, также как и макрофауна, была значительно богаче, чем в последующие.

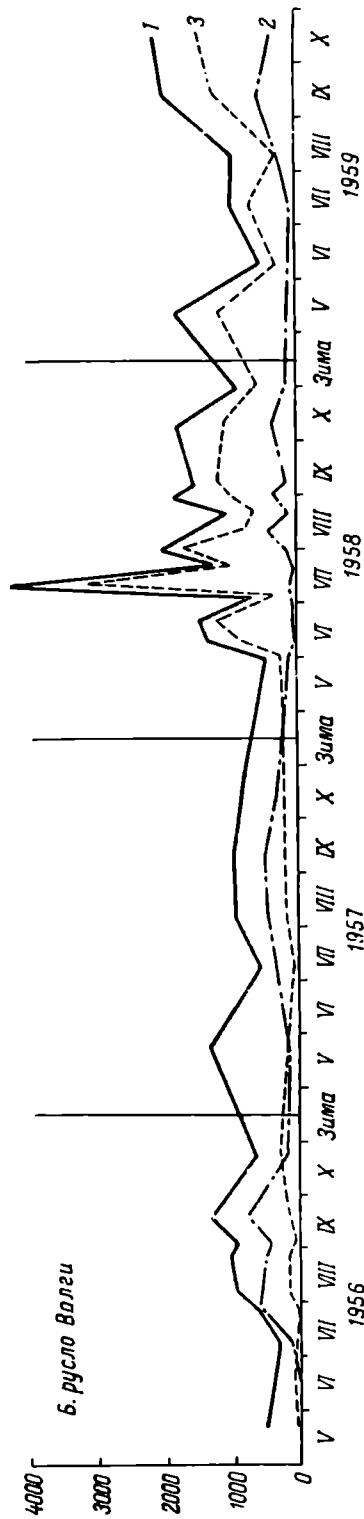
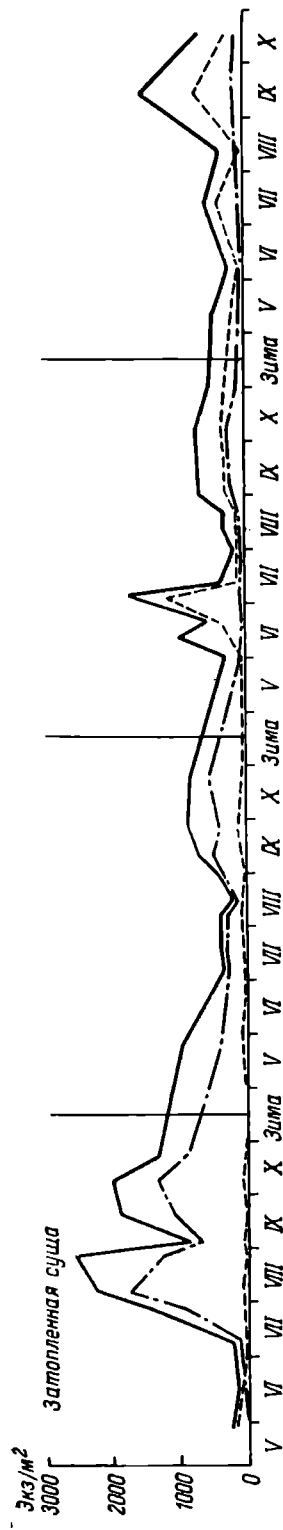


Рис. 14. Динамика средней численности бентоса в озерной части Горьковского водохранилища.
 1 — общая численность; 2 — численность мотыля; 3 — численность тубифицид.

Несомненно на дне было много молодежи тендипедид и придонных хидорид. В кишечниках рыб (стерляди, леща) в 1956 г. последние встречались в массах, причем среди них главную роль играл крупный *Eugysercus*. Встречались кишечники, набитые преимущественно эврицеркусами. Этот вид в массах развивался и в прибрежных мелководьях Рыбинского водохранилища, затопленных после маловодного года, в течение которого они заросли луговыми травами (М.-Болтовской и др., 1958). *Eugysercus*, по-видимому, вообще характерен для водохранилищ в первое время после затопления, о чем упоминает и Руннстрём (Runnström, 1955).

Из материалов, собранных по микробентосу на второй и третий год, обработана только часть сборов 1958 г., поэтому получены лишь предварительные данные. Тем не менее они дают достаточно ясное представление о составе микробентоса и показывают, что в 1958 г. он был уже столь же обедневшим, как и макробентос.

Взятые при помощи «микротрубы» и обработанные соляным раствором пробы при тщательном просмотре оказывались, как правило, очень бедными. В большинстве случаев они содержали эфиппии дафнид и других кладоцер, придонных (и планктонных) циклопов с их копеподами, остракод, часто также водяных клещей и нематод. Реже встречались придонные кладоцеры, в основном хидориды (*Pleuroxus*, *Alona*, *Eugysercus*, *Chydorus*), и гарпактициды.¹ Но учесть при помощи микротрубы молодежь главных представителей макробентоса — тубифицид и тендипедид — оказалось невозможным. Тубифициды попадались иногда в виде единичных мелких особей, как правило, до вида не определимых. Тендипедиды встречались не чаще: это были отдельные мелкие экземпляры личинок *Procladius* и *Glyptotendipes*. Молодь же наиболее важного вида — мотыля *Tendipes plumosus* — в сборах 1958 г. вообще не встречалась. Таким образом, сборы донной микрофауны не оказали никакой помощи в деле выяснения сроков смены и числа поколений руководящих видов бентоса. Очевидно, для учета молодежи тендипедид и тубифицид трубчатые приборы такого диаметра, который мы применяли (3.5 см, что соответствует около 1/600 м², или немного меньше), непригодны, по крайней мере при тех плотностях населения, которые преобладали в 1958 г. Указанная площадь захвата (облова), по-видимому, достаточна при учете лишь низших ракообразных и более мелких представителей фауны. Возможно, что при значительно более высоких плотностях населения тубифицид и тендипедид они могут быть учитываемы и такими узкими трубами.

Учет микробентоса не изменяет выводов, сделанных на основании изучения донной макрофауны. В 1958 г. биомасса микробентоса (точнее — тех его групп, которые удалось количественно учесть) в озерной части Горьковского водохранилища оставалась всегда низкой. Лишь в редких случаях она достигала 1—1.5 г/м², в большинстве же случаев составляла доли грамма и в среднем была около 0.4 г/м². Как видно, это всего около одной десятой биомассы макробентоса.

Некоторые данные о фауне прибрежной зоны

Прибрежная зона в Горьковском водохранилище в 1957 г. образовалась на новых местах, расположенных в связи с повышением уровня на 2—3 м выше, чем в 1956 г.

¹ Так как сборы обрабатывались в зафиксированном формалином состоянии, простейшие, турбеллярии и беспанцирные коловратки не учитывались.

Прибрежные мелководья с частью вегетировавшей, частью отмиравшей луговой растительностью располагались преимущественно у левого (восточного) берега, в то время как у высокого, правого, во многих местах продолжался размыв глинистых склонов. В дальнейшем мелководная полоса с глубиной до 2 м образовала «осушную зону» Горьковского водохранилища, обнажающуюся при понижениях уровня. Но колебания уровня в нем по сравнению с другими водохранилищами очень незначительны и не превосходят 2 м, причем «сработка» уровня происходит во второй половине зимы. Поэтому зона колебаний уровня занимает в этом водохранилище очень незначительную часть площади и является собственно не осушной, а обмерзающей, причем на непродолжительное время в конце зимы (март—апрель). Так как понижение уровня начинается уже после образования ледового покрова, грунт, вероятно, вообще не промерзает и нет оснований предполагать обеднение донной фауны. В связи с этим систематических наблюдений над бентосом зоны колебаний уровня мы не производили. Специфическая фитофильная фауна должна была развиваться среди водной и прибрежно-водной растительности, характерной для прибрежных зон водоемов, но в 1957 г. этой растительности еще не было.

В 1958 г. водная растительность появилась в виде небольших пятен зарослей в низовьях и устьях некоторых впадающих в водохранилище рек. Фауна этих зарослей была исследована зарослечерпателем Бута в конце июля. В р. Троце, среди редких зарослей рдестов и водяной гречихи 25—26 июля была обнаружена фауна, состоящая главным образом из фитофильных кладоцер — *Sida* (биомасса 1.92 г/м³), *Graptoleberis* (1.0 г/м³), *Eurycercus* (0.78 г/м³), мелких тендипедид — *Cricotopus* (0.63 г/м³) поденок *Cloëon* (0.96 г) и других форм, среди которых прудопики *Radix ovata* и личинки стрекоз обусловили высокую общую биомассу — 60.21 г/м³.

В р. Яхоре среди осок наблюдалось более массовое развитие фитофильных тендипедид (*Cricotopus*, *Endochironomus* — более 5 г/м³) и кладоцер — особенно сиды (38 400 экз. дававших 10.38 г/м³) и эврицерка (54.400 экз. и 7.28 г/м³); в сумме с небольшой примесью других форм эти группы давали биомассу 28.29 г/м³. В той же речке редкие заросли гречихи были населены лишь небольшим количеством тендипедид и кладоцер, при биомассе 1.0 г/м³. Столь же скудно (1.75 г/м³) были заселены формировавшиеся заросли в Костромском разливе.

В общем фауна зарослей, в связи с крайне слабым развитием последних, не играла почти никакой роли в жизни водохранилища. Однако там, где образовывались достаточно густые заросли, они заселялись интенсивно, особенно кладоцерами, в меньшей мере тендипедидами. Состав этой фитофильной фауны в общем уже близок к составу ее в Рыбинском и Иваньковском водохранилищах; можно отметить только меньшее количество моллюсков — катушек. Фауна состояла преимущественно из быстро распространяющихся форм.

В 1959 г. высшая растительность распространилась по водохранилищу шире — но, как упоминалось, была еще очень слабо развита. По В. А. Экзерцеву (1960 г.) она все еще локализовалась главным образом в перховьях заливов и устьях рек вдоль левого берега водохранилища и состояла в основном из воздушно-водных растений (частуха, рогоз и др.). Но местами развились и значительные заросли погруженных растений. Среди них — преимущественно рдестов — в начале августа в нескольких местах (у Чкаловского створа и ниже Кинешмы) была обнаружена поразительно богатая фауна, давшая чрезвычайно высокую биомассу в сотни грамм

на 1 м^3 . Во всех трех местах, где собирались пробы, основную массу улова составляли личинки *Endochironomus ex gr. tendens*, из других тендипедид в значительно меньшем, но тоже большом количестве были личинки *Glyptotendipes ex gr. griekoveni*; много было также *Cricotopus ex gr. silvestris*, другие формы были в меньших количествах. Вместе с тендипедами везде наблюдалось большое количество пиявок, преимущественно видов *Neurobdella*. Остальные группы значительно уступали этим двум по численности: фитофильные кладоцеры—сиды и симоцефалы (*Simoscephalus vetulus*) — давали в сумме не более $1 - 2 \text{ г/м}^3$. Остракоды, наидиды, клещи, личинки стрекоз, жуков, ручейников и моллюски (прудовики) составляли лишь второстепенные элементы в этом своеобразном тендипедидно-пиявочном биоценозе. Общая биомасса фауны составляла 188.15 и 226.35 г/м^3 в прибрежной зоне Чкаловского створа и 346.78 г/м^3 в одном месте побережья к северу от Чкаловска.

Endochironomus развивал биомассу соответственно 104.24 г/м^3 , 136.08 г/м^3 и 229.62 г/м^3 , при огромной численности в $53\,760$, $66\,960$ и $128\,960 \text{ экз./м}^3$. Очень высока была также численность пиявок, доходившая до 4160 экз. , при биомассе до 79.04 г/м^3 . Эти цифры, особенно для эндохирономуса, необычайно велики. Такие скопления фитофильной фауны не встречались в Рыбинском водохранилище и даже в Ивановском, где эта фауна вообще богаче. Чрезвычайно высокую концентрацию фитофильных тендипедид на зарослях Горьковского водохранилища можно объяснить тем, что заросли занимали очень ограниченные площади, хотя и были достаточно густыми. Все фитофильные тендипедиды локализовались на этих небольших пятнах зарослей и если бы площадь последних была больше, они расселились бы шире и плотность их населения понизилась бы. Аналогичное явление наблюдала В. Ф. Фенюк (1956 г.) в Рыбинском водохранилище в районе Дарвинского запovedника, где в маловодные годы площадь зарослей была гораздо меньше, чем в многоводные, но плотность их заселения фитофильной фауной резко повышалась.

Несмотря на богатство фитофильной фауны, следует признать, что при слабом развитии зарослей она и в 1959 г. играла в целом совершенно незначительную роль в водохранилище. Фитофильные виды за пределами этих ограниченных заросших участков почти совершенно не встречались.

Дополнительное обследование зарастающих участков в середине сентября, выполненное в устье р. Троицы среди пронзеннолистного рдеста, показало уже значительно более бедную фауну. В одной пробе еще преобладали эндохирономусы, крикотопусы и сиды, хотя общая биомасса составляла всего 2.89 г/м^3 ; но в другой, хотя и при довольно высокой биомассе в 32.36 г/м^3 , преобладали собственно не фитофильные глиптотендипесы и даже мотыль.

Речная (верхняя) часть водохранилища

Нижний отрезок речной части исследовался нами на двух разрезах: около Кинешмы и около Костромы. Кроме того, начиная с 1957 г., когда был достигнут проектный уровень, начались исследования образовавшегося в то время Костромского разлива.

В районе Костромы и Кинешмы повышение уровня при образовании водохранилища было незначительным и река не затопила даже ближних к руслу участков поймы. В течение всех четырех лет наблюдений здесь сохранялась достаточно ясно выраженная проточность. У Костромы даже в осенние месяцы скорости в придонных слоях составляли $0.16 - 0.30 \text{ м/сек.}$, а в мае были еще выше. У Кинешмы в 1956 г.

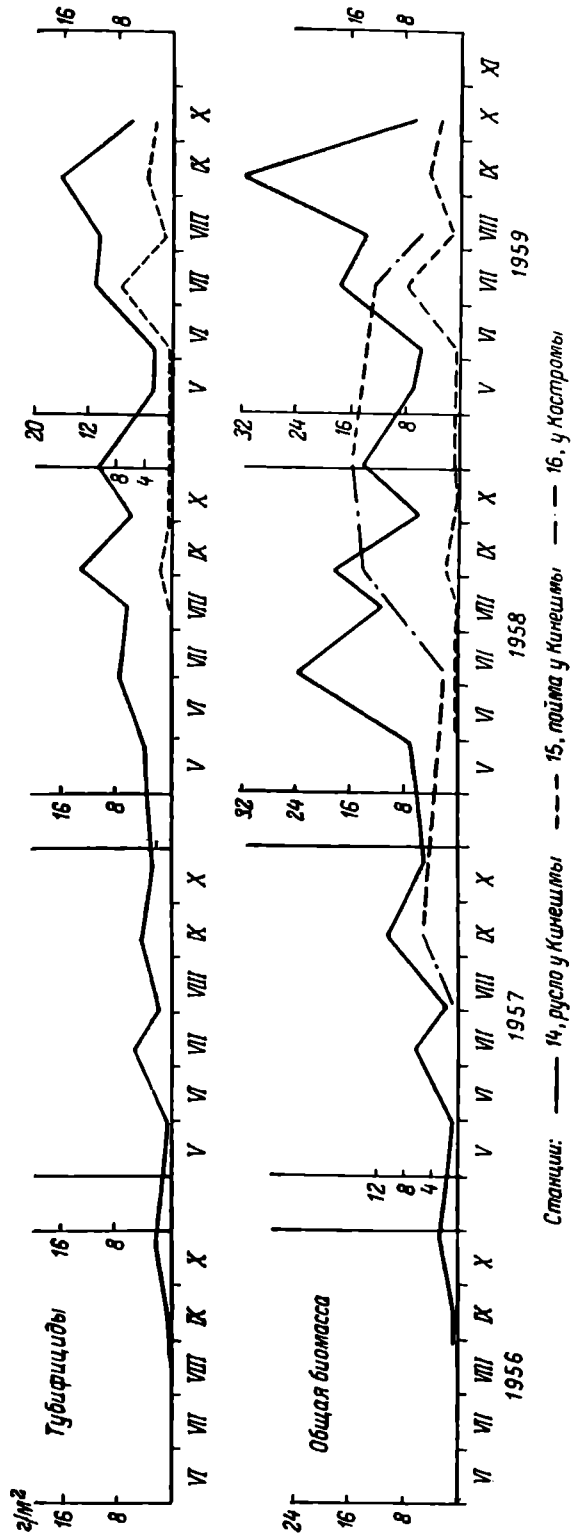


Рис. 15. Динамика биомассы бентоса по станциям у Кинешмы и Костромы.

течение было почти такое же, как у Костромы, а в 1957 г. стало слабее, но все же сохраняло скорости в поверхностных слоях 0.16—0.24 м/сек., а в придонных обычно 0.09—0.16 м/сек. Такой же режим сохранялся у Кинешмы в 1958 г. В отдельных случаях в конце осени в придонных слоях скорости затухали настолько, что не регистрировались вертушкой. Исчезали скорости также в мелководной затопленной прибрежной зоне.

В районах Кинешмы и Костромы, в соответствии с наличием проточности, заиление дна было незначительным, преобладали песчаные грунты с большей или меньшей примесью ила. Динамика биомассы бентоса в этих районах показана на рис. 15.

Наблюдения у Кинешмы производились на русле и на затопленном побережье у левого берега на двух точках по гидрометрическому створу с первого же года существования водохранилища.

На русле, на глубине сначала 11—12, позже 15 м, развитие бентоса шло довольно сходно с тем, что наблюдалось на русле в районе Юрьевца. В первый год (1956) фауна была бедна и состояла из тубифицид, в том числе невского лимнодрила, с примесью сфериид и тендипедид; мотыля было немного, до 0.15 г/м². На второй год бентос стал значительно богаче — его биомасса достигала (в сентябре) 10.12 г/м², он состоял преимущественно из невского лимнодрила с примесью сфериид и различных речных форм. Однако мотыль почти совершенно отсутствовал.

На третий год фауна стала еще богаче. Невского лимнодрила и других тубифицид стало значительно больше, размножились и сферииды, образовавшие местами большие скопления (до 15.95 г/м²). Как и раньше, была значительная примесь форм из разных групп (пиявки, битинии, ручейники, разные тендипедида), но мотыля почти не было: только 3 IX его биомасса составляла 0.128 г/м². Фауна, как видно, была очень сходной с фауной русла в озерной части водохранилища, отличаясь главным образом недоразвитием мотыля. В этом замечалось некоторое сходство с руслом на Юрьевецком створе, но биомасса у Кинешмы была выше — в среднем за год 13.9 г/м².

На четвертый год никаких существенных изменений в фауне не произошло. Как и в 1958 г., преобладали тубифициды, особенно невский лимнодрил, и сферииды, дававшие скопления до 12.32 г/м²; мотыль отсутствовал совершенно. Общая биомасса в среднем за год составила почти такую же величину — 13.37 г/м², как и в третий год.

Отсутствие мотыля на илисто-песчаном русле у Кинешмы можно объяснить тем, что в условиях более или менее ясно выраженной проточности он, как мы видели на примере русла у Юрьевца в 1956 г., не развивается. Вместе с тем такой режим, при наличии все-таки хорошо выраженного заиления, оказывается, очевидно, очень благоприятным для развития невского лимнодрила и других тубифицид.

Мелководная (2.5—3 м) зона затопленного побережья у Кинешмы была заселена значительно беднее. Эта зона была залита собственно лишь в 1957 г. В 1958 г. здесь была смешанная фауна с низкой биомассой (0.10—1.79 г/м²), также совершенно лишенная мотылей. В 1959 г. фауна стала богаче (от 0 до 7.67 г/м², в среднем 2.5 г/м²), главным образом за счет тубифицид, очевидно, расселявшихся со стороны русла. Здесь наступала та фаза, которая на затопленной суше озерной части наступила еще в 1958 г., однако мотыли, как и на русле, по-прежнему полностью отсутствовали — как я полагаю, по причине той же проточности.

Район Костромы исследовался нерегулярно, начиная с 1957 г. Те сборы, которые были здесь выполнены на глубине от 10 до 19 м на илистом

песке, дают картину, очень сходную с описанной выше для района Кинешмы: в 1957 г. более низкая ($0.47-4.84 \text{ г/м}^2$), в последующие годы более высокая ($1.83-15.38 \text{ г/м}^2$, в среднем около 10 г/м^2) биомасса, преобладание тубифицид, в том числе невского лимнодрила и сфериид, которых здесь особенно много, и полное отсутствие мотыля.

По-видимому, фауна такого характера на третий-четвертый год была вообще свойственна верхней, речной части водохранилища, основную часть которой составляло русло Волги.

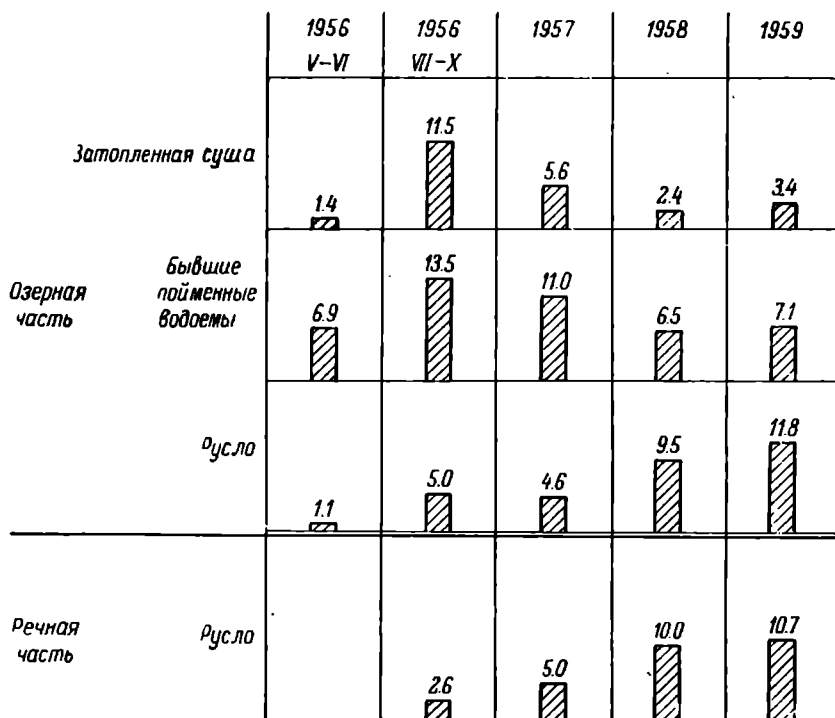


Рис. 16. Средняя биомасса на основных биотопах Горьковского водохранилища в 1956—1959 гг.

Цифры над столбиками — биомасса в г/м^2 (без крупных моллюсков).

Так как пойменных областей здесь почти не было, не образовалось больших пространств с очень бедной фауной и средняя биомасса бентоса в речной части водохранилища на третий-четвертый год оказывается выше, чем в озерной части.

Характер изменений средней общей биомассы бентоса речной части водохранилища и трех основных биотопов озерной части за все годы наблюдений виден из диаграммы на рис. 16.

Костромской разлив (Костромское расширение) представляет собою довольно обширный, очень мелководный водоем с глубинами большей частью до 2 м, образовавшийся в результате затопления Костромской низменности. Эта низменность, лежащая по левому берегу Волги выше впадения р. Костромы, была залита в 1957 г. по достижении проектного уровня. В 1957 г. все сборы в этом районе ограничивались серией проб, собранных в начале июля. На затопленной суше с глубинами 1.5—

2 м встречались в довольно большом количестве элементы фитофильной фауны, особенно катушки, с примесью мотылей, при общей биомассе 0.5—3.40 г/м². На ложе бывших водоемов — озер Петрилова и Идоловского и речки Костромы — на глубинах от 5 до 9 м — была обнаружена более богатая фауна, обычная для пойменных водоемов с олигохетами, сферидами, крупными моллюсками, но с небольшим количеством мотыля (очевидно, в связи со временем года) и уже почти без фитофильных элементов, при биомассе 1.94—28.61 г/м².

В последующие месяцы сборов в 1957 г. не было; поэтому неизвестно, образовались ли здесь массовые поселения мотыля, характерные для «мотылевой стадии». На следующий год первые сборы были произведены поздно, в конце мая, очевидно, уже после вылета основной массы мотыля, которого было уже немного. К осени его стало значительно больше, при этом фитофильные элементы уже исчезли, но местами было много осликов и пиявок; в виде примеси встречались и тубифиды. В общем фауна была такого же характера, что и в озерной части на второй год, но биомасса ее была ниже: в среднем 2.55 г/м² (в озерной части в 1957 г. на бывшей суше — 5.6 г/м²). Возможно, что вследствие малого числа и неудачного расположения станций (ст. 20, у Пасынкова, была на песчано-глинистой отмели) характеристика фауны затопленной суши неполноценна.

На бывших пойменных водоемах фауна оказалась значительно богаче не только обитавшими в них и ранее олигохетами и сферидами, но и мотылями. Весной, после вылета, их было тоже мало, но осенью образовались мощные скопления мотылей с биомассой до 14.5—18.9 г/м². Вместе с тем здесь, как и на затопленной суше, было немало глиптотендипеса и других тендипедид. Более богато бентосом было оз. Петрилово, где, вместе с тубифицидами (до 20.97 г) и сферидами (22.14 г/м²) общая биомасса достигала осенью 59.94 г/м².

Средняя за год биомасса бентоса на затопленных озерах оказывается поэтому высокой — 14.3 г/м² — выше, чем в пойменных водоемах озерной части и в 1958 и в 1957 гг.

На третий год после заполнения водохранилища (1959) бентос в Костромском разливе претерпевает изменения, свойственные бентосу озерной части на третьем году: распространение тубифидов и появление вивипар на бывшей суше, уменьшение различий в фауне между бывшей сушей и бывшими водоемами. Однако обеднения бентоса не наступает. На бывшей суше бентос становится, напротив, богаче — его среднегодовая биомасса составляет 5.15 г/м². На бывших водоемах биомасса несколько понижается (за счет уменьшения количества мотыля) и составляет в среднем 10.5 г/м².

В общем в Костромском разливе не наблюдалось столь характерного для озерной части обеднения бентоса и особенно убыли мотылей на третий год. Фауна Костромского разлива при общем сходстве с фауной озерной части отличалась обилием осликов (а также пиявок). Особенности фауны Костромского залива связаны, вероятно, с его мелководностью и обособленностью от остального водохранилища. Здесь должны быть лучше условия для развития водной флоры и меньше явления размыва берегов. Между прочим, затопленная суша в Костромском заливе в течение зимы почти полностью обнажается, по это, очевидно, не оказывает существенного влияния на донную фауну, не обнаруживающую ни по обилию, ни по составу (наличие тубифидов, сфериид) признаков угнетенности.

Общее количественное обеднение фауны водохранилища и нивелировка биотопов и биоценозов отражается и на количестве видов, населяющих его дно. Как видно из списка донных беспозвоночных, встречавшихся в сборах дночерпателя (табл. 1), число видов в этих сборах в течение четырех первых лет существования обнаруживает тенденцию не к возрастанию, а к уменьшению. По большим группам — моллюски, тендипиды — общее число видов оказывается на четвертый год меньше, чем в предыдущие годы.

По олигохетам и ручейникам¹ получается обратное — на третий и четвертый год их больше, но это, конечно, результат того, что эти группы в материалах 1956—1957 гг. неполно определялись А. Ф. Гунько. Почти не определялись в 1956 г. и брюхоногие моллюски. По всей вероятности, по всем этим группам число видов в первые годы было также не меньше, если не больше. Поэтому в общем видовой состав бентоса обеднел, и это объясняется главным образом уменьшением разнообразия биотопов, в частности — исчезновением по всему водохранилищу (кроме верхних, проточных участков) речных гравиевых и песчаных грунтов и отмиранием зарослей и фитотильных элементов из пойменных водоемов.

Из списка видов видно, что каспийский фаунистический комплекс, столь богатый в Нижней Волге, в Горьковском водохранилище представлен только двумя видами — дрейссеной и бокоплавом *Pontogammarus sarsi*. Последний поставлен, однако, со знаком вопроса, так как найденные единичными экземплярами на незаиленном еще русле Волги бокоплавов точно определены не были. По всей вероятности, они относятся к этому виду, так как раньше он встречался между Рыбинском и Горьким (Бенинг, 1924). Другие каспийские виды в Горьковском водохранилище найдены не были, в том числе и мизиды *Parathysanus ullskyi*, несмотря на специальные тралирования, хотя известно, что она проникла в Шексну выше Рыбинского водохранилища.

Характер динамики биомассы бентоса в Горьковском водохранилище, а именно быстрый подъем летом первого года и понижение на второй и третий год очень хорошо передает изменения в кормовой базе рыб и явственно сказывается на темпе роста рыб — бентофагов. По данным Л. К. Ильиной (1960) темп роста леща и других бентосоядных рыб, сильно возросший по сравнению с доводохранилищным периодом в первый год существования Горьковского водохранилища, в дальнейшем вновь понизился. Интересно, что в 1957 г. замечается повышение темпа роста рыб в нижнем отрезке речной части водохранилища, в котором, как я упоминал, в указанном году количество бентоса возросло. Рыбы здесь, как и во многих других случаях, очень тонко реагируют на изменения в кормовой базе и оказываются, если можно так выразиться, не худшим инструментом для ее учета, чем дночерпатель. Связь темпа роста рыб с состоянием бентоса подтверждается Т. С. Житневой (1960), которая показала, что в 1958 г. условия питания леща (в озерном и нижнем отрезке речной части) сильно ухудшились: степень накормленности (индекс наполнения) упал, из пищи почти исчезли мотыли, преобладание перешло к олигохетам и сферидам; следствием этого и было понижение темпа роста. В верхнем же отрезке речной части, сохранившем речной режим, интенсивность пита-

¹ Ручейники в сборах 1958—1959 гг. были определены С. Н. Заречной, за что выражаю ей благодарность.

ния лежа была еще ниже, в соответствии с бедностью фауны незарегулированного русла.

В 1958 и 1959 гг. большая часть кормовых объектов для рыб-бентофагов локализовалась в бывшем русле Волги, где, как мы видели, биомасса бентоса была значительно выше, чем на бывшей суше, и составляла в среднем около 10—11 г/м². В озерной и речной части (ее нижнем участке) биомасса бентоса на русле была приблизительно одинакова, но так как в речной части площадь затопленной суши была очень мала, с р е д н я я для всей этой части биомасса бентоса была выше, чем для озерной.

ФОРМИРОВАНИЕ ДОННОЙ ФАУНЫ В КУЙБЫШЕВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Схематическая карта Куйбышевского водохранилища с расположением разрезов и станций дана на рис. 17 и 18.

Описание этого крупнейшего в Европе водохранилища¹ и его гидрологического режима содержится в других работах (Аристовская, 1958б; Буторин, 1960; Дзюбан, 1960; Лукин, 1958), и я не буду его повторять.

Упомяну только основные отличия этого водохранилища от Горьковского. Куйбышевское не только значительно больше (6450 км² по площади, 530 км по длине) и достигает большей ширины (до 40 км) и глубины (до 42 м), чем Горьковское, но имеет другую конфигурацию: речная часть занимает небольшой участок его, главным образом в Волжском плёсе, в основном же водохранилище состоит из серии расширенных плёсов, разделенных сужениями. В связи с этим вдоль по оси водохранилища его гидрологический режим неоднократно сменяет полуречной характер на озерный и наоборот. В отличие от Горьковского водохранилища уровень Куйбышевского колеблется довольно сильно, в пределах 5—6 м (рис. 19), т. е. примерно как и Рыбинского, так что образуется обширная осушенная зона. Наконец, Куйбышевское водохранилище, как я указывал выше, расположено в несколько более южной климатической зоне и соответственно на ином почвенно-растительном покрове и питается водами не только Волги, но и другой крупной реки — Камы.

Для дальнейшего изложения важно условиться относительно районирования этого водоема. А. В. Лукин (1958) различает в нем 5 плёсов или отрогов: Приплотинный, Центральный, Черемшанский, Камский и Волжский. Н. А. Дзюбан (1960) подразделяет Центральный плёс на четыре, выделяет еще Волго-Камский, а Черемшанский, представляющий собою район мелководного затопления долины маленькой реки, справедливо называет заливом. Для настоящей работы, рассматривающей не распределение, а ход формирования бентоса, подразделение Центрального плёса на несколько мелких, более или менее сходных, необязательно. Напротив, удобнее разделить водохранилище на две крупные части: нижнюю и верхнюю половину. Нижняя половина, охватывающая водоем от плотины до места разделения его на камскую и волжскую ветви (т. е. Приплотинный и Центральный плёс с Черемшанским заливом), большей частью образовалась уже в первый, 1956 г., когда уровень (начавший подниматься еще в конце октября 1955 г.), поднялся на 10—11 мм². Во всяком случае до района Тетюш или не-

¹ Как указывает М. А. Фортунатов (1959), Куйбышевское водохранилище по площади (равной 6450 км²) — самое крупное во всем мире, но по объему занимает шестое место.

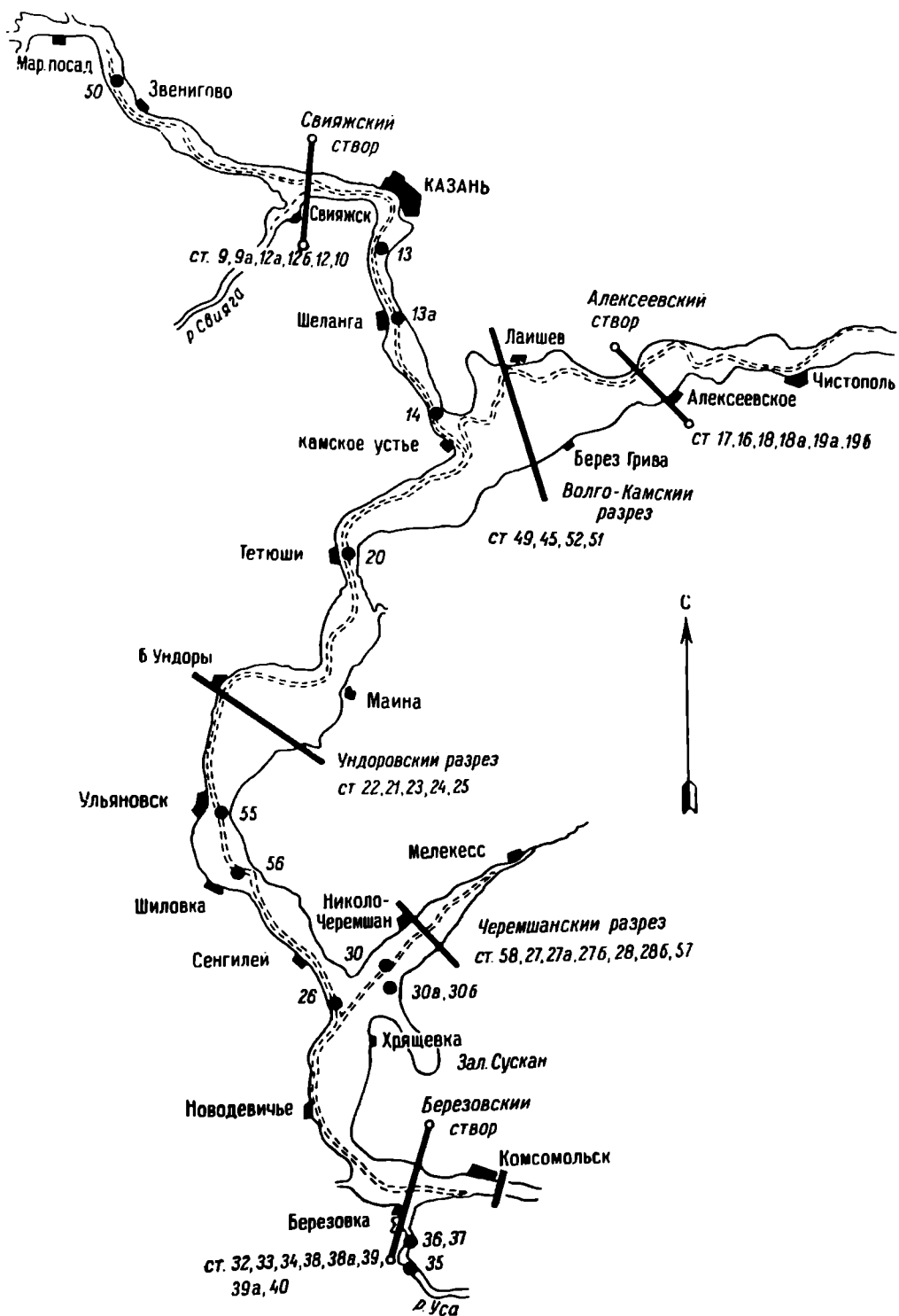


Рис. 17. Расположение створов, разрезов и станций со сборами бентоса в Куйбышевском водохранилище.

сколько выше в большей или меньшей мере произошло затопление суши (долины Волги). Верхняя половина водохранилища, охватывающая Камский и Волжский плёсы, а также большая часть Волго-Камского плёса Н. А. Дзюбана образовалась на второй, 1957 г., когда уровень поднялся еще на 8 м и достиг проектной высоты. В первый, 1956 г. в этой верхней половине повсеместно господствовал еще речной режим, хотя и при пониженных скоростях течения, и пойма не была залита.

Поэтому можно считать, что 1957 г. был первым годом для верхней половины, но вторым годом для нижней половины водохранилища. В связи с этим аналогичные этапы в развитии бентоса проходили в них

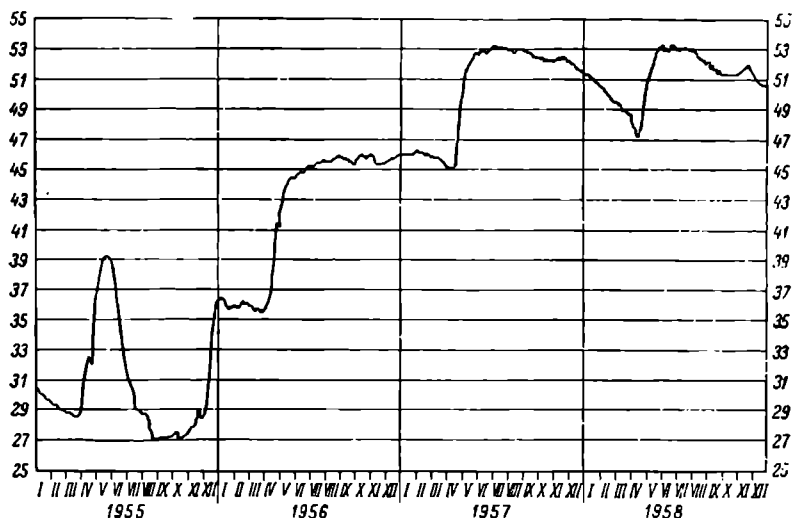


Рис. 19. Ход уровня Куйбышевского водохранилища в 1955—1958 гг.

в разные годы. Кроме того, затопление нижней половины началось еще осенью 1955 г., в то время как в верхней половине затопление суши происходило только весной (в апреле—мае), что имело большое значение для хода формирования бентоса.

Но в других отношениях верхняя половина Куйбышевского водохранилища резко отличается от нижней и также имеет и сужения и широкие озерообразные плёсы. Поэтому для Куйбышевского водохранилища (в противоположность Горьковскому) данные по верхней половине рассматриваются для каждого года непосредственно после данных по нижней половине.

Первый год — 1956-й

Первые сборы в Куйбышевском водохранилище были произведены в мае 1956 г., т. е. через полгода после начала затопления. Описание процессов, наблюдавшихся в течение первого года, было опубликовано мною ранее (М.-Болтовской, 1959). Здесь я повторяю его в кратком виде. В мае—июне на Березовском створе наблюдалась еще первая стадия формирования, при которой был уже разрушен реофильный биоценоз

с понтогаммарами в русле, а бывшая суша была скудно заселена случайными элементами.

Наступление второй, мотылевой стадии, т. е. массовое заселение дна мотылем, произошло несколько раньше, чем в Горьковском водохранилище, а именно уже в первых числах июля. На Березовском створе массовое развитие мотыля на затопленной суше наблюдалось уже в августе и его количество возрастало до последней серии наблюдений в октябре, когда биомасса достигла максимума (средняя — 16 г/м^2). В Черемшанском заливе, кроме мотыля *Tendipes plumosus*, в массе развились *T. tentans*, а также *Glyptotendipes*, а местами и *Endochironomus* и общая биомасса была значительно выше, чем на Березовском створе: в начале августа в среднем 28.5 г/м^2 , в октябре 26.2 г/м^2 . В этом заливе были зарегистрированы случаи максимальной для обоих водохранилищ численности мотыля (12525 экз./м^2) и биомассы (до 85.56 г/м^2) тендипедид.

Примесь других форм, кроме тендипедид, была незначительна: это были главным образом ослики, пиявки и в небольшом количестве планорбинды и олигохеты. В отличие от Горьковского водохранилища осликов было сравнительно много и, кроме того, единичными экземплярами, преимущественно у побережья, встречались некоторые каспийские амфиподы (виды *Dikerogammarus haemobaphes*, *Pontogammarus sarsi*), жившие до затопления в русле и рассеянные теперь по водохранилищу.

В районе Березовского створа, т. е. в самой нижней части водохранилища, проточность к июлю уже почти полностью прекратилась (незначительные скорости сохранялись в средних слоях воды в районе русла) и все дно подверглось довольно сильному заилению. Бывшее песчаное русло Волги покрылось слоем серого ила. По данным В.П. Курдина, в грунтах русла на Березовском створе до затопления преобладали фракции $0.5\text{--}0.2 \text{ мм}$ и потеря при прокаливании, определяющая количество органических веществ, составляла менее 1% ($0.2\text{--}0.5\%$), а к лету 1956 г. преобладание перешло к частицам $0.05\text{--}0.01 \text{ мм}$ и потеря при прокаливании составляла, как и на затопленной суше, около 10% ($9.1\text{--}11.8\%$). В Черемшанском заливе проточность тоже отсутствовала, но заиления почти не было, что и дало возможность мощного развития, кроме мотылей, и лито- или фитофильных тендипедид.

В верхней части существовавшего в 1956 г. водохранилища, в районе Ундор (выше Ульяновска), заиления летом еще почти не было и сохранялась некоторая проточность. Фауна здесь была чрезвычайно пестрой и смешанной, очевидно, главным образом снесенной потоками с вышележащих частей реки и с поймы: фитофильные легочные моллюски, ручейники, ослики, пиявки, почвенные олигохеты. Только осенью (в октябре) появляются тендипедиды, но не столько мотыль, как *Endochironomus* и другие формы.

Пойменные водоемы были так же быстро и густо заселены мотылем, как и затопленная суша. Но в них продолжала, конечно, существовать обитавшая и ранее донная фауна (фитофильная была вымыта и рассеяна) — тубифициды, сферииды и вивипары, и этим они отличались от окружающих пространств суши. В течение первого года распространение этой «гомотопной» водной фауны по бывшей суше было еще очень незначительным. Это были главным образом пиявки и ослики и то лишь на некоторых станциях. Из малоподвижной инфауны на суше были находимы лишь в небольших количествах тубифициды в августе и октябре.

Уже в первый год на залитой суше кое-где появляется дрейссена, личинки которой, естественно, были занесены потоками воды далеко

за пределы бывших водоемов. Дрейссена была обнаружена лишь в конце августа и в октябре на отдельных станциях Березовского и Ундоровского разрезов в виде молодых особей (сеголетков). Средняя биомасса ее составляла всего 0.33 г/м^2 . Других крупных моллюсков на затопленной суше в первый год не было найдено. Все данные о крупных моллюсках в Куйбышевском водохранилище, включая дрейссену, приведены на табл. 14.

В Черемшанском заливе на затопленной суше дрейссена в первый год (в дночерпательных пробах) не была обнаружена и вообще гомотипная водная фауна до октября почти совершенно отсутствовала, что связано, очевидно, с незначительностью исходных водоемов, в которых она обитала до затопления: здесь протекала небольшая речка Черемшан со слабо развитой поймой. На обширных пространствах залива долгое время фауна состояла из одних тендипедид.

Русла в 1956 г., так же как и суша, в течение лета заселились мотылем в большом количестве. На русле Волги на Березовском створе другие формы были очень малочисленны, на русле р. Черемшана, которое и раньше было более или менее заилено, было довольно много сфериид и тубифицид. Мотыль образовал на русле Волги в августе чрезвычайно мощные скопления с биомассой более 40 г/м^2 .

В районе Ундор, где сохранялась проточность, бентос на русле оставался бедным, так как мотыль в больших количествах не развивался; до июня сохранялись даже некоторые реофильные формы.

В вышележащих частях Куйбышевского водохранилища, не затопленных в 1956 г., Волга сохраняла прежний характер реки с ясно выраженным течением, песчаными грунтами и реофильными биоценозами с каспийскими гаммаридами и реофильными личинками.

Донная фауна Куйбышевского водохранилища в первый год своего существования была значительно подробнее описана Г. В. Аристовской (1958б) в статье, вышедшей несколько позднее моей. По Аристовской, бентос верхних плёсов водохранилища, в которых пойма не была залита и произошло только некоторое уменьшение скоростей и увеличение заиленности русла, отличался от бентоса незарегулированной Волги в этом участке только большим распространением «пелореофильных» биоценозов с невским лимнодрилом. В Центральном плёсе эти биоценозы уже преобладали, в Приплотинном плёсе, который Аристовская считает начинающимся от Черемшанского залива, реофильные гаммариды и другие формы исчезали совсем и среди тендипедид начинал господствовать мотыль. Затопленная пойма в Приплотинном плёсе, по Аристовской, была заселена почти исключительно тендипедидами, в основном мотылем, со средней биомассой 9.5 (в августе)— 20 (в октябре) г/м^2 . Такая же, но еще более богатая (в разных участках от 8.7 до 68.6 г/м^2) фауна заселила Черемшанский залив. Как видно, здесь данные Аристовской вполне сходятся с нашими. Средняя часть Центрального плёса, от Майны до Ульяновска, по Аристовской, была заселена довольно богатой (9.4 — 16 г/м^2) фауной чрезвычайно смешанного состава — фитофильные тендипедицы и моллюски, ручейники, гаммариды, дрейссена. Это также вполне соответствует описанной выше фауне Ундоровского разреза. Нижняя часть Центрального плёса (Ульяновск—Черемшан), нами не обследованная, по Аристовской, заселена беднее, чем средняя и Приплотинный плёс; я думаю, что это объясняется главным образом большой глубиной, от которой погибала фитофильная фауна, при сохранившейся еще проточности, препятствовавшей развитию мотыля.

На пойме верхней части Центрального плёса, также не обследованной нами, среди залитых тонким слоем воды (1—1.5 м) лугов Аристовская обнаружила разнообразную фауну, состоящую из легочных и других моллюсков, и прибрежно-зарослевых тендипедид. Образовался богатый (биомасса в среднем 32.5—45.6 г/м²) фитофильный биоценоз, связанный с продолжавшей еще вегетировать луговой растительностью, подобный тому, который возникает при затоплении пойменных лугов для сооружения рыбхозов. Этот биоценоз, конечно, представляет собою временное образование, которое возникает везде при мелководном затоплении лугов и исчезает после распада растительности или при повышении глубины затопления.

Второй год — 1957-й

Для выяснения условий перезимовывания фауны в конце зимы в последних числах марта 1957 г. были произведены сборы бентоса на Березовском створе. На затопленной суше была найдена фауна такого же, как и осенью, состава с преобладанием мотыля; средняя биомасса ее составляла 9.54 г/м². На русле Волги, кроме большого количества мотыля, дночерпатель принес очень много невского лимнодрила — давшего биомассу 10.8 г/м², вследствие чего и общая биомасса оказалась очень высокой — 30.25 г/м². Этот лимнодрил оказался и в притеррасной речке. Очевидно, условия зимовки были вполне благоприятными, если такие не выносящие заморов виды, как невский лимнодрил, встречались в массах, а на затопленной суше были различные виды тендипедид. Это подтверждается имеющимися сведениями по кислородному режиму. На Березовском створе в начале февраля (4—12 II 1957) содержание кислорода в придонных слоях на затопленной суше составляло 7.7—8.7 мг/л, что соответствует 52—60% насыщения, на русле и притеррасной речке немногим меньше — 7.2 мг/л (49% насыщения). К концу марта — началу апреля содержание кислорода здесь понизилось и составляло у дна на русле и бывшей суше 4.3—5.0 мг/л (29—34% насыщения). В районе Ульяновска кислорода было еще меньше — 2.9—3.2 мг/л (19—22% насыщения). Но все эти цифры для донной фауны, обитающей на заиленном грунте, сравнительно высоки и свидетельствуют о том, что даже в самом конце зимы условия были еще очень далеки от заморных.

Зимние данные по биомассе бентоса для кривой динамики биомассы я не использовал, так как зимой было очень трудно соблюсти точность сохранения местоположения станций и они, вероятно, не совпадают с летними станциями 1956 и 1957 гг. еще больше, чем эти последние между собой.

Весной 1957 г. водохранилище было заполнено до проектной отметки и все закрепленные нами створы были также затоплены.

Нижняя половина водохранилища в своих более глубоких частях, глубже 8 м, переживала второй год, а в более мелководных частях — первый год своего существования. Гидрологический режим водохранилища весной имел совершенно иной характер, чем летом и осенью (Буторин, 1959).

В период первой серии сборов, между 11 и 18 мая, когда еще не закончилось наполнение водохранилища, оно представляло собою почти на всей акватории проточный водоем. В русловых участках Свияжского и Алексеевского створов наблюдались значительные и даже просто высокие скорости течения на поверхности: 0.44—1.08 м/сек. На Ундоровском и Бе-

резовском разрезах на русле скорости были ниже, но тоже не очень малы: у поверхности 0.30—0.38 м/сек., у дна до 0.15—0.23 м/сек.

Ясно заметная проточность наблюдалась в это время и за пределами русел, на затопленной долине. На Березовском створе скорости у поверхности на бывшей суше составляли 0.13—0.26 м/сек., у дна же были незначительны, но доступны для измерения вертушкой — 0.05—0.06 м/сек. На бывшей суше Уноровского разреза они были выше — на поверхности 0.22—0.33 м/сек., у дна 0.04—0.23 м/сек. На малых глубинах скорости вообще были ниже, но наблюдались почти везде даже в придонных слоях (0.04—0.08 м/сек.).

Только Черемшанский залив уже в это время не имел проточности. Во время его обследования 12—13 мая скорости течения уже не улавливались. Это был уже тогда стоячий водоем, отличавшийся, между прочим, необычно резкой термической стратификацией. В то время как на Березовском створе различие придонной и поверхностной температуры обычно не превышало 1—2° (как максимум, было найдено 3.1°), в Черемшанском заливе оно везде было более 10° и местами доходило до 14.5°. Придонная вода была еще очень холодной (3.3—7.7°), а поверхностные слои нагрелись до 17.5—20.4°.

Особенности Черемшанского залива объяснялись, конечно, тем, что он был заполнен в основном волжскими водами, которые в мае уже не участвовали в продолжавшемся еще движении потока по продольной оси водохранилища.

При второй серии сборов, между 9 и 17 июля, картина сильно изменилась. Повсеместно наблюдалось резкое падение скоростей течения. Значительные скорости, доходившие до 0.26—0.38 м/сек. у поверхности и 0.04—0.26 м/сек. у дна, наблюдались только в более узких частях водоема выше устья Камы, а также в сужениях нижней половины — у Тетюшей и у Ульяновска. В других местах скорости течения у поверхности нигде не превосходили 0.13 м/сек., обычно были ниже или совершенно отсутствовали.

Во второй половине августа течение на всем протяжении водохранилища ниже устья Камы в придонных слоях не было обнаружено, и только в некоторых местах на русле у поверхности были обнаружены небольшие скорости, не превосходившие 0.1—0.15 м/сек. Выше устья Камы скорости наблюдались чаще.

В некоторых местах, на русле Волги, они достигали у поверхности 0.25—0.29 м/сек., а в придонных слоях 0.06—0.12 м/сек.

Однако на затопленной долине в это время и здесь скорости, как правило, уже отсутствовали.

Таким образом, в 1957 г. большая часть Куйбышевского водохранилища после его окончательного заполнения превратилась в стоячий водоем. Однако в его верхней половине на руслах часто сохранялась небольшая проточность, наблюдавшаяся также в сужениях нижней половины. Но там, где в первый год была хвостовая часть водохранилища с хорошо заметной проточностью, установился почти озерный режим. Признаки стоячего водоема усилились и в нижней половине водоема в связи с увеличением глубины на 8 м.

В районе Уноровского разреза на русле и затопленной суше распространилось заиление. По данным В. П. Курдина, здесь, как на Березовском створе в 1956 г., в грунтах стали преобладать мелкие фракции (0.1—0.01 мм), а потеря при прокаливании была даже больше (10.7—15.4%). На Березовском створе в 1957 г. она возросла еще больше и на

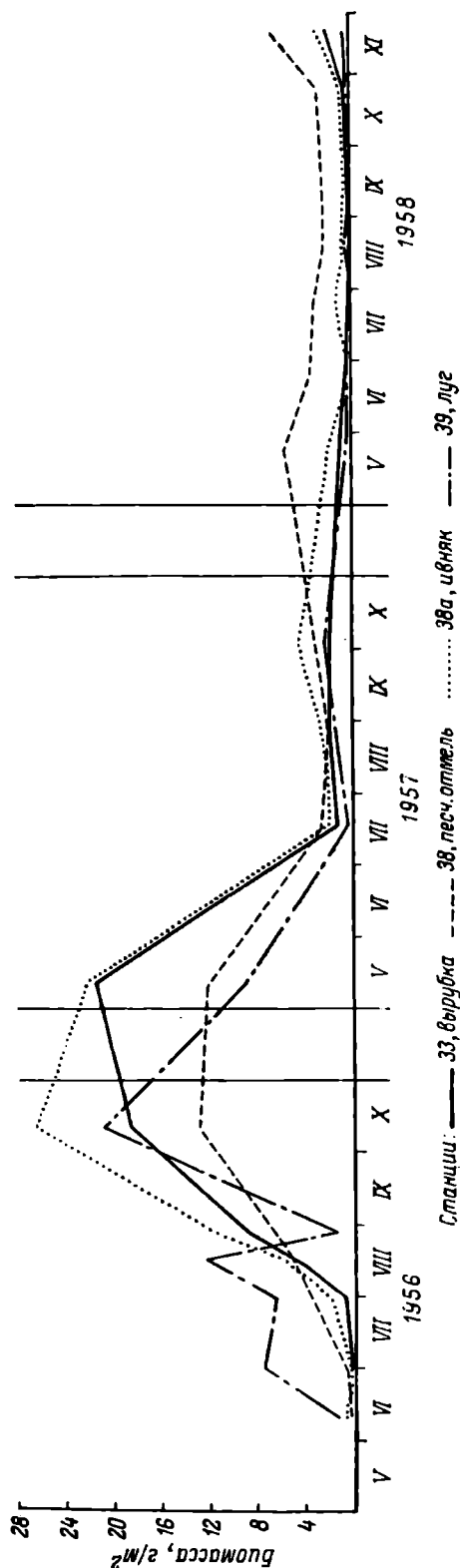


Рис. 20. Динамика биомассы бентоса по станциям на затопленной суше на Березовском створе.

бывшей суше достигла 12.2—28.4‰. Таким образом, если судить по количеству органических веществ, отложение органогенного сапропеля было более интенсивным, чем в озерной части Горьковского водохранилища.

В верхней половине водохранилища тоже началось заиление. На Свияжском и Волго-Камском разрезах в грунтах затопленной суши потеря при прокаливании в мае и июле составляла 5.4—11.5%. Но русла Волги и Камы на значительном протяжении (хотя и не везде) сохраняли песчаные грунты с преобладанием крупных фракций и низким содержанием органических веществ (0.2—0.8%).

Нижняя половина водохранилища

Затопленная суша. На второй год, в 1957 г., на затопленной суше происходили явления, очень напоминавшие те, что наблюдались на второй год и в Горьковском водохранилище.

Повсеместно — на Березовском и Ундоровском разрезах и в Черемшанском заливе — произошло сильное падение биомассы бентоса и прежде всего за счет уменьшения количества мотыля. При этом и ход кривой изменения биомассы был в общих чертах таким же, как в Горьковском водохранилище: сильное падение от весны к лету, минимум в июле или июле-августе и подъем к осени, но до значительно более низкого уровня, чем весенний и прошлогодний (рис. 20, 21, 22 и табл. 8).

На Березовском створе падение биомассы произошло глав-

ным образом между маем (11 V) и июлем (17 VII) (в июне сборов не было) и было очень сильным — от 11.76 до 1.84 г/м², т. е. биомасса упала почти в семь раз (рис. 20). За это время, несомненно, прошел массовый вылет богатой популяции мотыля предыдущего года. На многих станциях (ст. 33, 39, 39а) количество мотыля снизилось в десятки раз, а на некоторых (ст. 38а) мотыль временно совсем исчез из фауны (т. е. из пробы дночерпателя). В августе мотыль новых поколений появился вновь; в октябре его количество возросло, но осталось все же невысоким: в среднем 2.75 г/м². Других тендипедид, кроме мотыля, в 1957 г. было мало, меньше, чем в первый год; большее значение в биомассе имели пиявки и ослики, особенно среди бывших ивовых зарослей, и появляющиеся особенно в районах, близких к руслу, тубифициды.

В среднем за год биомасса бентоса на суше Березовского створа составляла 4.7 г/м², т. е. упала вдвое по сравнению с первым годом, когда (во вторую его половину) она была около 8.5 г/м².

Важное отличие затопленной суши Березовского створа, как и многих других районов Куйбышевского водохранилища, — довольно значительное развитие дрейссены, которая, как уже указывалось, в Горьковском водохранилище все время была в числе второстепенных элементов населения. Появившись уже в первый год, дрейссена на второй год становится уже почти повсеместно встречающимся видом, средняя биомасса которого в течение лета возрастает, достигая, по данным дночерпателя, к октябрю 39.8 г/м². При всей условности количественных данных по дрейссене, которая, как известно, поселяется сrostками и гроздьями на древесных остатках и других твердых субстратах, нельзя отрицать, что ее биомасса возрастает, и это могло и должно было идти в силу роста особей (этот моллюск имеет многолетнюю продолжительность жизни), осевших на дно в первый год, даже без пополнения популяции. Другие же крупные моллюски на затопленной суше не встречались, кроме одного экземпляра молодой беззубки, и почти вся биомасса их, составлявшая, по дночерпательным данным, в среднем за год 9.95 г/м², создавалась за счет дрейссены.

Кроме Березовского створа, наблюдения проводились также в Усинском заливе, образовавшемся на месте р. Усы и ее долины.

В первый год (1956) здесь наблюдалось такое же бурное развитие мотыля, как и на Березовском створе. На всех станциях, лежавших на затопленной суше, фауна в июле, августе и октябре состояла исключительно из тендипедид, среди которых преобладал мотыль; особенностью было лишь присутствие в некоторых местах дождевых червей (может быть, в связи с близостью берегов). На русле Усы было также много мотыля, но, кроме того, еще и тубифицид. Средняя биомасса составляла 1 июля 5.0 г/м², в начале августа 8.8 г/м², в октябре даже 31.0 г/м². В мае второго (1957) года мощная популяция мотыля (на затопленной суше 31.4 г/м²) еще оставалась; после его вылета, в июле—августе биомасса чрезвычайно резко упала (до 0.4—0.94 г/м²), а к осени несколько возросла, но осталась низкой (до 2.58 г/м²).

Как видно, в Усинском заливе в процессе развития бентоса повторялись те же явления, что и на Березовском створе, но в еще более резкой форме (более бурная вспышка мотылей в первый и более сильное обеднение во второй год).

На Ундровском разрезе уже в мае биомасса бентоса оказалась сильно пониженной — в среднем 10.2 г вместо 32.5 г/м² в октябре предшествовавшего года, причем количество мотыля и других тендипедид состав-

ляло в среднем всего 0.69 г/м^2 (рис. 21). Возможно, что последнее объясняется не вылетом, а несовпадением станций, так как в этом районе их положение определялось очень приблизительно. Как и в первый год, бентос весной состоял из пестрой смеси различных элементов, среди которых было особенно много осликов (численность которых доходила до 1060 экз., а биомасса в среднем была 5.04 г/м^2), а также пиявок (биомасса 1.75 г/м^2) и легочных брюхоногих (биомасса 1.97 г/м^2).

К середине июля большая часть этой фауны исчезает, от мотыля остаются лишь единицы и биомасса падает до очень низкой величины: от 0.21 до 1.77 г/м^2 . В августе мотыля уже больше, а в октябре еще больше, но все же общая биомасса невелика (в среднем 3.63 г/м^2), причем осликов нет совершенно, а пиявки и тубифициды очень немногочисленны. Зато, как и на Березовском створе, развивается дрейссена, к осени появляющаяся на всех станциях и дающая среднюю биомассу 33.2 г/м^2 .

В Черемшанском заливе в мае биомасса была еще выше, чем в октябре 1956 г., в среднем 31.97 г/м^2 , по станциям от 9.42 до 52.29 г/м^2 . Как и в предыдущем году, среди мотылей было много *Tendipes tentans* и наблюдалось массовое развитие *Glyptotendipes* и *Endochironomus*. Кроме того, в больших количествах встречались пиявки, местами ослики и появились ранее почти отсутствовавшие легочные моллюски — фитофильные формы. К июлю количество мотылей сильно упало, но пиявок и легочных моллюсков оставалось много, причем попадалась и гаммариды *Rivulogammarus lacustris*. Вся эта подвижная и фитофильная фауна, конечно, представляла собою всплывшую и разнесенную потоками при новом повышении уровня фауну пойменных водоемов долины Черемшана. К августу она уже встречалась в виде единичных особей, и количество мотыля снизилось еще больше. В октябре мотыля, как и везде, стало больше, но фитофильная фауна исчезла совсем (рис. 22).

Интересно, что, несмотря на очень незначительное заиливание грунтов в Черемшанском заливе, т. е. наличие плотных субстратов, дрейссена здесь как в первый, так и во второй год почти не встречалась. Совершенно не встречались и каспийские ракообразные. Это можно объяснить тем, что эти формы до затопления в р. Черемшан не встречались, как в большинстве малых степных рек; поступление же волжских вод, которые могли бы принести личинок дрейссены, происходило и в 1956, и в 1957 г. весной, еще до появления личинок в планктоне; в дальнейшем же залив превращался в почти стоячий водоем со слабым течением в сторону Волги.

Образовавшиеся в 1957 г. новые мелководные районы по ст. 57 и 58, на глубине 2—5 м, быстро заселились фауной с резким преобладанием мотыля и большим количеством *Glyptotendipes* и *Endochironomus*, как и районы, залитые в 1956 г. Биомасса бентоса в первых была заметно выше, чем во вторых, и составляла в июле—октябре 21.9 — 29.1 г/м^2 .

Средняя биомасса в 1957 г. в Черемшанском заливе составляла 18.7 г/м^2 ; если исключить районы, затопленные в этом году впервые, то 16.96 г/м^2 , т. е. почти вдвое ниже, чем в 1956 г.

Бывшие пойменные водоемы. Пойменные водоемы в нижней половине водохранилища представлены только бывшей притеррасной речкой на Березовском створе. В этом водоеме динамика бентоса была в общем такой же, как и на затопленной суше этого створа: сильное падение биомассы летом и незначительное повышение осенью (рис. 23). В августе биомасса оказалась особенно низкой (1.51 г/м^2), так как в сборах почти не оказалось не только мотыля, но и тубифицид. Это наводит на мысль о заморных явлениях, возможных на издвинутом и заиленном ложе поймен-

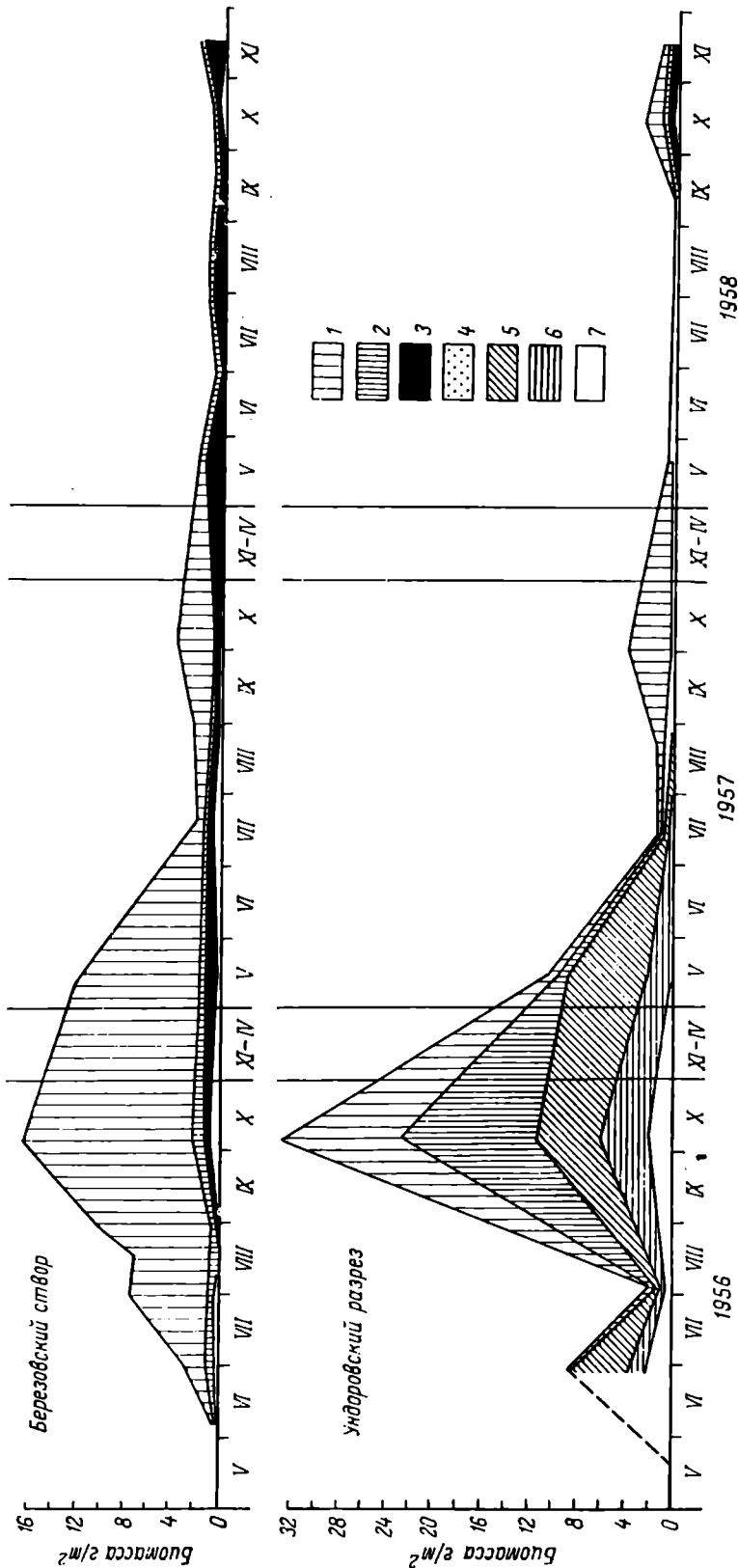


Рис. 21. Динамика средней биомассы бентоса на затопленной суше двух разрезов в нижней половине Куйбышевского водохранилища.
 1 — мотыль; 2 — другие тендипедиды; 3 — сфериды; 4 — губифидиды; 5 — подвижные гомоподы; 6 — фигофилы; 7 — остальное.

ближается к составу фауны на русле на Березовском створе, но мотыля здесь значительно больше (10.3 г/м^2), как и тубифицид, представленных почти одним невским лимнодрилом (6.8 г/м^2).

В других участках русла Волги характер фауны также зависел от проточности. В районе Шиловки, на ст. 56, где было довольно значительное заиливание, к осени также произошло массовое развитие мотыля (до биомассы 11.45 г/м^2), а также дрейссены. Против входа в Черемшанский залив, на ст. 26, оставался слабо заиленный песок и мотыля и лимнодрила было немного. Более ясно выражены были черты реофильной фауны в суженных частях водохранилища у Ульяновска и Тетюшей (ст. 55 и 20). Здесь на больших глубинах (20—27 м) сохранились пески и галька, но в непосредственной близости от них располагались и пятна заиленных песков. Так как положение станций здесь не было строго зафиксировано, в одной серии сборов в фауне преобладали реофильные формы — гаммариды (*Dikerogammarus*), дрейссена и ручейники *Neugedclipsis*, а в другой серии — тубифициды, особенно невский лимнодрил. Однако мотыль здесь все же отсутствовал.

На русле р. Черемшан биомасса была очень высока весной — 41.6 г/м^2 , значительно выше, чем предыдущей осенью; летом и осенью она сильно снизилась за счет убыли мотыля и исчезновения глиптотендипеса, но зато значительно возросло количество невского лимнодрила. Возможно, что в этой небольшой речке до затопления возникал временами тяжелый кислородный режим, ограничивавший развитие этого лимнодрила, который усиленно начал размножаться с его улучшением.

Таким образом, развитие бентоса на русле в 1957 г. зависело от режима русла, и в тех русловых участках, в которых только в этом году прекратилась проточность, происходили явления, характерные для первого года, т. е. усиленное развитие лимнофильной фауны; в других, наоборот, наблюдалась убыль обильных поселений первого года. Общей чертой было лишь повсеместное увеличение количества тубифицид. Обеднение бентоса в тех районах водохранилища, в которых проточность прекратилась еще в первый год, как и в Горьковском водохранилище, не находит объяснения ни в режиме скоростей, ни в газовом режиме. Временное усиление проточности весной прекратилось в нижней половине водохранилища не позднее, а даже несколько раньше, чем в 1956 г. (уровень в 1956 г. еще медленно повышался до конца июня, а в 1957 г. уже остановился к 8 VI). Уже в середине мая 1957 г. на бывшей суше на Березовском створе скорости были крайне малы (0.04 — 0.08 м/сек. у дна).

Кислородный же режим был вполне благоприятным во всех районах, в которых он был исследован, во время всех серий сборов с мая до октября. Даже в конце июля, в период максимальных температур воды и установившейся непроточности, содержание кислорода у дна на Березовском створе было от 5.23 до 7.95 мг/л. , на Ундоровском 7.39 — 7.52 мг/л. , на Алексеевском и Свияжском еще выше. В последующие рейсы содержание кислорода повышалось вплоть до октябрьского, когда достигло везде 9 — 12 мг/л. Даже в наиболее непроточном и обладавшем ясной стратификацией Черемшанском заливе содержание кислорода было достаточно высоким и не опускалось ниже 4.49 мг/л. Исключение составляло русло реки Черемшан, в котором, в районе выхода из залива, при глубине 20 м было обнаружено полное отсутствие O_2 и наличие H_2S в придонных слоях. Однако в других участках русла, в частности у места сбора бентоса, кислорода было достаточно.

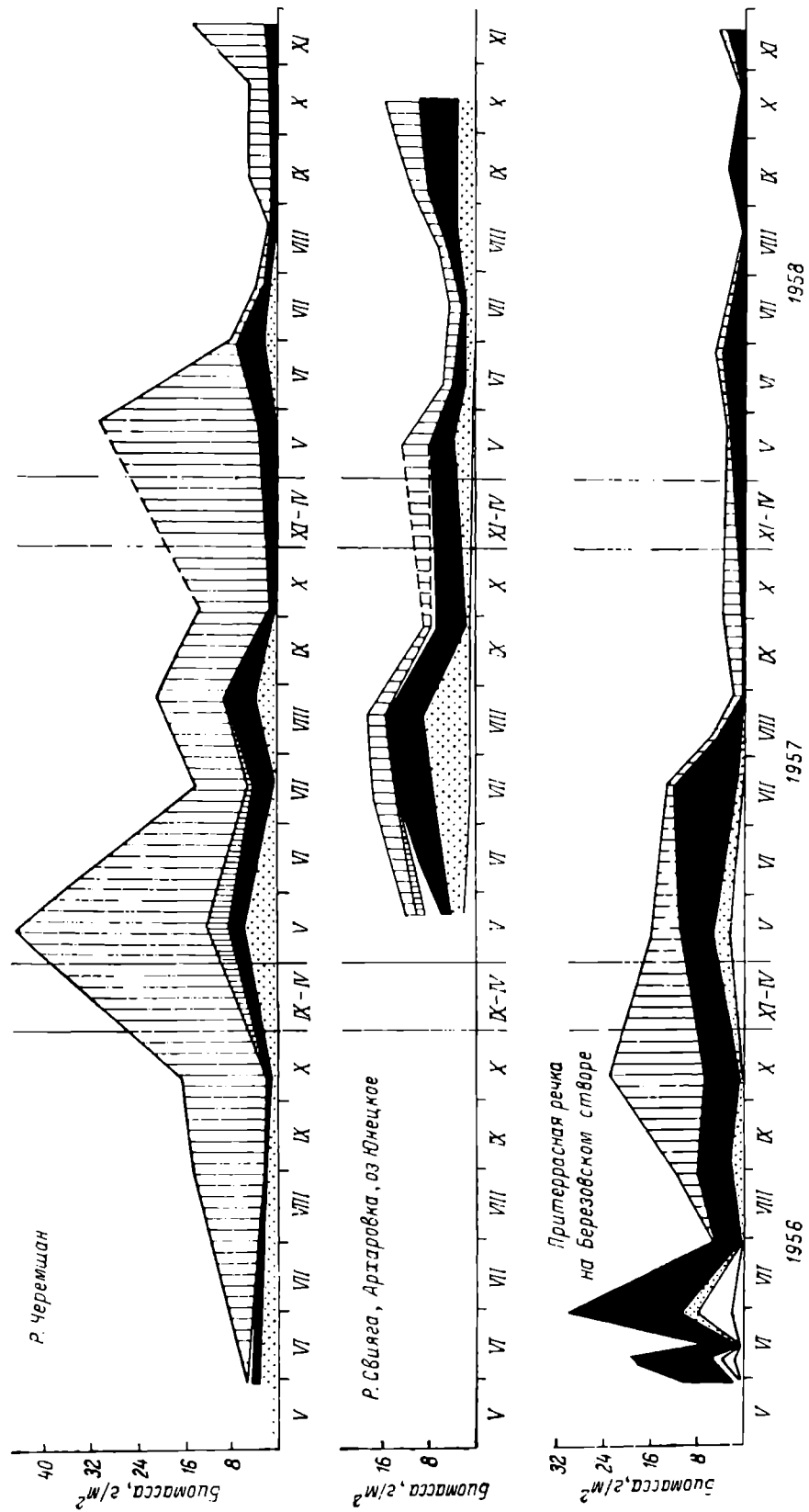


Рис. 23. Динамика средней биомассы бентоса на б. пойменных водоемах в Куйбышевском водохранилище и в р. Черемшан. Обозначения те же, что и на рис. 21.

Причины обеднения бентоса, видимо, следует искать, как и в Горьковском водохранилище, в ухудшении условий питания донных беспозвоночных и прежде всего мотылей.

Исчезновение фитофильной фауны естественно объясняется отсутствием растений, необходимых для нее и как субстрат, и как пища. *Asellus* мог оказаться в условиях недостатка пищи в связи с перегниванием опавшей листвы, которой он питается (Леванидов, 1949). У детритофагов — мотыля и других тендипедид — можно предполагать ухудшение условий питания от уменьшения количества питательного детрита, поступавшего от наземной растительности. Правда, этот фактор должен был иметь меньшее значение, чем в Горьковском водохранилище, так как в Куйбышевском в 1957 г. были затоплены новые большие площади суши. Возможно, впрочем, что влияние дополнительного затопления почти не распространялось на районы, затопленные в 1956 г. Но доказательств меньшего количества или меньшей питательности детрита в 1957 г. мы не имеем.

Микробиологические данные в этом случае не объясняют ничего, так как количество бактерий в воде, по М. А. Салманову (1958), в 1957 и 1956 гг. было почти тождественным (и даже изменялось в течение года почти одинаково), количество же бактерий в грунте в 1956 г. не установлено, а в 1957 г. оказалось чрезвычайно высоким — от 17 до 27 млрд/г (Салманов, 1959). Это почти втрое больше того, что наблюдалось в том же году в Горьковском водохранилище, между тем как биомасса бентоса и мотылей в последнем в среднем была уже несколько выше, чем в Куйбышевском.

Очевидно, материалы по количеству бактерий здесь, как и во многих других случаях, не помогают оценить условия питания беспозвоночных.

Верхняя половина водохранилища

В верхней части водохранилища, впервые затопленной в 1957 г., в этом году происходило первичное заселение фауной, т. е. это были явления первого года. Однако здесь весь этот процесс должен был происходить иначе и значительно скорее, чем в нижней части, так как затопление происходило весной. Подъем уровня начался еще в половине апреля и к июню уровень достиг проектного горизонта. За это время должна была пройти первая стадия развития бентоса, т. е. выход из земли почвенной фауны, распад фитофильных и реофильных биоценозов и разнос их элементов по новому водоему. Но в июне становится возможным вселение мотылей, т. е. переход к следующей стадии. Вследствие этого виды и группы, характерные для первой стадии, совмещаются и обитают вместе с характерными для второй стадии. Это придает более сложный и своеобразный, смешанный состав фауне в первые месяцы после затопления.

Затопленная суша. На всех трех верхних створах водохранилища затопленная суша в 1957 г. заселялась сходным образом. При первой серии сборов, проходившей в начале второй половины мая (между 16 и 20 V), фауна была еще бедна и состояла главным образом из смеси различных фитофильных форм из пойменных водоемов, особенно легочных моллюсков, с почвенными олигохетами (дождевыми червями и энхитреидами), с примесью различных тендипедид. К июлю во всех случаях количество тендипедид и особенно мотыля возрастает, но увеличивается также и количество дождевых червей (рис. 26, табл. 9, 10). К августу дождевые черви почти везде исчезают, вымирая от многомесяч-

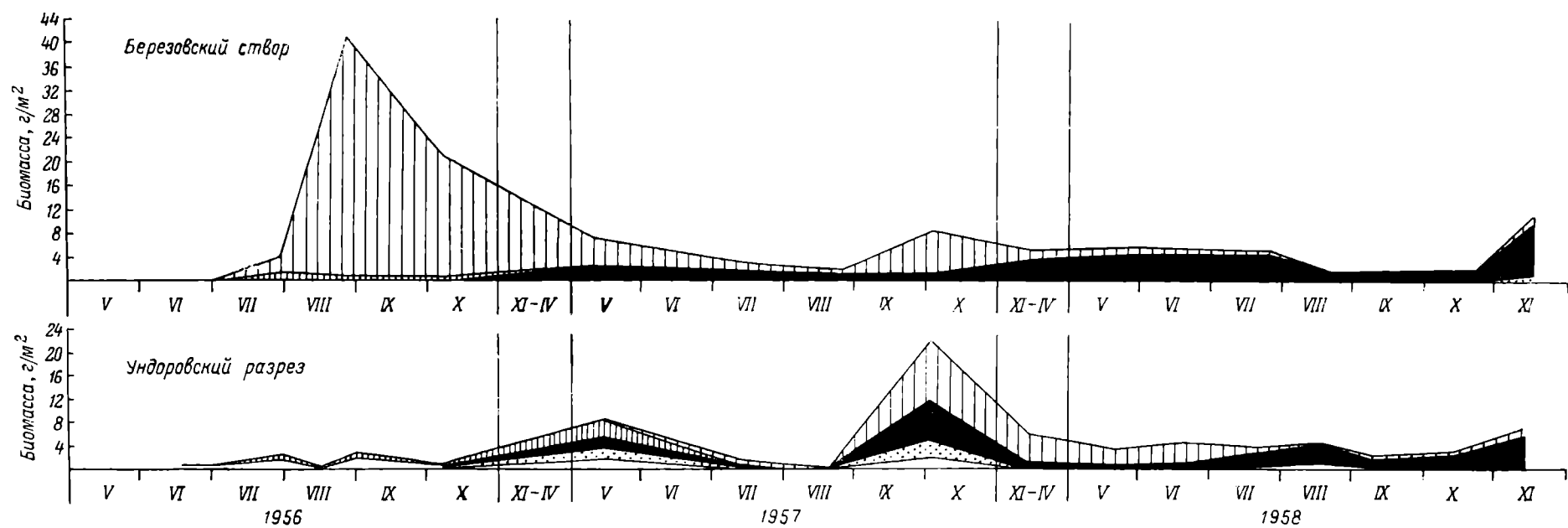


Рис. 24. Динамика средней биомассы бентоса на б. руслах нижней половины Куйбышевского водохранилища.
Обозначения как на рис. 21.

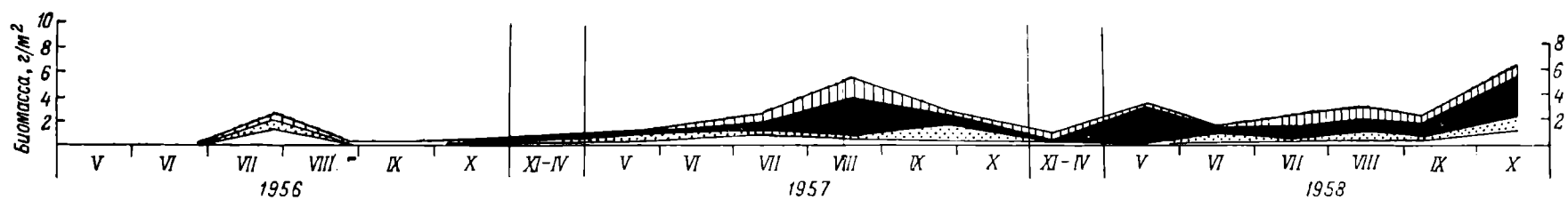


Рис. 25. Динамика средней биомассы бентоса на б. руслах верхней половины Куйбышевского водохранилища.
Обозначения те же, что и на рис. 21.

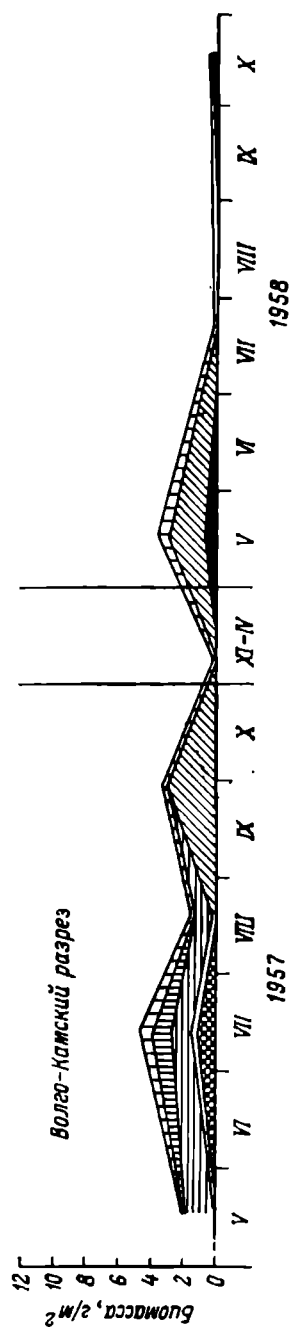
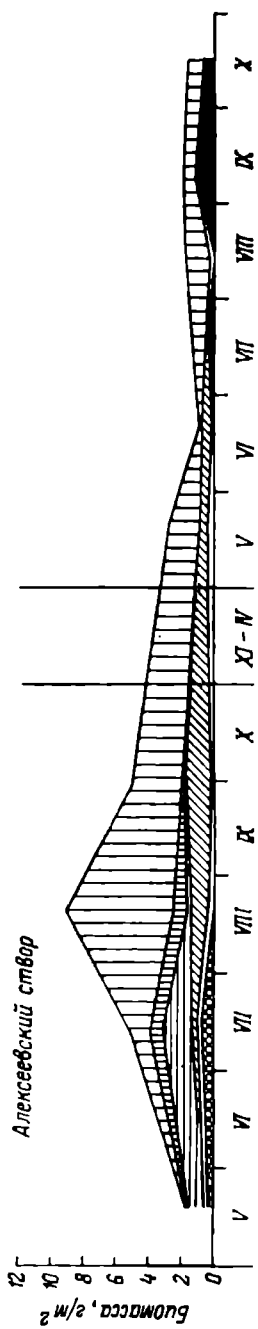
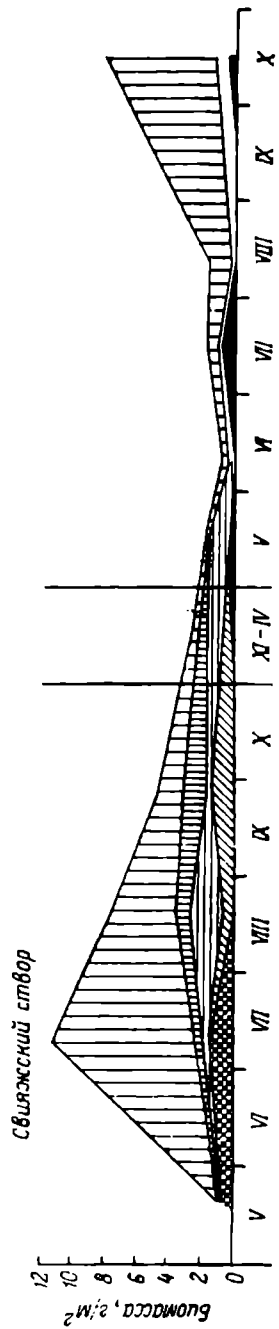


Рис. 26. Динамика средней биомассы бентоса на затопленной суше верхней половины Куйбышевского водохранилища. Обозначения те же, что и на рис. 24.

Таблица 10

Средняя биомасса бентоса (в г/м²) на Свяжском створе в Куйбышевском водохранилище

Группы	1957 год					1958 год					
	19 мая	9 июля	17—18 августа	26 сентября	10 ноября	16 мая	11 июня	16 июля	11 августа	6 сентября	15—16 октября
З а т о п л е н н а я с у ш а (станции 9а, 12а, 12б)											
Tendipes	—	8.717	4.216	1.350	Сборов не было	} 0.003	0.690	0.672	1.472	7.040	6.625
Другие Tendipedidae	—	0.530	0.907	1.780							
Hirudinei	—	—	0.400	1.200		—	—	—	—	0.720	—
Tubificidae	0.650	0.013	0.180	—	} 0.337	0.045	0.670	0.010	1.200	0.062	—
Другие Oligochaeta	0.280	1.640	—	—							
Sphaeriidae	—	—	0.053	—		—	—	—	—	5.060	—
Общая биомасса	0.930	10.907	7.787	4.500		1.533	0.735	1.762	1.575	14.080	8.082

Загопленная суша (станции 9а, 12а, 12б)

Русло Волги (ст. 9)

Tendipes	—	0.570	0.955	1.150	0.430	0.100	0.018	3.985	1.050	1.835	0.850
Другие Tendipedidae	0.020	0.260	0.577	1.540	0.110	—	—	—	—	—	—
Hirudinei	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Tubificidae	—	0.560	3.425	—	0.180	0.220	0.540	2.375	1.035	0.700	1.420
Другие Oligochaeta	—	0.009	—	—	—	—	0.050	—	1.295	—	1.390
Sphaeriidae	—	—	0.040	—	—	—	—	—	—	—	—
Общая биомасса	0.340	1.399	5.021	2.720	0.733	0.320	0.608	6.360	5.230	2.555	3.660

ного затопления, но фитофильных форм остается еще довольно много; к этому времени почти повсеместно распространяются также и бродячие элементы — ослики и пиявки. Количество мотылей и других тендипедид в одних районах продолжает повышаться, в других уже падает. К концу сентября оно падает уже на всех створах и на всех станциях. В это время в фауне наиболее многочисленная бродячая группа — ослики и пиявки; фитофилы идут на убыль и во многих случаях уже совсем исчезают. Общая биомасса в большинстве случаев понижается. Где-где осенью отмечено появление дрейссены, пока в небольших количествах.

На отдельных створах, при сохранении этой схемы, наблюдаются некоторые особенности (рис. 26). Свияжский створ, наиболее высоко расположенный по Волге, отличался от двух разрезов на Каме — Алексеевского и Волго-Камского — главным образом большим количеством мотыля, биомасса которого в июле доходила местами до 18.09 г/м^2 , а в среднем составляла 8.7 г/м^2 . К осени мотыли резко убыли, но появилось довольно много *Glyptotendipes* и *Endochironomus*.

На Алексеевском створе фауна была наиболее разнообразна, но мотылей было меньше, чем на Свияжском, и они дали максимум (в среднем 6.61 г/м^2) только в августе. Среди фитофильной группы встречались значительные скопления легочных брюхоногих (прудовики, катушки, физы) и гаммариды, но не каспийские, а относящиеся к пресноводному виду *Rivulogammarus lacustris*. К осени в больших количествах распространились ослики и пиявки. В общем биомасса была ниже, чем на Свияжском створе — средняя за год 5.1 г/м^2 .

На Волго-Камском разрезе (в наиболее широкой части Камского плёса, недалеко от соединения его с основным) наблюдалось особенно повсеместное распространение дождевых червей, к осени сменявшихся не менее повсеместным распространением пиявок и осликов. Последние местами достигали численности 1700 экз. и биомассы 5.14 г/м^2 . Мотыля, напротив, было чрезвычайно мало — его биомасса никогда не превосходила на отдельных станциях 1.5 г/м^2 ; в большем количестве размножились другие тендипедиды, особенно *Polypedilum* гр. *convictum*, отчасти *Endochironomus*.

На Волго-Камском, как и на Алексеевском створе, встречались и гаммариды *Rivulogammarus lacustris*, очевидно, происходившие из пойменных озер. В небольшом количестве осенью появилась дрейссена.

Все эти три района весеннего затопления отличались от районов осеннего затопления как в Куйбышевском, так и в Горьковском водохранилище не только иным составом, но и вместе с тем и более низкой биомассой бентоса. Это было связано с более слабым развитием мотыля — главного «продуцента биомассы» в новообразовавшихся водохранилищах. Объяснение этому факту, на мой взгляд, надо искать в гидрологическом режиме того периода, когда происходил первый массовый лёт комаров мотылей. Этот лёт, если судить по температуре воды, должен был происходить в конце мая, когда в водохранилище еще не совсем был достигнут проектный уровень и должна была сохраняться еще некоторая проточность, препятствовавшая массовому оседанию личинок мотыля. Но непонятно, почему меньше всего мотыля было на Волжско-Камском разрезе. Казалось бы, в вышележащих участках водохранилища проточность должна была прекратиться позднее.

Для всей верхней части водохранилища, т. е. Свияжского, Алексеевского и Волжско-Камского створов вместе, общая биомасса бентоса

в 1957 г. составляла в среднем 4,6 г/м², если же взять период с июля, когда стало возможным заселение дна тендипедами, то 5,7 г/м².

По затопленной суше нижней части водохранилища, по двум створам на Волге (Черемшанский залив сильно отличается по своим условиям от поймы Волги, поэтому его нельзя включать для этих расчетов), эта средняя в 1957 г. составляла за весь год 9,1 г/м². Однако майская биомасса образуется главным образом популяцией мотылей предшествовавшего года и поэтому для характеристики 1957 г. больше дает средняя биомасса за период с июля, составлявшая по нижней части водохранилища всего 2,16 г/м², т. е. почти втрое меньше, чем за тот же период в верхней его части.

Таким образом, и в данном случае в первый год жизни водохранилища бентос оказывается значительно богаче, чем во второй. Правда, в нижней части биомасса бентоса в первый год была значительно выше (средняя 14,5 г/м²), чем в верхней.

Бывшие пойменные водоемы. В этих водоемах бентос, естественно, с самого начала был хорошо развит. К пойменным водоемам можно отнести озеро Юнецкое на Свияжском створе и небольшую речку Архаровку на Алексеевском. Близкого характера фауна, лишенная реофильных элементов, обитала также в русле речки Свияги. Эти три водоема можно соединить вместе (табл. 11).

Их фауна в мае, как и в 1956 г., состояла из довольно

Таблица 11

Средняя биомасса бентоса (в г/м²) в реке Свияге и пойменных водоемах верхней поймы Куйбышевского водохранилища (станции 10, 12, 18, 19)

Группы	1957 год					1958 год					
	19 мая	9 июля	17-18 августа	28 сентября	10 ноября	16 мая	11 июня	16 июля	11 августа	6 сентября	15-16 октября
Tendipes	1.810	3.780	3.188	2.000	0.640	} 6.365	0.153	2.216	1.328	2.750	6.060
Другие Tendipodidae	1.622	0.167	0.179	0.139	0.420		—	—	—	—	—
Hirudineii	1.040	—	—	0.745	—	—	—	—	—	—	—
Asellus	1.800	—	—	0.260	—	—	—	—	—	—	—
Tubificidae	1.785	6.665	6.276	2.660	0.310	} 2.223	1.925	0.225	1.270	4.533	6.155
Другие Oligochaeta	—	—	0.020	0.325	—		1.925	0.225	1.270	4.533	6.155
Sphaeriidae	2.106	5.940	8.598	0.660	3.010	3.480	1.598	1.885	3.321	3.146	3.270
Общая биомасса	11.794	17.352	18.749	8.704	4.400	12.336	5.270	4.388	6.209	10.803	15.835

большого количества мотылей, сфериид и тубифицид, но к ним примешивались в значительном количестве пиявки, ослики и некоторые другие, частью фитофильные элементы, свойственные таким водоемам. К июлю эти элементы исчезают, очевидно, в связи с затоплением и разносом их по затопленной суше, на которой, как мы видели, они в это время появляются. Наблюдавшееся в других водоемах увеличение количества мотыля в июле и августе выражено здесь слабо. К осени мотыль остается примерно в таком же количестве (немного снижается). Кривая общей средней биомассы бентоса (рис. 23) дает сильное понижение вследствие резкой убыли в пробах количества сфериид. Последние, как и везде, были распределены крайне неравномерно; они локализовались главным образом в Архаровке, где образовывали скопления с биомассой до 22.58 г/м^2 , но в сентябре исчезли (точнее, не были найдены). Колебаниям в количестве тубифицид (несколько видов, невского лимнодрила немного) едва ли следует придавать значение реальной динамики численности. В июле—августе были найдены большие скопления их в оз. Юнецком (до 17.5 г/м^2).

В среднем биомасса бентоса в пойменных водоемах за год составляет 14.1 г/м^2 (включая сюда и р. Свиягу, которая по фауне стала еще более сходной с пойменными озерами). Эти цифры значительно выше, чем в других водоемах верхней части водохранилища. Объясняется это, конечно, наличием сохранившейся с доводохранилищных времен пелофильной водной фауны, которой не было на бывшей суше и было мало на руслах. Мотыль же, после вылета зимовавшего здесь поколения, развился в этих местах примерно в таких же количествах, как и на затопленной суше. Мотыля везде по верхней части водохранилища было немного и поэтому суша оказалась значительно беднее бентосом.

Русла Волги и Камы. В верхней части водохранилища в течение 1957 г. русла в значительной мере носили переходный характер. В мае это были еще вполне речные участки с песчаными грунтами, обычно очень бедные фауной, среди которой встречались каспийские гаммариды. Некоторое заиление, и в связи с этим наличие сфериид и лимнодрила, было только на ст. 45 — в русле Камы на Волго-Камском разрезе. В дальнейшем на руслах стал образовываться наилот, но вплоть до осени значительного заиления не произошло и грунты можно было характеризовать как заиленные или (на ст. 45) сильно заиленные пески. В связи с этим здесь реофильные элементы (*Pontogammarus sarsi*) еще в июле попадались, и мотыли, хотя и появились, но не развились в массовом количестве. Везде началось размножение тубифицид, в частности невского лимнодрила, хотя в массах он развился только на наиболее заиленном дне на ст. 45. На ст. 17 (камская воложка) было обрядочно дрейсены, очевидно, жившей здесь, как и вивипара, ранее.

Приблизительно такой же характер имела донная фауна на станциях, расположенных вдоль по водохранилищу вне створов и разрезов, на русле Волги: ст. 50, выше Звенигова (у вершины водохранилища), ст. 13а, у Шеланги, ст. 14, выше Камского устья. На всех этих станциях, при глубинах от 11 до 18 м, в 1957 г. были песчаные грунты с большей или меньшей примесью ила. Но на двух верхних по течению — ст. 50 и ст. 13а — заиление было очень незначительным и в течение всего года продолжали постоянно встречаться каспийские гаммариды (*Pontogammarus sarsi*, *Dikerogammarus*).

Режим руслового участка зависел не только от расстояния от плотины, но, конечно, и от конфигурации водохранилища. В суженных

частях водохранилища лучше сохранялась проточность и русло сохраняло речной характер.

В целом на участках илисто-песчаного русла фауна становится богаче, и биомасса повышается, от мая к июлю и часто от июля к августу, а иногда и к концу сентября. Но чаще к осени биомасса несколько понижается. В июле—августе количество мотыля в некоторых местах (ст. 16, Кама) достигает 4.7 г/м^2 , а невского лимнодрила (ст. 45, Кама) 10.5 г/м^2 ; однако это исключения и в среднем биомасса мотыля в верхней части водохранилища составляет за год, если не учитывать май, 0.74 г/м^2 . Колебания общей биомассы показаны на рис. 26; средняя за год составляет 2.78 г/м^2 , а если не брать май, то 3.15 г/м^2 .

Как видно, биомасса бентоса в русловых участках почти вдвое ниже, чем на затопленной суше, за счет значительно меньшего количества тендипедид, в частности мотыля, а также фитофильных и бродячих форм, количество же тубифицид и сфериид, напротив, повышено. Иначе говоря, проявляется та же закономерность, что и в затопленных руслах других частей Куйбышевского и Горьковского водохранилищ. Значительно пониженное обилие мотыля обусловлено, конечно, сохранявшейся в течение всего года некоторой, хотя и незначительной, проточностью русловых участков. В противоположность сильно заилившемуся руслу на Березовском створе и у Шиловки здесь все время оставалось песчаное дно, то более, то менее покрывавшееся некоторым количеством ила. Наиболее заилилось дно Камы на ст. 45, где мы находим и повышенное количество мотыля, и массовое развитие лимнодрилов.

Итак, в 1957 г. в нижней половине водохранилища, существовавшей уже второй год, произошло сильное уменьшение количества бентоса — в среднем вдвое и больше, как и в Горьковском водохранилище — в основном за счет значительной убыли в количестве мотыля, а к осени также за счет исчезновения фитофильной и подвижной донной фауны, которых здесь было больше. Тубифициды сильно размножаются в руслах, и появляются на затопленной суше, но пока в небольшом количестве. Затопленная суша в 1957 г. заселена, как и в Горьковском водохранилище, временным биоценозом мотыля. Из циклограмм на рис. 27, дающих среднегодовой состав бентоса, видно, что и на Березовском, и на Черемшанском разрезах тендипедиды и в 1957 году дают 80—85% биомассы. На Черемшанском разрезе остальная биомасса образуется главным образом фитофильной фауной, на Березовском же гомотопным бентосом, в котором более половины образуют тубифициды. Последнее объясняется более сильным заилением и значительно большей ролью русла на Березовском створе. В статье по бентосу Куйбышевского водохранилища в первый год его существования (М.-Болтовской, 1959) я предсказывал это понижение биомассы на второй год, однако полагал, что в связи с затоплением новых территорий оно будет не столь сильным, развитие же мотыля в верхней половине водохранилища будет даже сильнее, чем было в нижней половине в первый год. Но, по-видимому, новые массы детрита, поступившие в водохранилище весной 1957 г., были в значительной мере вынесены из водохранилища течениями, так как оно было более проточным, чем в первый год. По этой причине в верхней половине водохранилища, затопленной в мае, возникший на бывшей суше временный биоценоз был сравнительно небогат мотылем, хотя все же его биомасса была в 2—3 раза выше, чем биомасса бентоса

на бывшей суше в нижней половине. На руслах же, в которых некоторая проточность большей частью сохранялась вплоть до осени, хотя и распались реофильные биоценозы и началось развитие тубифицид, мотыль в больших количествах не появился и бентос оказался более бедным, чем на бывшей суше. Дифференцировки донной фауны по различным

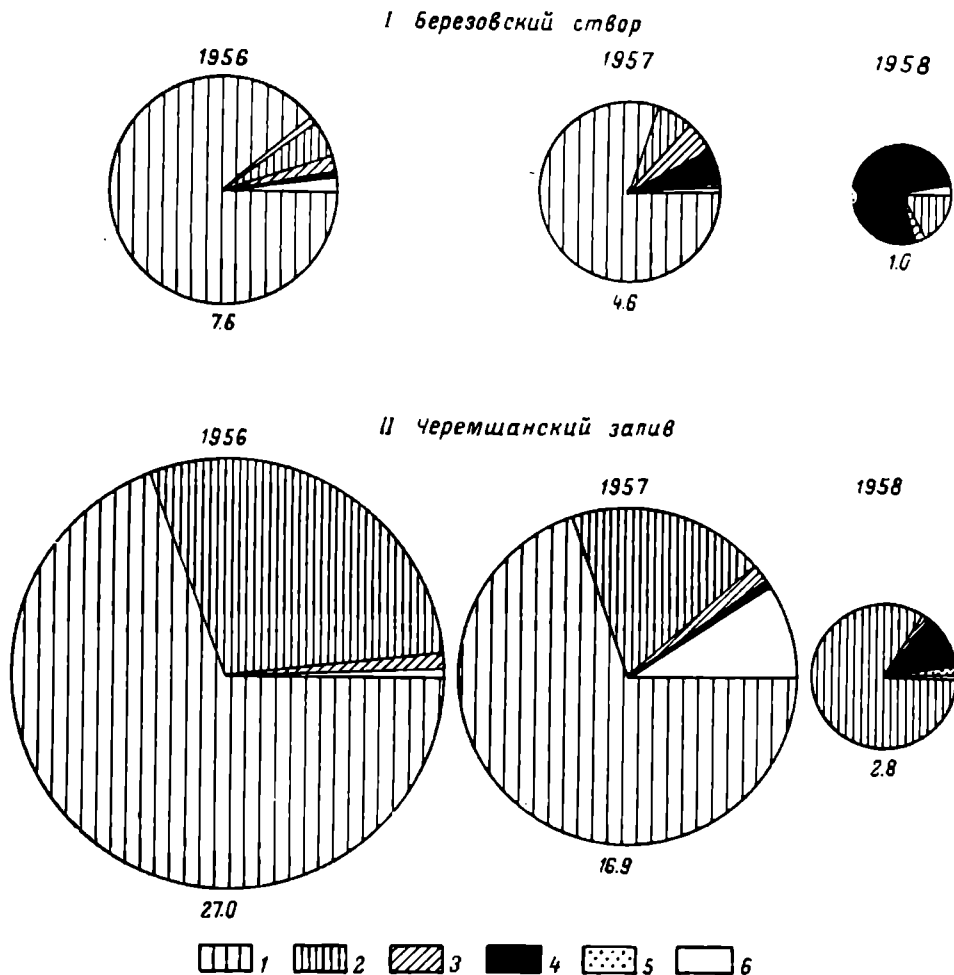


Рис. 27. Средняя биомасса бентоса и его групп на затопленной суше нижней половины Куйбышевского водохранилища.

I — на Березовском створе; *II* — в Черемшанском заливе.

1 — мотыль; 2 — другие тендипедилы; 3 — подвижные гомотопы; 4 — тубифициды; 5 — сфиниды; 6 — остальные.

исходным угодьям, очень слабо выраженной уже в первый год, на второй год, как я и предполагал, уже совсем не замечалось.

Изложенные данные о динамике бентоса в Куйбышевском водохранилище в первые два года на первый взгляд не совсем согласуются с предварительными данными о состоянии бентоса этого водохранилища (на второй год, приведенными Г. В. Аристовской (19586). По Аристовской, биомасса бентоса в Куйбышевском водохранилище на второй год,

т. е. в 1957 г., повысилась: на затопленной суше она составляла в среднем 18.1 г/м^2 против 13.0 г/м^2 в 1956 г. Однако Аристовская признает, что это повышение обусловлено массовым развитием дрейссены. Количество же тендипедид, очевидно, понизилось, и Аристовская указывает, что в Черемшанском заливе (где дрейссены не было) биомасса упала втрое — с 17.9 до 5.7 г/м^2 . Таким образом, по основной части водохранилища — затопленной суше — расхождения в действительности нет.

Третий год — 1958-й

В 1958 г. нижняя половина водохранилища вступила в третий, верхняя — во второй год существования. Уровень водоема, сильно (на 5 м) понизившийся осенью 1957 г. и зимой 1957—58 гг., к весне вновь достиг прежнего положения (рис. 19). Гидрологический режим водохранилища вследствие этого был приблизительно таким же, как и в 1957 г. В мае в водохранилище еще была довольно распространена проточность, замечавшаяся не только на руслах Волги и Камы, где придонные скорости течения составляли 0.19 — 0.29 м/сек. , а в верхних частях на Свияжском и Алексеевском створах — даже 0.56 — 0.92 м/сек. , но и на затопленной суше. Правда, на бывшей суше скорости наблюдались лишь в некоторых районах, преимущественно более близких к руслу, и не превышали 0.10 — 0.11 м/сек. в нижней, 0.24 — 0.29 м/сек. в верхней половине водохранилища. Но уже в июне проточность на большей части водохранилища прекращается; скорости сохраняются почти исключительно в руслах, но и то не везде. В нижней половине в русле скорости, если есть, не превышают 0.10 м/сек. , в верхней — остаются в пределах от 0.15 до 0.42 м/сек. В дальнейшем этот режим сохраняется вплоть до октября: на затопленной суше, как правило, течение совершенно отсутствует (придонные скорости нулевые, только в сентябре на некоторых станциях была обнаружена скорость 0.14 м/сек.); на русле нижней половины скоростей большей частью тоже нет, лишь в августе и сентябре бывало 0.07 — 0.21 м/сек. ; на руслах верхней половины скорости лишь в июле на Свияжском створе достигали 0.20 — 0.23 м/сек. , в других местах были меньше или отсутствовали, а в дальнейшем нигде не превосходили 0.14 — 0.16 м/сек. Наименьшая проточность была найдена в октябре: придонные скорости отсутствовали везде и на бывшей суше, и на руслах, за исключением русла на Свияжском створе, где составляли 0.19 м/сек. Руслу в верхней половине в течение всего 1958 г. сохраняли песчанистые, слабо заиленные грунты: весной они были, несомненно, промыты. В нижней же половине дно русла было покрыто довольно мощным слоем ила, хотя и здесь весной должно было быть заметное промывание и, вероятно, смыв значительной части илистых отложений.

Несмотря на сохранение примерно того же гидрологического режима, что и в предшествовавшем году, в 1958 г. по всему Куйбышевскому водохранилищу наблюдались значительные и при этом везде чрезвычайно сходные изменения, которые привели к установлению однообразия в составе и количестве бентоса в различных районах и биотопах. Эти изменения сводятся, собственно говоря, к двум явлениям: дальнейшему и притом очень сильному уменьшению количества мотыля и развитию тубифицид. Эти процессы наблюдались везде, но в разных районах протекали неодинаково.¹

¹ Все сведения о донной фауне Куйбышевского водохранилища за 1958 г., приводимые ниже, основаны на материалах, собранных и обработанных М. Я. Кирпиченко.

Нижняя половина водохранилища

Затопленная суша. Во время первой серии сборов, проходившей 20—25 мая, биомасса бентоса была уже повсеместно понижена, по сравнению с осенью 1957 г. главным образом за счет происшедшего уже к этому времени вылета мотыля. На Березовском, Ундоровском и Черемшанском разрезах почти на всех станциях от октября или ноября 1957 г. к маю 1958 г. наблюдается понижение биомассы, вследствие чего сильно понижается и средняя общая биомасса (рис. 20, 21, 22). В подавляющем большинстве случаев понижение биомассы продолжалось и от мая к июню. В июле, августе и сентябре бентос остается чрезвычайно бедным: мотыля очень мало, нередко в пробах он даже совершенно отсутствует, общая биомасса, хотя и не одинакова в разные месяцы и на разных створах, колеблется в узких пределах. В период с июня по сентябрь включительно общая биомасса бентоса на Березовском и Ундоровском створах неизменно остается чрезвычайно низкой, составляя в среднем ничтожную величину между 0.15 и 0.55 г/м². В Черемшанском заливе бентос в это время несколько богаче, но и здесь его биомасса низка и в среднем колеблется между 0.65 и 2.19 г/м².

Глубокое обеднение донной фауны охватывает все станции. На двух нижних створах в этот период биомасса нигде не превосходит 2.3 г/м². Наиболее беден Ундоровский створ, где за VI—IX биомасса нигде не превосходит 0.73 г и в среднем составляет 0.16—0.40 г/м². Здесь бентос сохраняет пестроту состава, отличавшую его в предыдущие годы: часто встречаются ослики и пиявки, есть различные олигохеты и мелкие формы тендипедид, но мотыль почти отсутствует, и все эти формы встречаются единичными особями.

Березовский створ лишь немного богаче общей биомассой, но отличается составом бентоса: он более однообразен, и в нем постоянно преобладают тубифициды, которые уже начиная с мая образуют не менее $\frac{3}{4}$ общей биомассы. По сравнению с 1957 г. здесь бросается в глаза резкая убыль мотыля и развитие тубифицид.

В Черемшанском заливе бентос имеет иной состав: мотыль, хотя его общее количество гораздо меньше, чем в 1957 г., по-прежнему резко преобладает, составляя часто до $\frac{9}{10}$ биомассы.

К осени в бентосе происходят изменения, имеющие во всех трех районах сходный характер. К октябрю, а частью и к ноябрю, наблюдается повсеместное увеличение общей биомассы бентоса. Везде значительно возрастает количество тубифицид. Это особенно ясно выражено на Березовском створе, где тубифициды в осенние месяцы составляют почти $\frac{9}{10}$ всей фауны. Мотыль здесь так почти и не развивается вплоть до ноября.

На ундоровском разрезе одновременно с тубифицидами возрастает и количество мотыля. То же наблюдается в Черемшанском заливе, где количество мотыля возрастает сильнее и его биомасса в октябре превосходит 4 г/м².

Совершенно аналогичные явления происходят в прилегающем к Березовскому створу Усинском заливе: резкое падение биомассы (средняя 0.20 г/м²) в летние месяцы, при крайне малом количестве, иногда даже

К сожалению, принятая им методика обработки проб была не лишена недостатков (в частности, определялся вес групп, а не отдельных форм, поэтому, например, часто невозможно указать биомассу мотыля; обычно не определялись виды олигохет, не указывались размеры массовых форм). Это понизило качество материалов и во многих случаях затрудняло сравнение с данными за другие годы и по Горьковскому водохранилищу.

отсутствии, мотылей; повышение биомассы к осени за счет развития и тех, и других.

Однако во всех этих районах, несмотря на повышение биомассы бентоса, она остается заметно более низкой, чем осенью 1957 г. Средняя биомасса в октябре по всем трем разрезам составляет в 1958 г. 3.41 г/м, а в 1957 г. 7.89 г/м².

Средняя за год биомасса по затопленной суше нижней части водохранилища составляла в 1957 г. 9.11 г/м², а в 1958 г. 1.42 г/м², т. е. была более чем в шесть раз ниже! Биомасса мотылей составила в среднем 0.83 г/м², т. е. упала по сравнению с 1957 г. (когда она была 5.0 г/м²) в шесть раз, а биомасса тубифицид, напротив, увеличилась с 0.18 до 0.47 г/м², т. е. возросла почти втрое. На Березовском створе, как видно из рис. 27 (а также на Ундоровском), роль тендипедид и в частности мотыля настолько падает, что они оказываются уже второстепенными формами и преобладание переходит к тубифицидам.

«Подвижные гомотопы» (пиявки, ослики) тоже отходят на последние места. Население бывшей суши, как и в Горьковском водохранилище, теряет характер временного мотылевого комплекса, приближаясь к фауне старых водохранилищ. Только в Черемшанском заливе, где развитие мотыля в первый год было особенно бурным, а исходные источники гомотопной фауны (маленькая река) гораздо слабее, сохранилось сильное преобладание тендипедид (составлявших 80% биомассы).

Мы видим, что изменения, происшедшие в бентосе Куйбышевского и Горьковского водохранилищ на третий год, аналогичны. Отличие Куйбышевского главным образом в еще большем падении количества мотыля в нижней половине его основного плёса и вследствие этого более низкой биомассе бентоса. Однако в Куйбышевском водохранилище значительно больше дрейссены.¹ Количество дрейссены в 1958 г. по сравнению с предшествовавшим изменилось мало. На Березовском створе дрейссена обычно встречалась разбросанными группами или в одиночку на всех станциях суши чаще, чем в 1957 г., и в ноябре была найдена в крупных сростках с биомассой до 214 г/м². Однако средняя за весь год биомасса дрейссены по Березовскому створу составляла 9.52 г/м², т. е. уменьшилась по сравнению с 1957 г. (когда она была равна 11.9 г/м²).

На Ундоровском разрезе, напротив, биомасса дрейссены повысилась: в 1958 г. она составляла 9.97 г/м², в то время как в 1957 — 7.49 г/м².

В Черемшанском заливе дрейссена, как и в 1957 г., встречалась редко и ее средняя биомасса составляла менее 1 г/м².

Если вычислить среднюю биомассу дрейссены для суши всей нижней половины водохранилища (среднюю по трем разрезам), она составит для 1958 г. около 6.8 г/м², для 1957 6.5 г/м². Иначе говоря, по дночерпательным данным биомасса дрейссены осталась той же; почти не изменилась и биомасса других крупных моллюсков (табл. 14). Возможно, что в 1958 г. пополнение популяции дрейссены молодью нового поколения было очень незначительно, о чем говорит и понижение ее средней численности, и естественная убыль моллюсков не могла быть компенсирована ростом двух- и трехлетних особей. Но ввиду недостоверности дночерпательных данных по дрейссене здесь трудно что-либо утверждать.

¹ Если включить дрейсену и других крупных моллюсков в общую биомассу бентоса, она окажется для Куйбышевского водохранилища более высокой, чем для Горьковского. Однако такое соединение цифр совершенно разной степени достоверности, как я упоминал выше (стр. 57), нецелесообразно и даже просто неправильно.

Бывшие пойменные водоемы. В притеррасной речке на Березовском створе наблюдалось такое же сильное уменьшение количества мотылей, вызвавшее падение биомассы (рис. 23). Тубифицид было, конечно, с самого начала больше, так как они в больших количествах обитали здесь ранее; однако в 1958 г. их биомасса тоже заметно снизилась и не превосходила 5.06 г/м^2 . Примесь других форм была уже незначительной. Среднегодовая общая биомасса понизилась сильно. Из крупных моллюсков встречалась только дрейссена. Совершенно не встречались здесь виvipары, не найденные и в 1957 г., но часто встречавшиеся в 1956 г. По-видимому, они расселились по затопленной долине, но на Березовском створе в 1958 г. нигде найдены не были. То же наблюдалось и на Ундоровском разрезе, где виvipары в 1958 г. исчезли из русла воложки, но не были найдены и на суше. В Черемшанском заливе униониды и виvipары также уже не попадались в русло (где встречались ранее), но однажды были найдены на суше.

Русла рек. На руслах рек в нижней половине водохранилища наблюдались в 1958 г. совершенно такие же изменения в бентосе, как и на затопленной суше. Главное отличие заключалось в большем количестве тубифицид и в связи с этим в более высокой биомассе, хотя она тоже понизилась по сравнению с 1957 г.

На Березовском и Ундоровском разрезах динамика общей биомассы была почти тождественной: наблюдалось понижение от октября 1957 г. к маю и еще больше к августу или сентябрю и повышение к октябрю—ноябрю 1958 (рис. 24). Средняя биомасса близка к 4 г/м^2 , в период минимума опускается ниже $2-1 \text{ г/м}^2$, осенью повышается до $7-10 \text{ г/м}^2$. На Ундоровском разрезе в первую половину лета было больше мотыля, чем на Березовском, позже мотыль на обоих створах оказался очень немногочисленным и бентос почти целиком состоял из тубифицид. В русле Черемшана в мае был обнаружен богатый бентос, но в последующие месяцы он становился все беднее; биомасса достигла минимума (0.8 г/м^2) в августе, после чего началось опять повышение биомассы, достигшей в ноябре в среднем 14 г/м^2 ; однако это повышение шло почти исключительно за счет мотыля. Количество тубифицид в противоположность Березовскому и Ундоровскому районам, резко понизившись к августу, и до ноября оставалось очень низким.

Среднегодовая биомасса на русле составляла на Березовском и Ундоровском разрезах соответственно 4.04 г/м^2 и 4.17 г/м^2 , т. е. была практически одинаковой и в обоих случаях ниже, чем в 1957 г. (когда она была соответственно 4.68 и 6 г/м^2). И по общей биомассе, и по ее динамике и, особенно к осени, по составу бентоса эти два района, так сильно отличавшиеся друг от друга в начальном периоде, приобрели чрезвычайное сходство, стали почти одинаковыми.

Сильно уменьшились и различия между руслом Волги, Черемшана и ложем пойменных водоемов и вообще между бывшими водоемами и бывшей сушей. По всей нижней половине водохранилища распространилась однообразная фауна. И совершенно так же, как в Горьковском водохранилище, на третий год русло Волги начинает выделяться среди затопленной суши более богатым бентосом. Суша и русло, так сказать, меняются местами.

Следует специально остановиться на русле Черемшана, где летом, в июле и августе 1958 г., наблюдалось наиболее сильное падение количества бентоса, биомасса которого после высокого уровня в мае упала до 0.8 г/м^2 , т. е. в августе была даже ниже, чем на затопленной суше. Туби-

фицид осталось всего 0.65 г/м^2 , причем в дальнейшем их количество увеличивалось медленно, в октябре было даже меньше, чем на бывшей суше, и далеко не достигло уровня прошлых лет; сфериды не появились совсем. Мотыль же развился в большом количестве. Это явление объясняется, по-видимому, наблюдавшимися на русле Черемшана в 1958 г. заморными явлениями. По данным Н. Н. Гусевой, в июле-августе 1958 г. в придонных слоях русла р. Черемшан содержание кислорода понизилось до $2.43-1.36 \text{ мг/л}$. Возможно, что в промежутках между наблюдениями кислорода было еще меньше. Очевидно, это вызвало вымирание большей части донной фауны. Тубифициды лишь частично (за счет роста молоди, бывшей уже в фауне?) восстановили популяцию, сфериды не смогли ее восстановить, а мотыль за счет второй, осенней (осевшей в августе—сентябре) генерации, развивавшейся уже в условиях более благоприятного кислородного режима, дал довольно высокое обилие, хотя и не достигшее уровня пиков этого же и осени предшествовавшего года.

Заморные явления в Черемшанском заливе были подтверждены Ю. И. Сорокиным, собравшим материалы по кислородному режиму, количеству сульфидов в грунте и бентосу на 15—20 станциях в других местах этого залива (не по разрезу) и в его заливе Сускан — в конце августа—начале сентября 1958 г. Сопоставляя результаты обработки сборов бентоса (выполненной Г. Л. Марголиной) с данными по содержанию кислорода в придонном слое, приводимыми Ю. И. Сорокиным (1960), мы видим, что в русле Черемшана, на глубине 14—18 м (ниже нашего разреза по течению), где наблюдалось полное отсутствие кислорода, бентос также почти отсутствовал — были найдены лишь единичные тубифициды, мотыль и прокладисы при общей биомассе всего не более 0.10 г/м^2 . Однако замор, по всей видимости, охватил только русло, и то лишь на ограниченном участке. Во всех других обследованных районах Черемшанского залива (за пределами русла, а также в вышележащих частях русла) в бентосе не замечалось признаков вымирания от замора и его количество не обнаруживало связи с количеством кислорода. В общем биомасса бентоса в заливе была низкой, на затопленной суше в разных местах от 0.25 до 4.91 или в среднем 2.39 г/м^2 , но это близко к тому, что наблюдалось по нашему Черемшанскому разрезу и выше, чем биомасса по Березовскому и Ундоровскому разрезам. Наличие в бентосе ряда форм, не отличающихся выносливостью к заморам (виды *Glyptotendipes*, *Cryptochironomus*, пиявки и даже дрейссена), говорит о том, что бедность бентоса не была связана со скверным кислородным режимом. Предположение Ю. И. Сорокиной (1960), что депрессия бентоса в Черемшанском заливе происходила от недостатка кислорода и отравления сероводородом в результате бактериальной сульфатредукции, едва ли правильно.

Из его данных легко видеть, что биомасса бентоса плохо соответствует и количеству в грунте сульфидов и при высоком содержании их часто оказывается тоже высокой, и наоборот (так, при 1930 мг/л S'' на ст. 8 биомасса 12.4 г/м^2 , при 855 мг/л S'' на ст. 6 биомасса 14.8 г/м^2 , а при 515 мг/л S'' на ст. 4 она 1.5 г/м^2 и т. д.). В заливе Сускан биомасса бентоса была значительно выше, чем в Черемшанском и на тех же глубинах (2—8 м) составляла в среднем 13.52 г/м^2 (от 1.70 до 30.76 г/м^2) при сильном развитии мотыля, хотя сульфидов здесь было не меньше, а больше.

Еще более сильная депрессия бентоса наблюдалась на Березовском и Ундоровском створах, где не было обнаружено не только заморов, но и вообще сильного дефицита кислорода.

По данным Н. Н. Гусевой, кислородный режим в придонных слоях этих районов как на долине, так и в руслах, был вполне благоприятным в течение всего года, во всяком случае во время всех рейсов, в которых производились сборы бентоса. Вообще пониженное, приближающееся к 4—5 мг/л или более низкое, содержание кислорода наблюдалось в водохранилище лишь в июле и августе (не считая подледного периода). На Ундоровском разрезе минимальное содержание O_2 было 5.38 мг/л, на Березовском 4.55 и 4.91 мг/л в русле Волги и на затопленном ивняке и 0.74 мг/л в русле притеррасной речки. Собственно говоря, только последняя цифра свидетельствует о тяжелом кислородном режиме. Сильно пониженное содержание O_2 (2.74—3.60 мг/л) наблюдалось также в июле на Свияжском створе, на Юнецком озере и в русле Свияги. Во всех этих случаях мы имеем дело с бывшими пойменными водоемами, сохранявшими, видимо, мощные скопления ила, но занимавшими ничтожную долю площади водохранилища.

Причины обеднения бентоса в Куйбышевском водохранилище так же невозможно объяснить гидрохимическими факторами, как и в Горьковском. Сведений о бактериальной флоре за 1958 г. нет, но едва ли они объяснили бы больше, чем гидрохимия. В 1959 г., по данным Г. Л. Марголиной, количество бактерий в грунтах Куйбышевского водохранилища (приблизительно одинаковое в нижней и верхней половине) составляло от 10.8 до 21.2 млрд/г, т. е. хотя было и ниже, чем в 1957 г., но оставалось еще высоким, более высоким, чем в Горьковском водохранилище.

Таким образом, складывается впечатление, что в Куйбышевском водохранилище, как и в Горьковском, донная фауна приобретает черты сформированности также на третий год. Во всяком случае, на третий год на затопленной суше уже исчезают признаки временного мотылевого биоценоза. Следует заметить, что исключительное обеднение бентоса затрудняет решение вопроса об его сформированности. Судя по соотношению групп, на руслах складывался уже тубифицидный биоценоз, но он был очень беден биомассой, и недостаточно подробная обработка материала (произведенная М. Я. Кирпиченко) не позволяет судить о роли в нем неевского лимнодрила. Замечалось также очень незначительное количество сферийд на бывшей суше. Общее угнетение фауны могло сказываться и в замедлении распространения малоподвижных форм.

Можно думать, что время, необходимое для формирования донных биоценозов, зависит прежде всего от ширины затопленной долины и затем от «биофондов» — запасов гомотопных малоподвижных форм в бывших на этой долине водоемах. На створах озерной части Горьковского водохранилища, — ширина которой составляла 4—7 км, а по долине протекала Волга с ее системой пойменных водоемов, — для формирования бентоса достаточно было 3—4 лет; казалось бы, что на 11—13-километровых Алексеевском и Березовском створах для этого потребуется больше времени. В Черемшанском заливе, при ширине не более 10 км, но гораздо более слабой исходной речной системе, заселение суши тоже должно было затянуться; об этом как будто свидетельствует малое количество олигохет. Впрочем, расселение последних (в значительной степени и сферийд), конечно, облегчается при более сильном заилении. Признаками сформированности бентоса можно считать и отсутствие чуждых элементов — фитофилов, и пониженное количество эвритопных (эвриэдафичных) подвижных форм пиявок и осликов, так же как и мотыль переживающих первые годы вспышку, за которой следует спад численности.

Заселение Рыбинского водохранилища с его необычайно широкими (до 55 км) плёсами, да еще при наличии, кроме южной части, сравнительно слабых речных систем Шексны и Мологи, должно было идти особенно долго и возможно, что его бентос сформировался, как я и предполагал (М.-Болтовской, 1955б), только на 6—7-й год. В подобных случаях между моментами угасания мотылевого временного биоценоза и появления постоянных биоценозов может получиться большой разрыв во времени, в течение которого фауна водохранилища может быть особенно бедной. Не исключено, что это в какой-то мере имело место и в Куйбышевском водохранилище. Во всяком случае здесь при той же общей тенденции — обеднение бентоса, понижение роли мотыля и повышение роли тубифицид — депрессия бентоса на третий год выражена значительно сильнее, чем в Горьковском водохранилище.

Верхняя половина водохранилища

Затопленная суша. В 1958 г. верхние части водохранилища пережили второй год своего существования. Явления, которые происходили здесь, были также аналогичны явлениям, наблюдавшимся на второй год в нижней половине водоема. И здесь также произошло понижение биомассы, причем биомасса понижалась от осени 1957 г. к маю и еще более к лету (июнь—август) 1958 г. и повысилась к осени (сентябрь—октябрь) (рис. 26).

Одновременно произошли изменения в составе фауны: встречавшиеся еще в мае фитофильные элементы и довольно многочисленные пиявки и ослики местами уменьшились в количестве, а местами исчезли, но вместо них стали появляться тубифициды. Количество мотылей и вообще тендидов упало летом, а осенью повысилось, но не везде.

Свияжский, Алексеевский и Волго-Камский разрезы сохранили те соотношения в бентосе, которые были в 1957 г. На Свияжском бентос был большей частью богаче, особенно к осени, когда появилась довольно богатая осенняя популяция мотыля, дававшая местами биомассу до 11.68 г/м². Средняя биомасса на этом створе была 2.53 г/м². На Алексеевском створе сначала мотылей было больше, чем на Свияжском, но после минимума в июне они не восстановились в прежнем количестве; тубифицид же было больше. От многочисленных в 1957 г. популяций пиявок и осликов осталось немного, хотя они продолжали встречаться до осени; фитофильные же элементы почти совсем исчезли.

На Волго-Камском разрезе, как и в 1957 г., фауна была наиболее бедна. Только весной, в мае, было много пиявок, в дальнейшем же они попадались единично; тубифициды, как и мотыли, к осени появились в очень незначительном количестве и биомасса бентоса на всех станциях оставалась крайне низкой — от 0.048 до 0.470 г/м². Очевидно, факторы, обуславливавшие бедность бентоса здесь в первый год, продолжали действовать и во второй.

Если сравнить теперь среднюю общую биомассу бентоса по бывшей суше верхней половины водохранилища, то она в 1958 г. оказывается всего 1.74 г/м², т. е. почти вдвое ниже, чем в 1957 г. (4.6 г/м²), и почти такой же, как в нижней половине в 1958 г. (средняя 1.42 г/м²). Как мы видим, депрессия бентоса и его однообразие распространяются на все водохранилище. Население бывшей суши в верхней половине отличается главным образом тем, что здесь еще меньше тубифицид, чем в нижней, и особенно в первую половину года сохранялись элементы вагильной фауны.

Из крупных моллюсков на затопленной суше в верхней половине водохранилища встречалась почти исключительно дрейссена. На Волго-Камском разрезе дрейссена встречалась чаще, чем в других районах, и давала более высокую биомассу — в среднем за год 8.28 г/м^2 . На Алексеевском створе ее было совсем мало (средняя биомасса около 0.01 г/м^2) и встречалась она довольно редко. На Свияжском створе дрейссена не была обнаружена, но была найдена молодая перловица (*Unio*).

Редкость унионид и вивипар на затопленной суше вплоть до третьего года существования водоема отличает Куйбышевское водохранилище от Горьковского. Причину этого можно усматривать в значительно меньшей относительной роли водоемов в первом по сравнению со вторым. При том же исходном запасе моллюсков заселение более обширных площадей затопленной суши, конечно, будет идти медленнее.

Бывшие пойменные водоемы. В бывших пойменных водоемах и малых реках (Юнецкое, Архаровка, р. Свияга) в 1958 г. характер фауны мало изменился по сравнению с 1957 г. По-прежнему в бентосе основные три группы — мотыль, тубифициды и сферииды — были представлены приблизительно в одинаковой мере; однако более подробное рассмотрение показывает, что мотыль в больших количествах был только в русле р. Свияги, где он в мае дал биомассу почти 19.0 , а в октябре до 11.9 г/м^2 . Локализация мотыля преимущественно на Свияжском створе замечается и на бывшей суше, и на русле Волги, но в озере Юнецком его, напротив, мало. Здесь было больше сфериид, как и в речке Архаровке. Замечательно, что в Юнецком озере и в 1958 г. упорно продолжается локализация личинок мокрецов *Culicoides*. Хотя эти формы встречаются и в других местах, здесь они обитают постоянно, хотя и в меньшем количестве, чем в 1957 г.

Общая биомасса бентоса описывает такую же кривую, как и на суше и на руслах: падение к июню, низкий уровень летом, подъем к сентябрю и еще больше — к октябрю (рис. 23). Осенний подъем вызван главным образом высокой биомассой мотыля и олигохет в русле Свияги.

Среднегодовая биомасса бентоса составляет 9.11 г/м^2 , т. е. и здесь ниже, чем в 1957 г., хотя и не настолько, как на суше (всего в полтора раза).

Крупные моллюски на ложе пойменных водоемов и Свияги в 1958 г., как и в 1957, встречались редко. Только в Архаровке один раз были найдены мелкие вивипары. В озере Юнецком, где они были до затопления, после затопления они не встречались ни разу. Перестали попадаться вивипары и на Камской воложке, где встречались еще в 1957 г. По всей видимости, здесь, как и в нижних частях водохранилища, мы видим результат расселения моллюсков по значительно большей площади. Плотность населения в пределах их бывших местообитаний падает, но новые заселяемые ими площади настолько велики, что на них эти моллюски еще почти не улавливаются дночерпателем.

Возможно, однако, что малочисленность унионид и вивипар, как и прекращение дальнейшего развития дрейссены, связаны с неблагоприятными условиями обитания, общими для всей фауны Куйбышевского водохранилища в 1958 г.

Русла рек. В верхней половине водохранилища, поскольку его режим в 1958 г. оставался примерно таким же, как в 1957 г., сохранялись преимущественно песчаные, слабо заиленные грунты и вместе с ними элементы реофильной фауны. Это относится прежде всего к Волжскому плёсу выше устья Камы, где (на ст. 50 и 13а) продолжали от времени до времени попадаться каспийские гаммариды, хотя под влиянием некоторого заиле-

ния развивались и тубифициды и мотыль, правда, не дававшие биомассы более 3.5—4.6 г/м². Общая биомасса колебалась от 0—0.18 г/м² (в мае и июле) до 5.46—8.90 г/м² (в октябре). Но и в других участках русла верхней половины реофильные черты в фауне были достаточно ясны. Каспийские гаммариды встречались до октября в русле Камы и особенно ее воложки на Алексеевском створе, где в связи с незначительным и, видимо, непостоянным заилением тубифициды не дали массового развития и общая биомасса обычно составляла 0.6—1.6 г/м². Изредка встречались гаммариды и на русле Волги по Свияжскому створу. В общем на всех этих станциях фауна была сходна и близка по составу и биомассе. Везде наблюдалось умеренное развитие тубифицид и, как правило, еще меньшее — мотыля; среди первых важную роль играл невский лимнодрил. В большем или меньшем количестве присутствовали сферииды; общая же биомасса обычно колебалась около немногих грамм.

Русло Камы на Волго-Камском разрезе, на ст. 45, как и в предшествующем году, было заметно более заиленным, чем другие участки русла, и имело соответственно более богатую фауну с сильным преобладанием тубифицид особенно невского лимнодрила. Здесь биомасса временами достигала 10.49—17.86 г/м².

По-видимому, в 1958 г. русло Волги в верхней половине водохранилища не подверглось большему заилению, чем в 1957 г. Накопившийся в 1957 г. ил был несомненно промыт довольно сильным весенним течением в период наполнения водохранилища, продолжавшегося до конца мая. Начавшееся отложение илов замедлилось вследствие падения уровня, которое в 1958 г. началось уже в начале августа. В сентябре—октябре в некоторых местах (на Свияжском створе, а также в нижней половине на березовском и Ундоровском) было отмечено временное увеличение скоростей в русле. Поэтому в среднем фауна русел осталась приблизительно такой же, как в 1957 г., как это видно по кривой средней биомассы (рис. 25). В оба года усиленная проточность весной и в начале лета мешала массовому развитию мотыля, который появлялся уже в июле—августе. Подъемы и понижения кривой биомассы больше отражают несовершенство методики, чем истинные явления динамики. Но в общем можно отметить ту же тенденцию к изменению бентоса, что и в других частях водохранилища: увеличение количества тубифицид и некоторое уменьшение количества мотыля. Среднегодовая биомасса незначительно повысилась и составляла 3.13 г/м² против 2.58 г/м² в 1957 г. Таким образом, в 1958 г. бентос на руслах оказывается в среднем уже не беднее, а напротив, почти вдвое богаче, чем на бывшей суше. Эти два биотопа и здесь «меняются местами» и главным образом за счет более сильного развития на руслах тубифицид. Получается такая же картина, как и на Горьковском водохранилище, но гораздо менее выраженная, так как развитие тубифицид в руслах Куйбышевского водохранилища было значительно слабее. Я отношу это главным образом за счет большей проточности русел, вызванной значительным повышением уровня весной и его ранним спадом.

Итак, мы видим, что в верхней половине водохранилища, как и в нижней, в 1958 г. наблюдалось почти повсеместное понижение биомассы бентоса и установление однообразия в его составе. Понижения не было только на руслах Волги и Камы, которые вследствие этого стали выделяться среди окружающих пространств затопленной суши более богатым бентосом. Однако и на руслах биомасса была сравнительно очень невысокой

(в среднем 4.1 г/м^2 в верхней, 3.1 г/м^2 в нижней половине), более низкой, чем в Горьковском водохранилище на третий и второй годы.

Обеднение бентоса в Куйбышевском водохранилище в 1958 г. было настолько сильным, что в пойменных водоемах его биомасса оказалась даже ниже, чем до затопления. До затопления средняя биомасса в обследованных пойменных озерах и речках нижней половины в 1955 г.

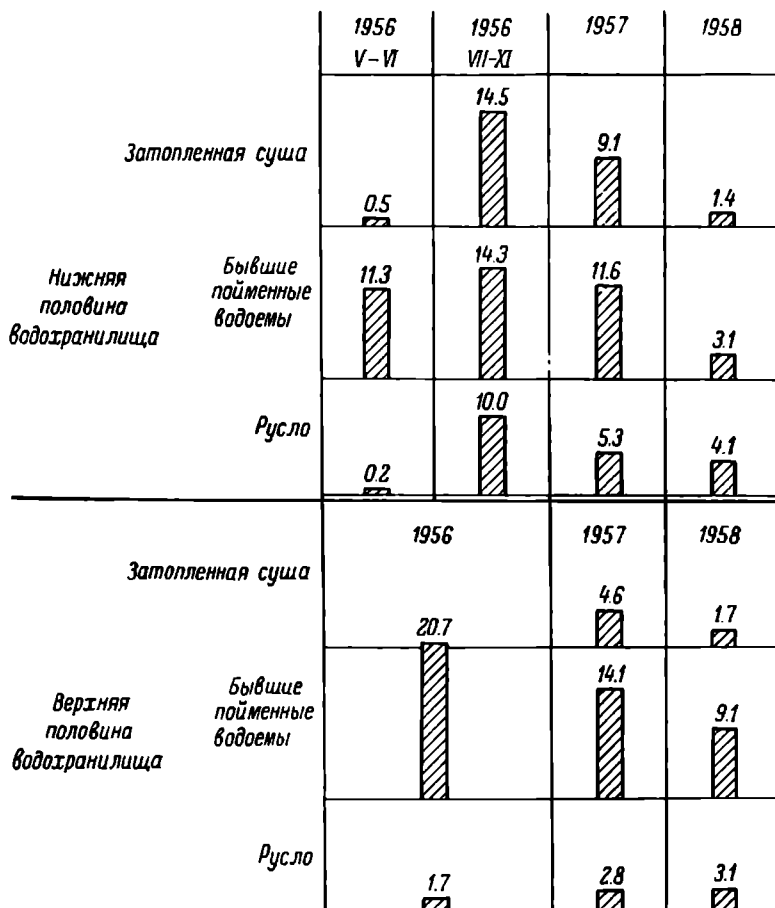


Рис. 28. Средняя биомасса бентоса на основных биотопах Куйбышевского водохранилища в 1956—1958 гг.

Цифры над столбиками — биомасса в г/м^2 (без крупных моллюсков).

составляла 11—15 г/м^2 , а верхней половины в 1956 г. — 20.7 г/м^2 , а в 1958 г. соответственно 3.1 и 9.1 г/м^2 . Биомасса бентоса в 1958 г. на руслах была немногим выше, а на затопленной суше даже ниже, чем на песчаном дне Волги в районе Березовского створа, где она была в 1955 г. около 2 г/м^2 (но выше, чем в вышележащих частях Волги, где она была менее 1 г/м^2). Зайденные же участки русла (в затоках, воложках и т. д.) до затопления были значительно богаче (с биомассой порядка 10—20 г/м^2).

Соотношение биомассы бентоса (без крупных моллюсков) на трех основных биотопах Куйбышевского водохранилища в 1956, 1957 и 1958 гг.

наглядно иллюстрируется диаграммой на рис. 28. На ней дана средняя биомасса бентоса без крупных моллюсков. Биомасса же, а также численность и встречаемость крупных моллюсков даны отдельно на табл. 14.

В самое последнее время появилась работа Г. В. Аристовской (1960), в которой подводятся итоги всех исследований бентоса Куйбышевского водохранилища, проводившихся Татарским отделением ГосНИОРХ с 1956 по 1959 г.

Полученные Г. В. Аристовской результаты в общем вполне соответствуют вышеизложенным. По ее данным, бентос Куйбышевского водохранилища после вспышки первого года в последующие годы переживал непрерывное обеднение. Хотя общая биомасса бентоса в течение первых трех лет возросла и немного увеличилась даже на четвертый год (с 38.8 до 43.2 г/м²), это шло главным образом за счет дрейссены, именно за счет роста возникших ранее популяций этого моллюска (на третий—четвертый год дрейссена была представлена в основном крупными особями). Биомасса остального бентоса непрерывно понижалась, опустившись к 1958 г. до средней 5.3 г/м² (а к 1959 г. до 4.5 г/м²), при этом в основном за счет убыли тендипедид. Понижение шло главным образом на затопленной суше, и то время как на бывшем русле наблюдалось некоторое повышение биомассы, в основном за счет тубифицид. В целом кормовые для рыб ресурсы водохранилища значительно снизились. Одновременно происходила нивелировка донной фауны бывших водоемов и суши. В Черемшанском заливе происходили те же процессы, но он отличался повышенной биомассой бентоса, за исключением дрейссены, которой было очень мало (она стала играть заметную роль лишь в 1959 г.).

Легко видеть, что оба исследования хорошо подтверждают друг друга. Правда, абсолютные величины биомассы не совпадают. Цифры для 1957 г. у Г. В. Аристовской для нижней половины ниже, для верхней — выше наших, а для 1958 г. по всему водохранилищу выше — именно в среднем 2.4—6.7 г/м², в то время как по нашим данным 1.4—4.1 г/м² (без крупных моллюсков). Однако это цифры одного порядка — в обоих случаях несколько грамм на 1 м², и, принимая во внимание различия в методике и полное несовпадение (особенно в верхней половине водохранилища) районов и сроков сбора материалов, они могут считаться лишним доказательством того, что при всем своем несовершенстве дночерпатель в общем доставляет достоверные данные о количестве бентоса.

Данные по численности бентоса

Численность бентоса в Куйбышевском водохранилище испытывала в общем изменения, сходные с изменениями биомассы, хотя понижение численности на второй и третий год было выражено слабее, так как убыль биомассы шла главным образом за счет мотылей, более крупных, чем распространявшиеся взамен их тубифициды.

На табл. 12 и 13 приведены данные по численности для Березовского и Алексеевского створов. Легко видеть, как сильно упала численность мотылей, на третий год на Березовском створе оставшихся в единичных экземплярах, а временами вовсе исчезавших. Но численность тубифицид возрастала, вследствие чего общая численность бентоса на затопленной суше хотя и понизилась, но не так сильно: в среднем за год она составляла в 1956 г. — 1041 экз., в 1957 г. — 742 экз., в 1958 г. — 566 экз./м². На русле Волги общая численность, понизившись на второй год (в среднем 749 экз./м² против 1930 экз./м² на первый год), на третий год даже

Средняя численность бентоса (в экз./м²) на Березовском створе Куйбышевского водохранилища

Группы	1956 год					1957 год					1958 год							
	30 июля — 1 июля	31 июля	16—17 августа	27 августа	9—10 окт.	11 мая	17 июля	27 июля — 8 августа	25 августа	4 окт.	14—21 ноября	23 мая	25 июня	24 июля	19 августа	17 сентября	22 октября	16 ноября

Затопленная суша (станции 33, 38, 38а, 39, 39а, 40а)

Tendipes . . . Tubificidae	388 2	658 1	933 5	760 10	934 38	613 67	396 92	Небм- ло сб- ров	202 62	252 4	30 —	15 267	9 556	28 437	38 380	9 352	6 284	27 822
Общая чис- ленность	751	818	1200	908	1530	1017	645		373	1086	590	322	634	581	519	419	466	1021

Русло Волги (ст. 34)

Tendipes . . . Tubificidae	30 10	1210 20	2290 —	2680 30	1140 20	260 240	130 440	Небм- ло сб- ров	190 90	390 510	50 480	— 1110	5 —	5 685	— 150	— 30	— 1740	20 4050
Общая чис- ленность	260	1850	2770	2940	1830	800	620		373	1030	920	1135	120	760	165	30	1750	1170

Таблица 13

Средняя численность бентоса (в экз./м²) на Алексеевском створе Куйбышевского водохранилища

Группы	1957 год				1958 год					
	17 мая	11—12 июля	19 августа	28 сентября	18 мая	19 июня	19 июля	14 августа	8 сентября	17 октября
Затопленная суша (станции 18а, 19а, 19в)										
Tendipes	20	537	743	215	130	2	143	197	265	225
Tubificidae	27	38	—	3	3	2	85	22	800	235
Общая численность	778	883	1403	670	250	75	655	973	1370	1435
Русло Камы и его рукав (станции 16, 17)										
Tendipes	—	205	260	20	42	12	360	85	5	15
Tubificidae	—	125	75	210	420	295	1275	802	447	3870
Общая численность	—	1405	550	565	502	940	2427	1250	632	5225

Таблица 14

Показатели распространения крупных моллюсков (вишипар, унжонид и дрейссены) в Куйбышевском водохранилище

Биотопы	Встречаемость, в %			Средняя численность, экз./м ³				Средняя биомасса, г/м ³		
	1956 г.	1957 г.	1958 г.	1956 г.	1957 г.	1958 г.	1956 г.	1957 г.	1958 г.	1958 г.
Нижняя половина водохранилища										
Затопленная суша	2	58	44	39	205	85	0.33	9.95	10.46	
Русло Волги	0	43	9	0	61	1	0	15.50	0.48	
Бышие пойменные водоемы	86	29	43	90	49	31	120.39	2.58	2.53	
Верхняя половина водохранилища										
Затопленная суша	—	13	37	—	56	33	—	119.57	3.58	
Русло Волги	—	12	37	—	14	42	—	4.76	16.97	
Бышие пойменные водоемы	—	0	24	—	0	2	—	0	1.42	

повысилась (средняя 1147 экз./м²). Сходная картина наблюдалась и на Алексеевском створе и в других районах водохранилища. Вообще в нижней половине Куйбышевского водохранилища понижение численности на второй и третий год было, как и для биомассы, общим правилом. В верхней же половине на второй (1958-й) год численность во многих случаях повышалась, хотя биомасса понижалась, так как здесь не было такой сильной убыли мотылей (в первый год не везде наблюдалось их массовое развитие).

В общем численность бентоса в Куйбышевском и Горьковском водохранилищах выражается близкими цифрами — между 500 и 2000 экз./м². В нижних частях обоих водохранилищ среднегодовая численность бентоса составляла в разные годы на затопленной суше от 566 до 1577 экз./м², на русле 749—1930 экз./м².

Некоторые данные о фауне прибрежной зоны

Донная и зарослевая фауна прибрежной зоны Куйбышевского водохранилища не была объектом наших специальных наблюдений. Однако зона колебаний уровня была частично затронута и нашими исследованиями. Колебания уровня в Куйбышевском водохранилище значительны (в пределах 5—5.5 м) и приводят к обнажению обширных площадей. Некоторые станции на створах и разрезах были расположены на глубинах менее 5 м, т. е. на обнажающихся при падении уровня областях. Но в Куйбышевском, как и в Горьковском, водохранилище «сработка» уровня, начиная с 1957 г., происходит в основном зимой, с конца ноября или с декабря, т. е. после замерзания водоема. Поэтому и здесь собственно осушной зоны не образуется. Как видно по кривой колебаний уровня (рис. 19), горизонты с глубины более 3 м зимой 1957/1958 г. обнажились только к марту. Поэтому на ст. 49, 52, 54 (на Ундоровском и Волго-Камском разрезах) с глубиной 3.8—4.7 м не следовало ожидать вызванных обнажением особенностей фауны. На ст. 12а, 19б, 30б, 57 с глубиной 1.5—2.2 м (на Черемшанском, Алексеевском, Свияжском разрезах), обнажавшихся уже в январе—феврале, их можно было ожидать. Явственных признаков угнетения фауны здесь, однако, не наблюдается. Биомасса бентоса на этих станциях на Алексеевском створе ниже, но на Свияжском и Черемшанском — выше или такая же, как на не обнажившихся станциях. Замечается лишь уменьшенное количество тубифицид, но также не во всех случаях.

Вероятно, в самых верхних горизонтах с глубиной менее 1.5—1 м, обнажившихся частично уже в октябре (а в 1958 г. к сентябрю), фауна должна быть заметно обеднена. Но в этих же верхних горизонтах началось и формирование прибрежно-водной растительности с населяющей ее фитофильной фауной. В 1957 г. ее еще почти не было. Кроме отмиравших луговых трав, летом 1957 г. в прибрежной зоне водохранилища встречались только пятна тростника, местами камыша и манника, преимущественно в устьях рек и местах, где они существовали и ранее (Белавская, 1957 г.). Летом 1958 г. зарастание прибрежной зоны все еще оставалось слабым. По В. А. Экзерцеву (1959), оно наблюдалось главным образом в верховьях заливов с притоками, где у берегов распространились, также не образывавшие еще сплошного пояса, куртины рогаза (и тростника), а несколько глубже — пятна водяной гречихи. В средних же и нижних частях водохранилища водной флоры практически еще не было и в прибрежной полосе развивались лишь более выносливые к затоплению луговые травы.

В этих частях водохранилища М. Я. Кирпиченко в 1958 г. было произведено исследование донной и зарослевой фауны. По его предварительным данным (Кирпиченко, 1958 г.), в районах интенсивного размыва берегов волнением фауна практически отсутствовала. Но в некоторых местах прибрежья образовывались скопления нитчатых водорослей, которые М. Я. Кирпиченко именует «космами». В этих «космах», в большом количестве образовавшихся также на затопленных деревьях и кустарниках, в массах развивались фитофильные тендипедиды *Endochironomus ex gr. tendens*, *Cricotopus ex gr. silvestris*, олигохеты *Stylaria* и некоторые другие формы, преимущественно из тендипедид. По данным М. Я. Кирпиченко, в объеме 1 литра встречалось до 4823 экз. тендипедид (из них 3672 — *Cricotopus*, 840 — *Endochironomus* весом 6.35 г и 1600 экз. наидид весом 0.628 г). При переводе на 1 м³ получаются колоссальные цифры — 4 823 000, т. е. почти пять миллионов, и 6.350 г, т. е. более 6 килограмм личинок тендипедид. Эти цифры во много раз превосходят самые высокие показатели обилия, известные для других водохранилищ, и поэтому внушают некоторое сомнение. Но вообще высокая концентрация фитофильных форм, как и в Горьковском водохранилище, вполне естественна при крайне слабом развитии зарослей.

В Куйбышевском водохранилище, как и в Горьковском, бентосоядные рыбы чутко реагируют на изменения, происходящие в бентосе, своим темпом роста. По данным А. Г. Поддубного (1959), у всех рыб-бентофагов (леща, густеры, плотвы, язя) темп роста в 1956 г. значительно повысился по сравнению с темпом роста в Волге до сооружения водохранилища. Это несомненно отражает массовое развитие бентоса (мотыля) в первый год существования водохранилища. В 1957 г. в Центральном плёсе и Черемшанском заливе, в соответствии с падением количества бентоса, наблюдалось и заметное уменьшение темпа роста леща и язя (Лукин и Разинов, 1958; Аутко, 1958). Падение количества мотыля в бентосе отразилось и на составе пищи взрослых рыб и молоди: сильно повысилась роль в пище олигохет (Егерева, 1958). В верхней же половине водохранилища, переживавшей в 1957 г. первый год затопления, темп роста леща, естественно, повысился по сравнению с его темпом в этом участке Волги в предыдущие годы.

В 1958 г., по сообщению И. В. Шаронова, темп роста леща в Куйбышевском водохранилище понизился еще больше и в некоторых районах даже стал ниже, чем был до сооружения этого водохранилища в водоемах, которые вошли в его состав. Это вполне соответствует чрезвычайно сильному падению биомассы бентоса, которая, как мы видели, в 1958 г. на бывшей суше оказалась даже ниже, чем в незарегулированной Волге ниже Камы. На руслах кормовых объектов для рыб-бентофагов было больше, чем на бывшей суше, но тоже сравнительно немного и значительно меньше, чем в том же году в Горьковском водохранилище.

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРОЦЕССА ФОРМИРОВАНИЯ БЕНТОСА В ГОРЬКОВСКОМ И КУЙБЫШЕВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

Все вышеизложенное позволяет более или менее ясно представить картину процесса формирования бентоса в новообразовавшихся волжских водохранилищах на его начальных стадиях. Мы видим, что сопоставление

материалов по развитию бентоса в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах в первом, 1956 г., с материалами по верхним частям этих водохранилищ, затопленным весной 1957 г., в общем подтверждает правильность намеченной мною первоначально периодизации.

Вскоре после затопления начинается первая стадия формирования — стадия разрушения существовавших ранее реофильных и фитофильных биоценозов. В это время происходит и заселение бывшей суши нестойкой группировкой, представляющей смесь остатков этих и других водных биоценозов с почвенной фауной. Продолжительность этой стадии зависит от времени затопления водохранилища. При осеннем затоплении она длится всю зиму, в течение которой почвенные и фитофильные элементы постепенно вымирают, и к весне население на бывшей суше становится очень бедным. При весеннем затоплении она сокращается до двух-трех месяцев, и почвенные и фитофильные элементы продолжают существовать и после наступления следующей стадии.

В затопленных руслах фитофильные элементы редки, а почвенные виды вообще не появляются. При постепенном угасании проточности на руслах с песчаным дном первая стадия, по-видимому, проходит два этапа. Сначала исчезают наиболее реофильные формы, не выносящие даже слабого заиления (некоторые виды *Cryptochironomus* и др.), но более выносливые к начинающемуся заилению остаются. В Волге ниже Оки к их числу относятся каспийские бокоплавы, которые местами даже усиленно размножаются. С прогрессирующим заилением исчезают и они и в фауне остаются лишь обитатели илисто-песчаных грунтов, как невский лимнодрил.

В дальнейшем элементы реофильных биоценозов остаются в водохранилище в виде пятен или островов в суженных частях водоема, сохраняющих более или менее выраженную проточность.

Вторая стадия «временного» биоценоза с резким преобладанием мотыля наступает в исследованных водохранилищах в июле. Ее наступление возможно лишь при полном или почти полном прекращении проточности, но, конечно, не ранее, чем вода прогреется до температуры, при которой возможен лёт мотыля. Если же при достаточно высоких для лёта мотыля температурах проточность еще сохраняется, заселение дна мотылем тормозится или ослабляется и вторая стадия выражена слабее. Это наблюдалось в нашем материале на некоторых русловых участках, сохранявших заметную проточность в первый или также и последующие годы. В таких участках, как например у Юрьевца и в речной части обоих водохранилищ, складывался прямо биоценоз с преобладанием невского лимнодрила, так как необходимое для этого заиление наступало или на второй-третий год, или в те месяцы, когда интенсивное заселение мотылем не могло произойти. В некоторых случаях, как на Волго-Камском разрезе, оно не происходило и на затопленной суше, и там мотыль играл второстепенную роль. По-видимому, здесь тоже препятствием была проточность в период их массового лёта. В общем массовое заселение дна мотылем, иногда в огромном количестве, есть явление, свойственное вообще всем биотопам обоих водохранилищ, оказавшимся в условиях отсутствия проточности. При этом характер исходного почвенно-растительного покрова не играет заметной роли и даже ложа бывших водоемов заселяются мотылем в общем с такой же интенсивностью, как и затопленная суша. Для заселения водохранилища мотылем большого значения не имеют, видимо, и исходные запасы их в прежних водоемах, и количество

развившихся личинок определяется главным образом условиями их обитания (а не числом производителей).¹

Мотылевая стадия, характеризующая преобладание мотыля в бентосе всех основных биотопов, даже бывших пойменных водоемов, продолжается не более двух лет. Уже в первый год начинается активное расселение по затопленной суше и бывшему песчаному руслу вагильных, подвижных элементов бентоса (и обладающих планктонными личинками), живших ранее в пойменных водоемах и придаточных водоемах русла, — пиявок, осликов, крупных моллюсков — вивипар, унионид и дрейссен. Видимо, пиявки заселяют затопленную сушу наиболее интенсивно при обилии тендипедид, ослики — при наличии опавших листьев. Позже, на второй год, на суше в небольшом количестве начинают появляться элементы иловой инфауны — олигохеты — тубифициды и сферииды. Значительно раньше, уже к осени первого года, эти элементы появляются в руслах, где они даже при наличии чисто песчаного дна в небольшом количестве были и раньше. Заиление песков очень способствует их размножению и расселению. На второй год они размножаются в массах, особенно крупный невольский лимнодрил, в результате чего русла по донной фауне начинают выделяться среди затопленной суши.

Значение «исходных биофондов» сказывается главным образом на скорости заселения русел и поймы лимнодрилами и другими тубифицидами, но и здесь важнее не только первоначальное количество их в бывших водоемах, но и возможность их массового развития в новых условиях водохранилища.

На руслах мотыль в это время если не преобладает, то имеет не меньшее значение, чем тубифициды, на затопленной же суше преобладает явно, хотя его численность и биомасса уже значительно падают. Падение количества мотыля и общей биомассы бентоса на второй год наблюдается повсеместно в обоих водохранилищах во всех районах и осеннего, и весеннего затопления. Исключение составляют только те русловые участки, в которых в первый год сохранялась проточность, исчезнувшая на второй год, что создало возможность появления мотылей и развития тубифицид.

На третий год количество мотыля повсеместно настолько уменьшается, что он теряет преобладающую (а иногда даже и вообще сколько-нибудь заметную) роль в общей биомассе бентоса. Вместе с тем везде, в том числе и на затопленной суше, возрастает роль тубифицид, часто и сфериид. По затопленной суше и бывшему песчаному руслу распространяются и крупные моллюски. Донная фауна ранее сильно отличавшихся по населению разных биотопов водохранилища приобретает большое сходство и по составу, и по количеству, и даже по сезонной динамике. Складывается сравнительно небогатый набор типично донных форм, без примеси фитофильных, и по всему водоему распространяется однообразие. Различие исходных наземных угодий совершенно не сказывается на распределении бентоса, и даже весьма различные по плодородности почвы Куйбышевского и Горьковского водохранилищ заселяются очень сходной фауной.

¹ Большое значение проточности как фактора, тормозящего наступление мотылевой стадии, видно на Сталинградском водохранилище. По С. М. Ляхову (1961), в этом водохранилище в течение всего первого года сохранялись некоторые скорости течения (0.1—0.2 м/сек. и выше); на русле Волги от разрушенных реофильных биоценозов сохранялись некоторые элементы, главным образом гаммариды, и хотя наблюдалось появление пелофильных тубифицид и мотыля, последний образовал большие скопления лишь в неспящих местах. Поэтому средняя биомасса бентоса на русле и затопленной суше составляла всего 1.5—6.3 г/м² в сентябре.

Одновременно еще больше понижается биомасса бентоса. Понижение биомассы бентоса на третий год (по сравнению со вторым) охватывает обширные пространства затопленной суши, т. е. по крайней мере 80% площади обоих водохранилищ и ложа бывших пойменных водоемов.

Выделяются только бывшие русла основных рек — Волги и Камы, отличающиеся более сильным развитием тубифицид и прежде всего лимнодрила. Однако только в Горьковском водохранилище развитие лимнодрилов на русле приводит к значительному повышению биомассы бентоса, в Куйбышевском же не дает такого эффекта.

Причина этой локализации тубифицид, в частности невского лимнодрила, на б. русле заключается несомненно в более интенсивном заилении последнего при сохранении благоприятного кислородного режима вследствие временной (особенно весенней) проточности русловых участков. Вследствие более слабого заиления бывшей суши она заселяется только более мелкими видами тубифицид. Но судя по сплошному распространению их и других элементов малоподвижной инфауны, распространение фауны по новообразовавшемуся водоему на третий год уже заканчивается или близко к завершению. Так как при этом совершенно исчезают фитильная и вагильная эпифауна и другие элементы, не свойственные не заросшему, более или менее заиляющемуся дну, и донная фауна по всему водоему приобретает однообразный состав, есть все основания считать, что процесс первоначального формирования бентоса заканчивается. Донная фауна к этому времени распределяется по водоему в основном в соответствии с распределением в нем экологических факторов (грунтов, проточности, кислородного режима, пищи), но независимо от того, как она была распределена ранее. Соответствие с прежним распределением возможно только в тех случаях, когда сохраняются прежние условия.

Во всяком случае и распределение, и состав бентоса очень приближаются к тому, что наблюдается в водохранилищах, существующих десятки лет. Признаком несформированности бентоса в его составе могло бы служить ограниченное число видов или сильно повышенная роль гетеротопных форм, тендипедид, заселяющих водоем гораздо быстрее моноотопных. Если мы сравним по этим показателям Горьковское водохранилище с Рыбинским (имеющим 20-летний возраст) и Ивановским (24-летнего возраста), то увидим следующее. В Горьковском водохранилище обитает (точнее встречается в дночерпательных сборах) такое же число видов тубифицид и сфериид, как в Рыбинском, что видно при сопоставлении списка видов (табл. 1) с данными Т. Л. Поддубной (1958) и В. И. Митропольского (1959). Роль тендипедид в общей биомассе бентоса в Рыбинском водохранилище, по моим данным (М.-Болтовской, 1955б), составляет на торфянистых илах около 65%, на серых илах предустьевых районов около 67%, в сильно заиленном Ивановском водохранилище, по данным В. Ф. Фенюк (1958), в среднем 52—55%, в Горьковском же водохранилище на сильно заиленных пойменных водоемах в 1958—1959 гг. даже менее 50%. В Горьковском водохранилище большие площади представляют почти незаиленную почву, на которой мало тубифицид и почти нет сфериид, но не потому, что они туда не проникли, а потому, что здесь нет подходящего субстрата, так как то же в еще больших масштабах наблюдается в Рыбинском водохранилище.

Можно сказать, что на третий год наступает третья стадия — стадия образования постоянных биоценозов, которые заменяют временный биоценоз мотыля, характерный для первых лет. Последний на затопленной суше существовал около двух лет, но на руслах

меньше, так как здесь уже осенью второго года мотыль потерял господствующую роль и фауна приобрела более полноценный характер.

Наблюдения 1959 г., произведенные на Горьковском водохранилище, показали, что на четвертый год существенных изменений в составе и распределении фауны уже не происходит. Сохраняется то же распределение бентоса с преобладанием лимнодрилов и более высокой биомассой на русле, такой же состав и такое же однообразие по всей остальной акватории. На бывшей суше наблюдаются признаки дальнейшего насыщения фауны малоподвижными пелофильными формами, но вместе с тем в большом количестве появляется *Glyptotendipes*, связанный с жесткими субстратами, и повсеместно сильно убывает количество сфериид. На руслах же наблюдается возрастание в среднем количества мотыля, вызванное появлением в отдельных местах его массовых скоплений.

В целом биомасса бентоса немного увеличивается, хотя остается на затопленной суше низкой (в среднем 3.4 г против 2.4 г/м² в 1958 г.), и средней на ложах пойменных водоемов и руслах (соответственно 7 г и 11.8 г/м² против 6.5 г и 9.5 г/м² в 1958 г.).

Описанные изменения в составе и биомассе бентоса в общем незначительны и могли бы быть приняты за обычные годовые флюктуации. Однако наблюдающееся все же повсеместно увеличение количества тендипедид и повышение средней (по большому числу проб) биомассы говорит о том, что произошло некоторое улучшение условий существования донной фауны.

Таким образом, время, необходимое для того, чтобы донная фауна нового водохранилища в основных чертах сформировалась, стабилизировалась, составляет всего несколько лет, т. е. оказывается значительно более кратким, чем это обычно предполагалось. По мнению Парселла (Purcell, 1939), «созревание» водохранилищ в отношении их гидрохимического режима и фитопланктона заканчивается в 3—5 лет, т. е. приблизительно за такое же время. Я думаю, однако, что для этих сторон жизни водохранилищ сроки еще меньше. Гидрологический режим устанавливается непосредственно после окончания заполнения водохранилищ и организации определенных колебаний уровня. Формирование гидрохимического режима заканчивается, по-видимому, с минерализацией органических веществ затопленного почвенно-растительного покрова, происходящей в основном в течение первого, отчасти второго года после затопления. За гидрохимическим режимом следует и фитопланктон.

Собственно говоря, фито- и бактериопланктон вследствие почти неограниченных возможностей распространения и краткости жизненного цикла составляющих его форм заселяет все водохранилище в полном «укомплектованном» составе уже в первые же месяцы. Немногим больше времени требуется для зоопланктона. При поступлении покоящихся стадий рачков и коловраток через воздух, питающую водохранилище реку и береговой сток заселение всего нового водоема и завершение жизненного цикла даже у форм, не имеющих партеногенеза (копепод), возможно в течение одного первого года. Но, естественно, если продолжается изменение режима самого водоема (повышение уровня, изменение водного режима и т. п.), то могут произойти изменения и в химизме, и в биологии, в частности в планктоне, как это происходит в любом давно существующем естественном водоеме. Вероятно, именно неустоявшийся режим новых водохранилищ и вызывал то, что по наблюдениям Парселла химизм и фитопланктон претерпевали изменения в течение нескольких лет.

Для флоры и фауны время формирования определяется временем, необходимым для расселения (распространения по всему водоему) и успешного приживания (размножения с завершением жизненного цикла) на новых местах, и для планктона оно измеряется не более чем годом. Для бентоса для этого требуется, как мы видели, несколько лет, причем имеют значение размеры водоема. Очевидно, в водохранилищах с широкими плёсами заселение затопленной суши (гомотопами) затягивается, но все-таки едва ли более, чем на пять—семь лет.

Дольше продолжается формирование зоны прибрежной высшей растительности, так как макрофиты распространяются пассивным переносом, в основном водой, семян и вегетативных зачатков и имеют сравнительно длительный жизненный цикл. Еще дольше должно идти формирование ихтиофауны. Хотя распространение рыб идет быстро, жизненный цикл

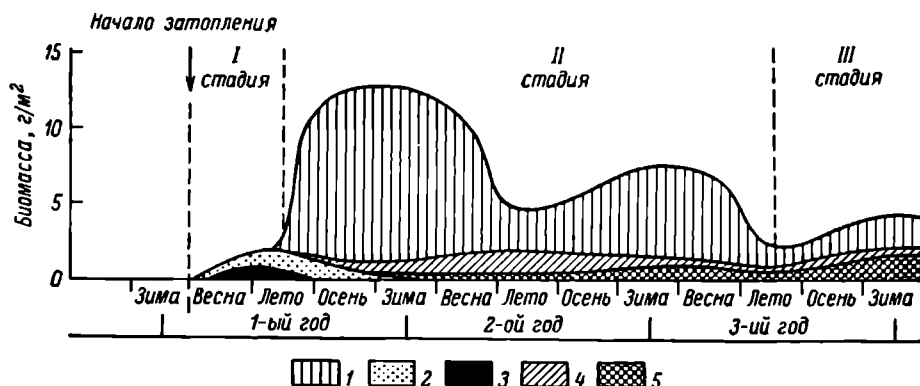


Рис. 29. Схема процесса формирования донной фауны на затопленной суши в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах при отсутствии проточности (с учетом сезонной динамики биомассы).

1 — донные гетеротопы — тендипедицы; 2 — фитофилы; 3 — почвенная фауна; 4 — подвижные гомотопы (пиявки, высшие ракообразные); 5 — малоподвижные гомотопы (олигохеты, моллюски).

многих из них длится долго. Ихтиофауну можно считать сформировавшейся тогда, когда сложится определенное соотношение видов, но для этого нужно, чтобы созрели или по крайней мере подросли поколения, родившиеся в водохранилище, т. е. уже при новых (не речных) условиях нерестово-малькового периода, причем не в первый год, когда эти условия исключительно благоприятны. Но все же и период формирования ихтиофауны не очень долг и во всяком случае не превосходит 10 лет (в течение которых созревают все массовые виды рыб).

Описанный здесь процесс первоначального формирования бентоса на затопленной суши в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах может быть изображен в виде схемы, показанной на рис. 29.

Эта схема передает ход формирования бентоса в водохранилищах с неширокими плёсами при отсутствии заметной проточности на затопленной суши и при не очень сильном заилении, при весеннем затоплении. Осеннее затопление изменяет картину только в ее самой левой части, касающейся почвенной и фитофильной фауны, которые появляются уже начиная с осени и большей частью исчезают к весне следующего года. Схема старается передать и характерные сезонные колебания биомассы

основных групп (тендипедид и тубифицид), а именно понижение в летние месяцы.

При более обширных плёсах общая форма кривой сохраняется, но нарастание биомассы малоподвижных гомотопов замедляется. При этом возможно и более сильное понижение общего уровня. Некоторый подъем в правой части связан с развитием прибрежных зарослей, улучшающих условия питания. То же можно предполагать при ежегодном летнем осыхании части прибрежной зоны.

В более упрощенном виде, без учета сезонных изменений, схема формирования бентоса представлена на рис. 30, отдельно для затопленной

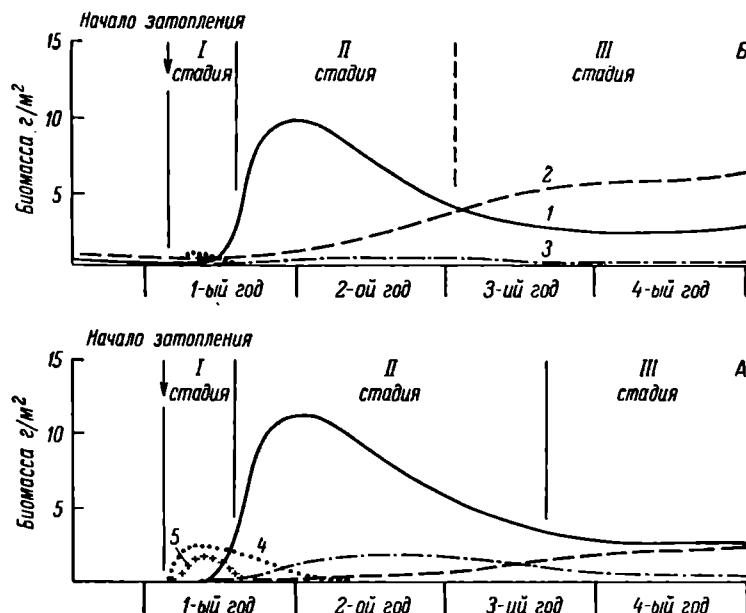


Рис. 30. Схемы формирования бентоса в волжских водохранилищах на затопленной суши (А) (при отсутствии проточности) и на затопленном русле реки (Б) (при слабой весенней проточности).

1 — донные гетеротопы — тендипедиды; 2 — малоподвижные гомотопы; 3 — подвижные гомотопы; 4 — фитофилы; 5 — почвенная фауна.

суши (А) и для затопленного русла основной реки (Б). Я думаю, что в таком виде эта схема подходит и для других волжских водохранилищ и может быть вообще для крупных водохранилищ на равнинных реках средней полосы СССР.

Эти схемы по форме кривых изменения биомассы очень напоминают известную кривую численности акклиматизируемого в новом местообитании вида, приведенную Л. А. Зенкевичем (1940). Это сходство, конечно, имеет определенные основания. Виды, вселяющиеся на впервые залитую водой и превращающуюся в водоем сушу, попадают в новое для них местообитание и, акклиматизируясь в нем, естественно переживают те же этапы: первоначальный («инкубационный»), в течение которого численность еще низка, затем этап бурного подъема, массового развития, постепенного угасания и др. Но в новом водохранилище массовому размно-

жению особенно благоприятствует исключительное изобилие пищи в первое время по затоплении.

Уровень биомассы бентоса на третий год в обоих исследованных водохранилищах был настолько низок (на затопленной суше в Горьковском средняя биомасса 2.4 г, в Куйбышевском 1.4—1.7 г/м²), что заставляет предполагать наличие в них в это время особенно неблагоприятных условий обитания водной фауны. Такой уровень характерен для отличающегося чрезвычайной бедностью в открытых частях Рыбинского водохранилища (по Т. Л. Поддубной (1958), средняя биомасса 2.2—2.5 г/м²) или заморных и дистрофных озер.

В литературе понижение биомассы бентоса в водоемах часто объясняют выеданием его рыбами. Однако для рассматриваемого случая это объяснение подходит мало. Популяция рыб-бентофагов не могла бы уже на третий год достигнуть таких размеров, чтобы вызвать массовое уничтожение бентоса.

Ихтиофауна водохранилищ формируется несомненно медленнее, чем фауна беспозвоночных. По отношению к Куйбышевскому водохранилищу, по мнению И. В. Шаронова, можно утверждать, что на третий и даже на четвертый год оно еще не насыщено ихтиофауной и процесс формирования рыбного населения еще не закончился.

Выедание бентоса рыбами-бентофагами должно отражаться главным образом на количестве крупных личинок мотыля, которые особенно выбираются рыбами из фауны. Однако, как мы видели, анализ популяций мотыля в Горьковском водохранилище в 1958 г. показал, что в июне—июле было очень мало мелких личинок, что свидетельствовало о маломощности, неурожайности нового поколения.

Если предполагать, как это делает, например, Г. В. Аристовская (1960) применительно к Куйбышевскому водохранилищу, что бентос в нем беден потому, что его выедают рыбы, которых, очевидно, много, то тогда можно заключить, что там, где бентос богат, выедание незначительно, так как рыб мало. Между тем обычно дело обстоит наоборот: так, наиболее богатые бентосом эстуарные участки Рыбинского водохранилища наиболее богаты лещом и другими бентофагами, и вообще высокая рыбопродукция наблюдается в водоемах с богатой фауной беспозвоночных. Вообще влияние рыб, как фактора, понижающего количество беспозвоночных, в данном случае бентоса, обычно сильно переоценивается и, вероятно, значительно меньше, чем влияние хищных беспозвоночных. Хороший пример этому приводит В. П. Луферов (1958), расчеты которого показывают, что в Волжском плесе Рыбинского водохранилища хищная личинка *Procladius* уничтожает приблизительно в 100 раз больше мотыля, чем лещ.¹ В Куйбышевском

¹ Это легко понять, если принять во внимание, что численность личинок *Procladius* в тысячи раз больше численности леща. Немногим уступает численность других хищных тендипедид из рода *Cryptochironomus*. В прибрежной зоне многочисленны хищники из различных групп (циклопы, клещи, пиявки, личинки некоторых тендипедид и других насекомых), количество которых неизмеримо больше, чем количество личинок и мальков рыб, истребляют несомненно гораздо больше беспозвоночных, чем рыбы. То же имеет место в толще воды открытых частей («пелагиали») волжских водохранилищ, где главными хищниками являются планктонные циклопы и хищные кладоцеры.

Стармах (Starmach, 1958) в своем обзоре польских водохранилищ пишет, что на основании некоторых наблюдений (к сожалению, он не указывает, каких именно) рыба использует не более 8—12% донной фауны, а остальное переходит в органическое вещество ила. Но, вероятно, и эти цифры преувеличены; во всяком случае в них входят потребленные рыбами хищные беспозвоночные, сами истребившие еще большее количество донной фауны.

и Горьковском водохранилищах на затопленной суше таким истребителем мотыля могли быть пиявки. Однако едва ли и они могли сильно повлиять на численность мотыля с его высокой плодовитостью, способностью к быстрому распределению и эвритопностью.

Причины крайне слабого развития бентоса на третий год следует искать, как я думаю, в характере донных отложений и условиях их образования.

Быстрое уменьшение количества бентоса и, в частности, тендипедид на второй год существования водохранилищ находит естественное объяснение в распаде и минерализации масс детрита, образовавшихся после затопления наземной растительности на площади водохранилища. Оно свойственно не только обследованным волжским водохранилищам, но и многим другим. В предыдущих статьях (М.-Болтовской, 1955а, 1955б) я приводил ряд подтверждающих это данных. За последние годы наблюдения на новообразовавшихся водохранилищах дали новые факты, иллюстрирующие повсеместное распространение этого явления. Так, сильное понижение биомассы бентоса наблюдалось на третий и четвертый год в Пермском (Камском) водохранилище (Остроумов, 1959). То же наблюдалось и в значительно южнее расположенном Цимлянском водохранилище, где биомасса бентоса на второй год существования водохранилища (несмотря на то, что в первый год затопление еще не закончилось) резко понизилась. В среднем биомасса уменьшилась в $2\frac{1}{2}$ раза, причем понижение ее наблюдалось по всем районам и биотопам (Дзюбан, 1957). На третий год по октябрьским сборам биомасса оказалась выше, чем на второй, но по майским и июньским понизилась еще больше (Мирошниченко, 1958). Понижение биомассы бентоса из года в год после первых лет заполнения обнаружено и в Мингечаурском водохранилище (Касымов, 1959), и в Джезказганском водохранилище в Средней Азии (Малиновская, Горюнова, Агапова, 1959).

Можно было бы привести еще много таких примеров, относящихся к водохранилищам различных областей СССР.

Аналогичные явления наблюдались и в западноевропейских и американских водохранилищах. О понижении продуктивности водохранилищ после первых лет писали Эллис (Ellis, 1940), Харрис и Сильви (Harris a. Silvey, 1940), Нарсэлл (Nursall, 1952) и другие авторы. Раусон (Rawson, 1958) подчеркивает, что в Северной Америке неуклонное понижение продуктивности после кратковременного богатства в начальный период есть широко распространенное и характерное для водохранилищ явление. Изменением продуктивности, точнее кормовой базы рыб, объясняется, по Руннстрёму (Runnström, 1955), то, что после образования водохранилищ на реке или озере темп роста рыб сначала повышается, а потом сильно понижается. Об ухудшении условий питания рыб-бентофагов в равнинных водохранилищах на третий год говорит и Г. В. Никольский (1948).

Очевидно, мы имеем дело с общей закономерностью, свойственной всем новообразовавшимся водохранилищам по крайней мере умеренного пояса, при образовании которых затопляется какая-то площадь суши с почвенно-растительным покровом. Общность явлений, происходящих в первые годы, заключается не только в характере изменений биомассы, но и в составе бентоса. Свойственное волжским водохранилищам господство тендипедид и особенно мотыля наблюдалось и в водохранилищах других бассейнов СССР, как например в Пермском (Грандильевская—Дексбах, 1959), Цимлянском (Иоффе, 1954), Кара-Чумышском, бассейна Оби (Благовидова, 1959), Каховском (Лубянов, 1957) и многих др., а также в водохранили-

щах Северной Америки (Nursall, 1952; Wickliff a. Roach, 1937). По Герсбахеру (Gersbacher, 1937), в американских реках первым биоценозом, развивающимся при остановке течения и заилиения, оказывается, как правило, «хириномусовый» (мотылевый). В водохранилищах средней полосы Союза ССР в первые годы основным видом мотыля везде оказывается, как правило, один и тот же вид — *Tendipes plumosus*, очень распространенный также в осушной зоне (Себенцов, Мейснер, Михеев, 1953).

Наблюдалось и сходство в характере распределения бентоса в первые годы, в частности локализация его на второй-третий год в русловых участках, на которые в меньшей степени распространялось общее понижение биомассы (Дзюбан, 1957; Благовидова, 1959, и др.).

Вообще относительное значение русла и суши имеет очень важное значение и определяет и состав донной фауны, и ход ее формирования. Я думаю, что подразделение водохранилищ на такие, в которых этого понижения биомассы не происходит, и такие, в которых оно происходит, предлагаемое Ц. И. Иоффе (1958),¹ можно заменить подразделением на водохранилища тех двух морфометрических типов, о которых пишет Г. Вундш (Wundsch, 1949). Вундш различает водохранилища типа «Rinnensee» желобо- или каньонообразные, относительно глубокие и узкие, и водохранилища типа «Flächensee», т. е. равнинных озер, относительно мелководные и широкие.

В водохранилищах первого типа очень значительную, а иногда и большую часть площади дна составляет русло реки; поэтому их донная фауна формируется особенно за счет тубифицид, как это наблюдалось в русловых участках исследованных нами водохранилищ. К этому типу относится, например, Днепровское водохранилище. В этих водохранилищах падение биомассы после первого года не так сильно, так как интенсивное размножение тубифицид компенсирует убыль мотыля. Если суша почти не затопливается, этого падения может и совсем не быть, поскольку могло и не быть массового размножения мотыля в первый год. В водохранилищах второго типа (типа равнинных озер) преобладает залитая суша, поэтому их фауна формируется прежде всего за счет тендипедид, особенно мотыля, дающих в первый же год массовую вспышку, сменяющуюся убылью в последующие годы. Но для образования высокой биомассы в первый же год необходимо не только наличие затопленной и заросшей травами (не безжизненной) долины, но и прекращение проточности (чтобы течение не уносило детрит). При этих условиях поверхность грунта и в значительной степени толща воды насыщаются питательными веществами, обуславливающими наблюдающееся обычно бурное развитие бактериальной флоры. Эффект, получающийся от затопленного почвенно-растительного покрова, совершенно аналогичен эффекту от затопления «летовавших» (остававшихся без воды в течение целого года) рыбоводных прудов. На это обстоятельство и вообще на важное значение почвенно-растительного покрова обращал внимание еще давно Тинеманн (Thienemann, 1911),² а позже и другие исследователи.

¹ Ц. И. Иоффе (1961) придает главное значение накоплению планктогенного детрита и считает, что в водохранилищах, претерпевающих понижение биомассы, этот детрит образуется крайне медленно вследствие торфяно-болотистого водосбора. Но мы видели, что понижение биомассы происходит и в водохранилищах, ложе и водосбор которых не имеют болот.

² В этой интересной работе, представляющей одну из первых работ по биологии водохранилищ, Тинеманн подметил и другие характерные черты этих водоемов. Так, несмотря на то что он имел дело не с мелководными равнинными, а глубокими горными (вестфальскими) водохранилищами, он указывает на те же особенности в их фауне — недоразвитость прибрежной фауны, бедность бентоса, резко выраженное доминирование тендипедид.

дователи (Себенцов, Мейснер и Михеев, 1953; М.-Болтовской, 1955а; Wright, 1954; Schröder, 1959; Starmach, 1958, и др.).

Райсон (Rawson, 1958) пишет, что удобрение новообразовавшегося водохранилища смываемыми из затопленной суши органическими веществами создает начальную, скоро проходящую стадию ложной эвтрофии или мезотрофии.

Вследствие этого, с точки зрения классификации водоемов по степени трофии, водохранилище в первые годы своего существования может перейти из одного типа в другой. Как правильно указывает Штепанек (Stěpanek, 1960), при определении типа водохранилища по разным показателям (по степени трофии, сапробности или биологической продуктивности) прежде всего необходимо учитывать возможность его быстрых изменений со временем. По мнению Штепанека, изменение типа может произойти не только с возрастом, но даже в разные сезоны года.

При ежегодном затоплении осушной зоны водохранилищ, как и при дополнительном повышении их уровня, до некоторой степени воспроизводятся явления первого года (Haempel u. Stundl, 1943; Wright, 1954; М.-Болтовской и др., 1958). Шредер (Schröder, 1956) указывает, что ежегодное осушение прибрежной зоны и зарастание ее травами компенсирует отсутствие во многих водохранилищах с сильным колебанием уровня настоящей литорали с ее зарослями.

Таким образом, понижение продуктивности и, в частности, количества бентоса в новом водохранилище через два-три года после его образования столь же закономерно и неизбежно, как и высокая продуктивность в первый год, если только происходит затопление суши, а последнее неизбежно при повышении уровня.¹ В большинстве же водохранилищ, как указывает П. А. Дрягин (1957), затопленная суша составляет 80—90% их общей площади.

Однако это положение встретило резкие возражения со стороны М. Ф. Ярошенко (1957) и А. И. Набережного (Ярошенко и Набережный, 1959). Основываясь на том, что в изучавшемся ими Дубоссарском водохранилище биомасса бентоса на второй год (в 1956 г.) была выше, чем на первый год (в 1955 г.), эти авторы считают, что мой вывод, как они выражаются, о «постепенном затухании в развитии донной фауны, в крупных водохранилищах» «совершенно неправилен, поспешен и неприменим к водохранилищам на южных реках». Однако рассмотрение материалов по Дубоссарскому водохранилищу показывает, что в 1955 г. оно было далеко не заполнено до проектного горизонта и сохраняло явственную проточность, препятствовавшую сильному развитию мотыля. Кроме того, это водохранилище очень узко и имеет сравнительно очень незначительную площадь затопленной суши, которая и была затоплена в основном на второй год. На третий же год, в 1957 г., как видно из другой статьи М. Ф. Ярошенко (1959), повышение количества бентоса приостановилось; численность донных животных уже уменьшилась, биомасса же несколько повысилась (средняя с 20.72 до 22.68 г/м²), но за счет увеличения количества олигохет и моллюсков, т. е. обитателей русла, в то время как биомасса мотыля и других тендипедид очень сильно упала. Таким образом, ход развития фауны в Дубоссарском водохранилище не опровергает, а подтверждает

¹ Таким образом, в первый (а при постепенном заполнении и на второй) год существования водохранилища обладает большими запасами кормовой базы для рыб. Это важно учитывать при рыбохозяйственном использовании водохранилищ, которые следует планировать так, чтобы максимально использовать мощную кормовую базу первых лет.

ту схему, которая была намечена мною для волжских водохранилищ. Впрочем, сам М. Ф. Ярошенко (1959) во второй статье уже не оспаривает моего положения о падении биомассы после временного подъема.

Но эффект от затопленного почвенно-растительного покрова, быстро сказывающийся на фауне, вместе с тем довольно кратковремен. По некоторым наблюдениям (Фенюк, 1958; М.-Болтовской и др., 1958) влияние распадающейся растительности на бактериальную флору и через нее на численность беспозвоночных распространяется в пространстве на незначительное расстояние и во времени — ненадолго. По-видимому, уже через несколько месяцев после затопления суши поступление детрита резко сокращается. По Н. Г. Фесенко и В. И. Рогожину (1958), в Цимлянском водохранилище главная масса нестойкого органического вещества затопленной растительности, очевидно, окислялась в течение первого года, так как на второй год ее влияние на газовый режим водоема уже не замечалось. Убыль в количестве мотыля и других тензидипид на второй год следует рассматривать, как результат резкого ухудшения условий питания личинок (а в связи с этим и ухудшения роста и повышения смертности).¹ Дополнительное повышение уровня водохранилища в 1957 г. должно было дать новые массы питательного детрита. Но в Горьковском водохранилище это повышение было очень небольшим (на 2—3 м). В Куйбышевском водохранилище оно было значительно больше (на 7—8 м), но, очевидно, в его нижней половине новые затопленные площади были все же гораздо меньше затопленных ранее, и запасы питательных веществ в общем сильно понизились. Но, вероятно, если бы этого дополнительного затопления не было, обеднение бентоса было бы выражено еще сильнее и уже на второй год достигло бы такой степени, какой оно достигло на третий год.

Но уровень развития бентоса особенно тензидипид на третий год в обоих изученных водохранилищах настолько низок, что заставляет предполагать не только ухудшение, но крайне неблагоприятные условия питания, состояние голода. Отчего же могло возникнуть такое положение?

После распада затопленной наземной растительности поступление детрита должно было резко сократиться. Водная и прибрежно-водная растительность даже на третий год, в 1958 г., была еще очень слабо развита. Источником детрита, кроме стока рек Волги и Камы (мало изменяющегося вследствие их зарегулированности), мог быть планктон.

Опубликованные к настоящему времени данные по планктону рассматриваемых водохранилищ не позволяют ясно представить себе ход его формирования. Все же по нескольким статьям (Мороховец, 1959; Приймаченко, 1960; Стройкина, 1960) можно сделать заключение, что в Куйбышевском водохранилище фитопланктон в первый год был богат, а на второй и третий годы биомасса его понизилась и цветения ослабели. По зоопланктону этого водохранилища есть лишь данные К. Н. Соколовой (1958), по которым на второй год численность зоопланктона и, в частности, рачков увеличилась. Следует, однако, учитывать, что сборы производились в другие месяцы, чем в первый год, что очень затрудняет сравнение. По Горьковскому водохранилищу есть лишь статья Л. А. Лоханиной (1959) о зоопланктоне за первый год, но к этому можно добавить ее устное сообщение, со-

¹ В южных водохранилищах на реках Понто—Каспия общая биомасса бентоса на второй год может не упасть и даже повыситься за счет дрейссены, как это наблюдалось в Куйбышевском и можно ожидать в Сталинградском и Каховском водохранилищах. Однако здесь мы имеем дело с продолжающимся ростом осевших еще в первый год моллюсков (численность которых может даже уменьшиться), ни в какой мере не свидетельствующем о повышении продуктивности водоема.

гласно которому биомасса зоопланктона в последующие годы сильно понизилась (на второй год не менее, чем вдвое).¹ Надо, однако, сказать, что значение планктона как источника детрита, по-видимому, невелико. Как указывает С. Г. Лепнева (1950), отмирающие планктонные организмы обычно минерализуются настолько быстро, что в значительной части даже не доходят до дна.²

Вместе с тем в водохранилище несомненно продолжал идти процесс заноса дна взвешенными наносами, начавшийся сразу же после перекрытия русла плотиной. Эти наносы состоят в основном из минеральных частиц разных фракций, приносимых рекой и поступающих в воду в результате размыва берегов волнениями. Наблюдений над заносом Горьковского и Куйбышевского водохранилищ Институтом биологии водохранилища не производилось. Можно предполагать, что в Горьковском водохранилище речные взвеси осаждались преимущественно в его речной части, в то время как в озерной преобладали глинистые взвеси от размываемых берегов.³ Очень хорошо было заметно отложение первых продуктов такого размыва (вероятно, от земляных работ) уже в первые месяцы после образования Горьковского водохранилища. Эти отложения имели желто-бурый цвет, сильно отличаясь этим от более темных иловых отложений детритного происхождения, сменивших их позже. Но после отложения и распада основных масс детрита минеральные продукты продолжающегося размыва берегов должны были вновь получить преобладание. Естественно, что для форм, питающихся на поверхности грунта, условия питания должны были сильно ухудшиться. Хорошо известно отрицательное влияние, которое оказывает интенсивное осаждение неорганических взвесей на донную фауну. Заиление и занос водохранилищ отложениями — фактор первостепенной важности для продуктивности водохранилищ, на что указывали многие авторы (Жадин, 1950; Abdin, 1949, и др.). К чему приводит интенсивное заиление водохранилищ, расположенных на быстротекущих реках с водой, насыщенной взвесями, видно, например, на Фархадском водохранилище, в котором, по В. Е. Ожеговой (1959), в течение ряда лет шло непрерывное обеднение и через 7—8 лет биомасса бентоса оказалась в среднем около 1 г/м², и на Ташкепринском водохранилище, где через 12—15 лет после его образования биомасса бентоса составляла в разные месяцы в среднем 0.37—2.17 г/м² (Осипов, 1955; Синягина, 1958). Еще более яркий пример представляет Храмское водохранилище, где, по В. В. Овинниковой (1959), к 1958 г. в бентосе осталось только два (!) вида беспозвоночных, дававших среднюю биомассу между 0.02 и 2.43 г/м². При этом донные

¹ По мнению И. В. Баранова (1961а), на основании количества растворенных биогенных соединений можно считать, что на третий год в Горьковском водохранилище наступило снижение «трофического уровня». В своей другой, только что вышедшей работе Баранов (1961б) пишет, что «в становлении преобладающего числа водохранилищ» можно различать три фазы: вспышки трофии, трофической депрессии и вторичного постепенного повышения трофии. Первая и вторая фазы, возможно, соответствуют второй и третьей из выделенных мною стадий формирования бентоса. Но нужно заметить, что степень трофии, определяемая количеством растворенных биогенов, так же как и зависящего от них фитопланктона, не может служить верным показателем биологической продуктивности по вторичным (гетеротрофным) звеньям в таких водоемах, как волжские водохранилища, где основным источником пищи для животных служит, по-видимому, детрит.

² Панцири и покровы копепод и коловраток, по всей видимости, также скоро полностью распадаются. В сапропелях из животных остатков встречаются почти исключительно раковинки кладоцер и корненожек (Кордэ, 1956).

³ Этот источник наносов труднее поддается учету и в книге Г. И. Шамова (1939) о заилении водохранилищ почти не рассматривается, хотя его роль может быть очень велика.

беспозвоночные страдают не от дефицита кислорода, а скорее всего от затруднений с питанием, доходящих до полной невозможности добывать пищу среди масс минеральных наносов. По наблюдениям Эллиса (Ellis, 1936), в американских водохранилищах двустворчатые моллюски (униониды) погибали при накоплении слоя отложений толщиной от 0.5 до 2.5 см.¹

Данные исследований грунтов Горьковского водохранилища, произведенные И. В. Барановым (1961а), показали, что во многих местах верхние слои грунта в 1958 и уже даже в 1957 г. содержат меньше органического вещества, чем лежащие несколько глубже — на глубине 1—2 см. Отсюда можно сделать заключение, что отложения, более богатые органическими веществами и, вероятно, пищей для беспозвоночных, погребены под отложившимся позднее слоем, состоящим преимущественно из минеральных продуктов размыва берегов.

Аналогичное явление наблюдал Нарсэлл (Nursall, 1952) в американском водохранилище Альберта, где уже на второй, а тем более на третий год слой растительных остатков («листовая подстилка») был перекрыт сначала серым илом, поверх которого затем отложился слой глинистых эрозионных взвесей.

В 1959 г. Г. Л. Марголиной были собраны образцы грунтов из разных частей Горьковского водохранилища. В полученных, преимущественно трубчатыми приборами, колонках донных отложений сначала отделялся наил (полужидкий верхний слой толщиной до 1 см), а затем нижележащий монолит грунта подразделялся на слои толщиной 2—3 см. Каждый слой подвергался химическому анализу с определением общего количества органического вещества, отношения азота к углероду и количества усвояемого (гидролизуемого) и неусвояемого азота. По данным Г. Л. Марголиной, количество органического вещества в нижележащих слоях в 1959 г. обыкновенно было меньше, чем в вышележащих, но количество легко усвояемых азотистых соединений, наиболее важных с точки зрения пищевой ценности, часто оказывалось в нижележащих слоях повышенным. Отношение легко усвояемого азота к общему количеству органических веществ в слое, лежащем непосредственно под наилом (а иногда и глубже) в ряде случаев оказывалось выше, чем в наиле. Это наблюдалось на створе озерной части как на русле, так и на пойме.

Таким образом, в 1958 и 1959 гг. верхние слои ила грунта в Горьковском водохранилище оказались беднее пищей, чем нижележащие. Правда, по данным химического анализа мы не можем сделать заключение об их, так сказать, абсолютной пищевой ценности. Но другой возможный показатель пищевой ценности донных отложений или воды — количество бактерий, — как мы видели, дает еще меньше. Кстати, по данным той же работы Г. Л. Марголиной, количество бактерий в грунтах Горьковского водохранилища в 1959 г. оказалось в среднем таким же, как в 1957 г. (8.4 млрд/г).

Своеобразное распределение органических, в том числе легко усвояемых, веществ в грунтах объясняет нам характерное для всех биотопов обоих водохранилищ явление, наблюдавшееся на третий (и четвертый) год: усиленное развитие тубифицид. Распространение тубифицид по затопленной суше можно считать процессом естественным и неизбежным; но обращает на себя внимание, особенно в Горьковском водохранилище, массовое

¹ И. В. Старостин (1955) на примере водохранилищ Мургаба показывает обратную зависимость между количеством взвешенных наносов и биомассой бентоса. По его данным, при 300 г/м³ взвешенных наносов биомасса бентоса составляла 0.06 г/м³, т. е. была ничтожно мала.

размножение этих червей, в том числе невского лимнодрила, на третий и четвертый год в русле Волги. В то время как количество мотылей убывало, количество лимнодрилов возрастало. Это могло объясняться тем, что при оскудении пищевых запасов в верхнем слое — нижележащие слои содержали их еще достаточно и давали возможность интенсивного питания и массового размножения тубифицид. Как известно из исследований многих авторов (Thienemann, 1954; Константинов, 1958; Шилова, 1958б), мотыль питается, отфильтровывая детрит и микрофлору из придонного слоя воды или собирая детрит с поверхности ила. Хотя личинки мотыля нередко довольно глубоко зарываются в ил, отверстия их трубок (домиков) открываются на их поверхность. Поэтому они реагируют на интенсивное заиление и угнетаются обилием осаждающихся на дно минеральных взвесей.¹ В противоположность мотылям, тубифициды, располагаясь в грунте почти вертикально головным концом вниз, питаются, заглатывая ил на некоторой глубине. По данным Т. Л. Поддубной и Ю. И. Сорокина (1961), лимнодрилы (*L. newaensis*, *L. hoffmeisteri*) питаются главным образом в слоях ила, лежащих на глубине 2—5 см под его поверхностью. В этих слоях, погребенных под более минерализованными отложениями, очевидно, сохранялось еще много легко усвояемых органических веществ.

Можно сказать, что лимнодрилы доедали пищу, недоеденную мотылями в первые годы.

Поступление новых партий органического вещества на поверхность грунта можно ожидать при образовании больших зарослей водной и прибрежно-водной растительности, продуцирующей детрит, или при осушении прибрежных зон еще в летние месяцы, так что они успевали бы до зимы зарастать наземными травами.

Однако водная и прибрежно-водная растительность в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах вплоть до третьего, 1958 г., как я указывал, была крайне слабо развита. Колебания же уровня в Горьковском водохранилище в 1957 и 1958 гг. (и позднее) были очень незначительными и происходили только в зимние месяцы, так что возможность зарастания осушной зоны наземными травами была исключена.

В Куйбышевском водохранилище зарастание тоже практически не могло произойти, так как в 1957 г. уровень в середине сентября понизился всего на 0.5 м и остановился, а сильно понижаться стал только в конце ноября.²

На четвертый год, в 1959 г., в Горьковском водохранилище, как упоминалось выше, водная растительность все еще была очень слабо развитой. Для растительности это был третий год, так как проектный горизонт был достигнут на второй год существования водохранилища. Все же формирование пояса макрофитов уже началось и должно было увеличиться поступление в воду растительного детрита.

Как пойдет развитие бентоса в последующие годы?

¹ По-видимому, *Tendipes* в этом отношении более чувствителен, чем другие нехищные тендипедиды. Хорошим примером этого служит распределение тендипедид в Ташкепринском водохранилище, где в верхних, сильно заносимых наносами частях обитают только мелкие тендипедиды (виды *Tanytarsus*, *Polypedilum* и др.), а в средних частях появляются мотыли, преобладающие в нижнем, приплотинном районе (Никольский и Центилович, 1955; Осипов, 1955).

² П. В. Тюрин (1961) относит оба водохранилища к числу водохранилищ с сильной зимней сработкой уровня при почти постоянном уровне в остальное время года и считает, что такой уровень режим весьма неблагоприятен для их рыбопродуктивности.

Прежде всего можно не сомневаться в том, что характер затопленных наземных угодий не будет и в дальнейшем иметь никакого значения для бентоса, если не считать остатков древесной растительности, как субстрата для дрейссены и других эпибионтов. Но на долгое время сохранится еще значение русел как углубленных ложбин — очагов усиленной аккумуляции отложений в одних (преимущественно нижних) частях водохранилищ и, напротив, осей проточности, по крайней мере весенней (и мест локализации песчанистых грунтов) — в других частях.

Несомненно сформируются неизбежно связанные с деятельностью волн прибрежные отмели с размытыми (песчанистыми преимущественно) грунтами в открытых частях водохранилищ и зона прибрежных зарослей макрофитов — в защищенных частях их, за островами, в заливах и устьях рек. Первые будут очень обеднены донной фауной, вторые будут богаче ею, но главным образом населены фитофильными биоценозами.

Правда, образованию типичной озерной «литорали» с характерным для нее рельефом (прибрежная отмель и затем свал) в водохранилищах препятствует сильное колебание их уровня. По мнению Шредера (Schröder, 1956), в водохранилищах литораль с характерной для нее фауной вообще отсутствует. Однако это справедливо только для таких водохранилищ, как описываемые Шредером германские, в которых уровень падает на десятки метров (на 27—40 м). В волжских водохранилищах колебания уровня не превосходят 5—6 м, и обычно уровень мало изменяется в течение нескольких летних месяцев. Поэтому в течение времени, как можно видеть по Рыбинскому и Иваньковскому водохранилищам, в них образуется мелководная прибрежная зона, хотя она зарастает слабее, чем в озерах, и ее фауна недоразвита. Наиболее устойчив уровень в Горьковском водохранилище, где он понижается только на 2 м в зимний период, и здесь может образоваться более или менее типичная озерная «литораль» с ее фауной. Зимнее понижение уровня не очень сильно угнетает фауну и флору побережья, хорошо приспособленные к вмерзанию в лед в покоящихся или даже активных стадиях. По мнению В. А. Экзерцева (1960 г.), в Горьковском водохранилище следует ожидать сильного развития прибрежно-водной растительности.¹

Образование отмелей и прибрежной зоны макрофитов будет означать расчленение водохранилища на зоны по вертикали, характерное для каждого крупного водоема. Можно сказать, что к этому времени и наступит четвертая, последняя стадия «окончательного формирования» водохранилища и его фауны. Однако следы происхождения водохранилища могут оставаться еще очень долгое время в рельефе дна. Руслу рек сохраняются десятки лет и, например, в Рыбинском водохранилище, имеющем 20-летний возраст, отчетливо прослеживаются по всей длине, имея значительно большие глубины, чем пойменные области. Рельеф суши с его речными долинами, как известно, хорошо сохраняется даже на дне морей, испытавших трансгрессию в ледниковую эпоху, как например в Атлантическом океане у берегов Франции (Линдберг, 1957).

Лишь массовое поступление взвесей, наблюдающееся в водохранилищах на насыщенных взвесями реках, может стереть все следы прошлого (и привести к исчезновению водохранилища).

Но и после формирования прибрежной зоны основная часть площади водохранилищ будет населена фауной примерно такого же характера,

¹ По предварительным данным, в 1960 г. в этом водохранилище наблюдалось значительно более сильное зарастание побережья (особенно злодеей), чем в 1959 г.

как и в 1958—1959 гг. Нет оснований ожидать каких-либо существенных изменений в составе донной фауны. Можно предполагать только, что произойдет некоторое повышение биомассы в связи с большим поступлением детрита от развившейся зоны прибрежных макрофитов.¹

Весьма возможно, что это зависит от ширины плёсов и относительной роли зоны макрофитов, связанной с изрезанностью береговой линии. На это указывал в применении к озерам Уэлч (Welch, 1952); позже при сравнении водохранилищ Верхней Волги и Белого озера такая зависимость была показана нами (М.-Болтовской и Митропольский, 1959).

По всей вероятности, верхний предел биомассы бентоса в волжских водохранилищах близок к 10 г/м^2 .

Биомасса такого порядка (в средних числах) наблюдается в небольших водохранилищах бассейна Верхней Волги, Угличском и Ивановском ($9\text{--}10 \text{ г/м}^2$) и Учинском ($8.2\text{--}11.2 \text{ г/м}^2$) (Фешук, 1959; Соколова, 1959). В этих водохранилищах, обладающих сильно изрезанной береговой линией, зона макрофитов хорошо развита. Донные отложения в Учинском и других подмосковных водохранилищах, по Н. Д. Стариковой (1959), содержат большое количество легко усвояемых органических веществ и формируются в основном за счет растительности этой зоны. Если судить по конфигурации и изрезанности береговой линии, Горьковское и Куйбышевское водохранилища будут иметь менее развитую прибрежную растительность, чем верхневолжские, и должны быть беднее их бентосом, но богаче, чем Рыбинское. Во всяком случае пока нет оснований ожидать, что оправдаются прогнозы В. И. Жади́на (1948) и Г. В. Аристовской (1953), предсказывавших биомассу бентоса на основных площадях Куйбышевского водохранилища (на затопленной суше) $10\text{--}30 \text{ г/м}^2$, и на руслах рек $24\text{--}41 \text{ г/м}^2$. Биомасса бентоса в этом водохранилище уже на второй и третий год неожиданно опустилась до уровня настолько низкого, что его даже трудно было представить.

В своей первой статье по этому водохранилищу (М.-Болтовской, 1959), предвидя неизбежное падение биомассы после первого года, я все же предполагал, что оно будет богаче бентосом, чем Рыбинское, но получилось наоборот.

Почему из двух исследованных водохранилищ значительно беднее бентосом (ко времени его первоначального формирования) оказалось Куйбышевское? Казалось бы, более южное местоположение (более длительный вегетационный период), более плодородные почвы и более ценный в кормовом отношении травяной покров обещали более высокую продуктивность этого водохранилища, чем Горьковского. Приходится предположить, что и здесь сказывается влияние размеров и конфигурации и еще до развития зоны зарослей меньшее по площади и объему Горьковское водохранилище получает относительно больше питательного детрита с берегов и из притоков.

Если это так, то возможно, что это различие сохранится и в дальнейшем. Но вообще предсказать уровень развития бентоса трудно, и главное затруднение здесь заключается в том, что мы не знаем и не можем даже приблизительно оценить относительное значение растительного детрита, как источника пищи, и минеральных продуктов размыва, как материала,

¹ Однако в 1960 г., на пятый год существования Горьковского водохранилища, этого повышения не наблюдалось: напротив, имеющиеся данные свидетельствуют скорее об ее понижении. На Чкаловском створе в 1960 г. средняя биомасса на русле, правда, повысилась до $15\text{--}18 \text{ г/м}^2$, но на затопленной суше, составляющей, как указывалось, до $7/8$ общей площади, понизилась более чем вдвое и была всего $1.2\text{--}1.7 \text{ г/м}^2$.

затрудняющего использование первого или даже преграждающего доступ к нему.

Для выяснения факторов, управляющих продуктивностью водохранилищ, первостепенное значение имеет изучение источников, пищевого значения и распространения по водоему органического детрита, поступающего в водохранилище.

Едва ли можно сомневаться в том, что именно детрит и представляет собою основной запас питательных веществ для гетеротрофного населения водных водохранилищ. В этих водоемах, как и во многих других мелководных водоемах средней и южной полосы (рыбхозах, лиманах), главное направление трофических связей идет прямо от детрита к бактериям и беспозвоночным, минуя биогенные соединения и первичных продуцентов — водорослей. Поэтому продуктивность гетеротрофных звеньев в таких водоемах зависит в основном от количества и качества поступающего в них органического детрита. Последнее же зависит от стока питающих рек, характера окружающей местности и колебаний уровня, определяющих режим прибрежной зоны. Но очень крупные водохранилища с широкими плесами представляют собою искусственно задерживаемые плотиной массы воды, огромный объем которых чрезмерно велик по отношению к стоку, который они получают. Объем стока, определяющий размеры водоема, находится в соответствии с рельефом местности, в которой расположено его ложе. При сооружении плотины это соответствие нарушается. Сток с его питательными веществами — детритом — оказывается несоразмерно малым. В крупном водохранилище поступление детрита из прибрежных зарослей или из осушной зоны может оказаться недостаточным, планктон же обычно быстро минерализуется и планктонный детрит играет второстепенную роль.

Не в этом ли заключается причина того, что во многих крупных водохранилищах, даже не подвергающихся интенсивному заносу, бентос по сравнению с озерами обеднен или очень беден (Рыбинское, Пермское, Мингечаурское, Цимлянское и др.). По мнению некоторых американских исследователей (Rawson, 1958, и др.), низкая биологическая продуктивность свойственна большинству «созревших» водохранилищ. Хотя это, на мой взгляд, нельзя безоговорочно распространять на малые водохранилища, среди которых некоторые достаточно богаты флорой и фауной, необходимо признать, что продуктивность крупных водохранилищ в общем невысока. Приведенные в этой работе материалы по Горьковскому и Куйбышевскому водохранилищам подтверждают это и заставляют устремить главное внимание на выяснение причин, обуславливающих эту низкую продуктивность. Можно приветствовать работы по акклиматизации беспозвоночных, начатые ГосНИОРХ в Куйбышевском водохранилище, хотя более эффективными представляются мне меры по регулированию колебаний уровня, определяющие состояние осушной зоны и прибрежных зарослей. Однако серьезная разработка мероприятий по повышению продуктивности водохранилищ невозможна, пока окончательно не выяснены факторы, от которых она зависит.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изложенные материалы позволяют ответить на поставленные во введении вопросы о ходе формирования бентоса водохранилищ.

1. Процесс формирования бентоса в исследованных водохранилищах продолжается недолго и в основных чертах заканчивается через три-пять

лет после их образования. Несколько задерживается только формирование фауны прибрежной зоны, зависящее от развития водной флоры. Но окончательное формирование фауны в водохранилище возможно лишь после того, как следы его происхождения скроются под влиянием размыва и осадкоотложения.

2. Формирование бентоса начинается со стадии разрушения реофильных (в реке) и фитофильных (в пойменных водоемах) биоценозов и заселения затопленной суши нестойкой, вскоре вымирающей фауной, представляющей смесь экологически-разнородных, в том числе почвенных, видов. В начале первого лета со вселением в водохранилище гетеротопных насекомых начинается вторая стадия — временного биоценоза с массовым развитием мотыля, развивающего высокую биомассу. На второй год количество мотыля и вследствие этого биомасса бентоса сильно понижается, но по затопленной суше распространяется гомотопная фауна — олигохеты и моллюски. Их распространение заканчивается на третий-четвертый год, когда наступает третья стадия — стадия постоянных биоценозов.

3. Первоначальное заселение водохранилища фауной за счет «биостока» в ходе его заполнения практически не оставляет следов. Первое массовое заселение происходит путем вторжения из воздуха гетеротопов — тендипедид. «Биофонды» в затопленных водохранилищем водоемах на этой стадии почти не играют роли. Они имеют некоторое значение позже, при заселении водохранилища гомотопами, которое ускоряется при наличии более крупных исходных водоемов.

4. Характер исходных наземных угодий также почти не имеет значения: различие в почвенно-растительном покрове почти не сказывается на интенсивности заселения мотылями на первый год и гомотопами — в дальнейшем. Существенно лишь наличие древесных остатков, как субстратов для литофилов.

Основное значение для продуктивности водохранилища по бентосу (а вероятно, и по планктону) имеет его гидрологический режим и количество органического детрита, поступающего в него извне.

По всей вероятности, эта схема формирования в общих чертах верна и для других равнинных водохранилищ умеренного пояса, имеющих обширные непроточные или временно проточные акватории.

Исследования по формированию фауны беспозвоночных в волжских водохранилищах могут быть закончены в ближайшее время, с окончанием формирования прибрежных зарослей (планктон несомненно уже давно сформировался).

Наиболее же важная задача дальнейших исследований — выяснение причин чрезвычайно низкого уровня, до которого опускается биомасса сформировавшегося бентоса в крупных водохранилищах Волги (и некоторых других рек).

ЛИТЕРАТУРА

- Аристовская Г. В. 1953. Основные показатели кормовой базы Куйбышевского водохранилища. Уч. зап. Казан. унив., т. 113, кн. 1.
Аристовская Г. В. 1958а. Кормовая база (бентос) зоны затопления Куйбышевского водохранилища. Тр. Татарск. отдел. ВНИОРХ, в. 8.
Аристовская Г. В. 1958б. Бентос Куйбышевского водохранилища в первый год его существования. Тр. Татарск. отдел. ВНИОРХ, в. 8.
Аристовская Г. В. 1960. Формирование бентоса Куйбышевского водохранилища в первые годы после полного заполнения водоема. Тр. Татарск. отдел. Гос НИОРХ, в. 9.

- Аутко Б. Ф. 1958. Некоторые данные по темпу роста язя Куйбышевского водохранилища. Тр. Татарск. отдел. ВНИОРХ, в. 8.
- Баранов И. В. 1958. Термический и гидрохимический режим Волги и Куйбышевского водохранилища в 1955—1957 гг. Тр. Татарск. отдел. ВНИОРХ, в. 8.
- Баранов И. В. 1961а. Термический и биогидрохимический режим Горьковского водохранилища. Настоящий выпуск.
- Баранов И. В. 1961б. Опыт биогидрохимической классификации водохранилищ Европейской части СССР. Изв. ГосНИОРХ, т. I.
- Белавская А. П. 1957. Береговая и водная растительность Куйбышевского водохранилища в первый год после наполнения. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 2.
- Белавская А. П. и Т. А. Павлова 1961. Растительность и почвы ложа Горьковского водохранилища. Настоящий выпуск.
- Бенинг А. Л. 1924. К изучению придонной жизни р. Волги. Саратов.
- Благовидова Л. А. 1959. Зоопланктон и зообентос Кара-Чумышского водохранилища. Кара-Чумышское водохранилище, как источник питьевого водоснабжения. Новосибирск.
- Буторин Н. В. 1959. Изменение элементов гидрологического режима Волги на участке Горьковского водохранилища в первый год его наполнения. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- Буторин Н. В. 1960. Гидрологические условия Куйбышевского водохранилища в годы его наполнения. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 3 (6).
- Грандильевская-Дексбах М. Л. 1959. Основные черты донной фауны и кормовой базы рыб Камского водохранилища в первые годы его существования (1955—1957 гг.). Совещ. по попр. эксплуатации Камского водохр. Пермь.
- Гуныко А. Ф. 1958. Влияние проточности водохранилища на состояние донной фауны (на примере Горьковского водохранилища). ДАН СССР, т. 119, № 2.
- Гуныко А. Ф. 1961. Донная фауна Волги в районе Горьковского водохранилища до его сооружения. Настоящий выпуск.
- Дзюбан Н. А. 1957. Материалы по формированию кормовой базы рыб Цимлянского водохранилища в первые два года существования водоема. Вопросы экологии, т. I.
- Дзюбан Н. А. 1960. О районировании Куйбышевского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 8—9.
- Дрягин П. А. 1957. Предварительная классификация водохранилищ СССР. Научно-технич. бюлл. ВНИОРХ, № 5.
- Егерева И. В. 1958. Питание молоди рыб в первый год существования Куйбышевского водохранилища. Тр. Татарск. отдел. ВНИОРХ, в. 8.
- Жадин В. И. 1940. Жизнь в Куйбышевском водохранилище. «Природа», № 5.
- Жадин В. И. 1948. Бентос Волги от Свиля до Жигулей и его возможные изменения. Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. VIII.
- Жадин В. И. 1950. Жизнь в искусственных водоемах. Жизнь пресных вод СССР, т. III.
- Житенева Т. С. 1960. Питание леща в Горьковском водохранилище. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6).
- Зенкевич Л. А. 1940. Об акклиматизации в Каспийском море новых кормовых (для рыб) беспозвоночных и теоретические к ней предпосылки. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, т. XLIX, в. 1.
- Ильина Л. К. 1960. Рост и возраст леща, густеры, плотвы и белоглазки Горьковского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 3 (6).
- Иоффе Ц. И. 1954. Донные кормовые ресурсы Цимлянского водохранилища в первый год его существования. Известия ВНИОРХ, т. XXXIV.
- Иоффе Ц. И. 1958. Закономерности формирования и пути обогащения донной фауны водохранилищ. Тезисы докл. всесоюзн. совещ. по рыбох. освоению водохр. Л.
- Иоффе Ц. И. 1961. Формирование донной фауны водохранилищ СССР и опыт классификации. Изв. ГосНИОРХ, т. L.
- Калугина Н. С. 1958. Места обитания и питание личинок *Glyptotendipes glaucus* Mg. из Учинского водохранилища. Зоол. журн., т. XXXVII, в. 7.
- Касымов А. Г. 1959. Бентофауна Мингечаурского водохранилища. Тр. VI совещ. по проблем. биологии внутрен. вод. М.—Л.
- Константинов А. С. 1950. Хирономиды бассейна р. Амур и их роль в питании амурских рыб. Тр. Амур. ихтиол. экспед., т. I.
- Константинов А. С. 1958. Биология хирономид и их разведение. Тр. Саратов. отдел. ВНИОРХ, т. 5.

- Кордэ Н. В. 1956. О номенклатуре и типологии сапропелевых отложений. Тр. лабор. сапропелевых отлож. АН СССР, в. VI.
- Крашенинникова С. А. 1960. Микробиологическая характеристика Горьковского водохранилища во второй год его существования. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 3(6).
- Кузнецов С. И. 1959а. Микробиологическая характеристика волжских водохранилищ. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- Кузнецов С. И. 1959б. Микробиологическое исследование Горьковского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 2.
- Курбангалеева Х. М. 1957. Планктон и бентос водосмов поймы Волги, заливаемых Куйбышевским водохранилищем в пределах ТАССР. Учен. Зап. Казан. унив., т. 117, кн. 6.
- Ласточкин Д. А. 1949. Динамика донного населения равнинных водохранилищ. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. I.
- Левандов В. Я. 1949. Значение аллохтонного материала, как пищевого ресурса в водоеме на примере питания водяного ослика. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. I.
- Лепнева С. Г. 1950. Жизнь в озерах. Жизнь пресных вод СССР, под ред. В. И. Жадина, т. III, М.—Л.
- Ляндберг Г. У. 1957. Некоторые результаты решения палеогеографических проблем биогеографическим методом. Вопр. палеобиогеогр. и биостратигр., Сб., Геолтехизд.
- Лоханина Л. А. 1959. Предварительные данные о формировании зоопланктона Горьковского водохранилища. Тр. VI совещ. по проблемам биологии внутр. вод, М.—Л.
- Лубянов И. П. 1957. Донная фауна нижнего течения Днепра и Каховского водохранилища в первый год его существования. Зоол. журн., т. XXXVI, в. 6.
- Лукин А. В. 1958. Первые годы существования Куйбышевского водохранилища и условия формирования в нем стада рыб. Тр. Татарск. отдел. ВНИОРХ, в. 8.
- Лукин А. В. и И. П. Разинов. 1958. Рост леща в первые годы существования Куйбышевского водохранилища. Тр. Татарск. отдел. ВНИОРХ, в. 8.
- Луферов В. П. 1958. Исследования по биологии хищных личинок Tendipedidae (Diptera) Рыбинского водохранилища. Автореферат диссертации, Ярослав. пед. инст.
- Ляхов С. М. 1961. Формирование бентоса Сталинградского водохранилища на первом году его существования. Настоящий выпуск.
- Малиновская А. С., А. И. Горюнова и Г. М. Агапова. 1959. Биологический режим водохранилищ центрального Казахстана. Тр. VI совещ. по проблем. биологии внутр. вод, М.—Л.
- Мирошниченко М. П. 1958. Донная фауна Цимлянского водохранилища в первые годы его существования. Изв. ВНИОРХ, т. XLV.
- Митропольский В. И. 1958. Предварительные данные о сфинидах верхне-волжских водохранилищ. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 2.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1955а. К вопросу формирования бентоса в крупных водохранилищах. Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 5.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1955б. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. Тр. Биолог. станции «Борок» АН СССР, в. 2.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1957. Развитие фауны беспозвоночных в нерестово-выростных водоемах на Дону в связи с выращиванием в них молоди рыб. Тр. совещ. по рыбоводству в 1954 г.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1959. Первые этапы формирования бентоса Куйбышевского водохранилища (исследования 1956 г.) Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1(4).
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. и А. Ф. Гунько. 1959. Донная фауна Горьковского водохранилища в первый год его существования. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 2 (5).
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. и В. И. Митропольский. 1959. Бентос Белого озера. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 2 (5).
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Э. Д. Мордухай-Болтовская и Г. Я. Яновская. 1958. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. Тр. Биолог. станции «Борок» АН СССР, в. 3.
- Мороховец Л. В. 1959. Фитопланктон Куйбышевского водохранилища в год его заполнения. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 2 (5).
- Никольский Г. В. 1948. К познанию особенностей формирования и развития ихтиофауны водохранилищ в отдельных географических зонах Советского Союза. Зоол. журн., т. XXVII, в. 2.
- Никольский Г. В. и Ф. Ф. Центилович. 1955. Заметки по гидробиологии бассейна р. Мургаб. Тр. Мургабской гидробиол. станции, в. 3.

- О в и н н и к о в а В. В. 1959. К характеристике состояния кормовой базы бентосоядных рыб в озерах Паравани, Сагамо и в Храмском водохранилище в 1958 г. Тр. н.-иссл. рыбохоз. станции Грузии, т. IV.
- О ж е г о в а В. Е. 1959. Материалы к гидробиологической характеристике Фархадского водохранилища на Сыр-Дарье. Тр. VI совещ. по проблем. гидробиологии внутр. вод, Академии Наук СССР, М.—Л.
- О с я п о в С. И. 1955. Материалы к познанию донной фауны водоемов бассейна р. Мургаб. Тр. Мургабской гидробиол. станции, в. 3.
- О с т р о у м о в Н. А. 1959. Формирование ихтиофауны и ее кормовой базы в Камском водохранилище. Совещ. по вопр. эксплуатации Камского водохр. (доклады), Казань.
- О с т р о у м о в Н. А. и Г. Ф. К о с т а р е в. 1959. К вопросу формирования рыбного стада в Пермском водохранилище. Изв. Ест. научн. инст. Пермс. унив., т. XIV, в. 3.
- П о д д у б н ы й А. Г. 1959. Состояние ихтиофауны Куйбышевского водохранилища в начальный период его существования. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1(4).
- П о д д у б н а я Т. Л. 1958. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953—1955 гг. Тр. Биолог. станции «Борок» АН СССР, в. 3.
- П о д д у б н а я Т. Л. 1959. О динамике популяций тубифицид в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 2 (5).
- П о д д у б н а я Т. Л. и Ю. И. С о р о к и н. 1961. Глубина слоя оптимального питания тубифицид в связи с их перемещениями в грунте. Бюлл. Инст. биол. водохр., № 10.
- П р и й м а ч е н к о А. Д. 1960. Состав и основные закономерности распределения биомассы фитопланктона в водохранилищах равнинных рек СССР. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 3 (6).
- С а л м а н о в М. А. 1958. Характеристика общего числа бактерий в Куйбышевском водохранилище в первые годы его заполнения. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- С а л м а н о в М. А. 1959. Динамика численности бактерий в водной толще Куйбышевского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 2(5).
- С е б е н ц о в Б. М., Е. В. М е й с е р и П. В. М и х е е в. 1953. Рыбоводнобиологические основания рыбохозяйственного освоения водохранилищ на реках. Тр. Всерос. н.-исслед. инст. пруд. рыбн. хоз., т. VI.
- С и я н г и н а Т. М. 1958. Донная фауна Ташкепринского водохранилища. Тр. Мургабской гидробиол. станции, в. 4.
- С о к о л о в а К. Н. 1958. Данные по зоопланктону в первые два года существования Куйбышевского водохранилища. Тр. Татарск. отдел. ВНИОРХ, в. 3.
- С о к о л о в а Н. Ю. 1959. Новые материалы по бентосу Учинского водохранилища (по исследованиям 1950—1951 гг.) Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., т. IX.
- С о р о к и н Ю. И. 1960. О содержании сульфатов в грунтах Черемшанского и Сусканского заливов Куйбышевского водохранилища. Бюлл. инст. биол. водохр. АН СССР, № 6.
- С т а р и к о в а Н. Д. 1959. К вопросу о характере органического вещества донных отложений водохранилищ. Тр. VI совещ. по проблем. биологии внутр. вод, Академии Наук СССР, М.—Л.
- С т а р о с т и н И. В. 1955. Гидробиологическая характеристика водоемов бассейна р. Мургаб. Тр. Мургабской гидробиол. станции, в. 3.
- С т р о й к и н а В. Г. 1960. Численность и биомасса синезеленых водорослей в поверхностном горизонте воды Куйбышевского водохранилища в период цветения 1957 и 1958 гг. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 8—9.
- С т р у г а ч М. В. 1958. Бентос Горьковского водохранилища (по работам 1956 г.). Научно-технич. бюлл. ВНИОРХ, № 6—7.
- Т ю р и н П. В. 1961. Влияние уровня режима в водохранилищах на формирование рыбных запасов. Изв. ГосНИОРХ, т. L.
- Ф е н ю к В. Ф. 1958. Материалы по фауне отмирающей водной растительности в Рыбинском водохранилище. Бюлл. инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- Ф е н ю к В. Ф. 1959. Донная фауна Ивановского и Углицкого водохранилищ. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- Ф е с е н к о Н. Г. и В. И. Р о г о ж и н. 1958. Режим растворенных газов на отдельных участках Цимлянского водохранилища с затопленным растительным покровом. Тезисы докл. Всесоюзн. совещ. по вопр. рыбохоз. освоения водохр., Л.
- Ф о р т у н а т о в Н. А. 1959. Строительство водохранилища на р. Замбези. Изв. Всесоюзн. географич. общ., т. 91, № 4.
- Ф о т и е в А. В. 1958. Газовый режим Горьковского водохранилища. Тезисы докл. Всесоюзн. совещ. по рыбохоз. освоению водохр., Л.

- Шамов Г. И. 1939. Запленение водохранилищ. Гидрометеиздат, М.
- Шилова А. И. 1958а. О сроках вылета и количестве генераций *Tendipes plumosus* L. в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- Шилова А. И. 1958б. Материалы по биологии мотыля (*Tendipes*) в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- Экзерцев В. А. 1959. Некоторые закономерности в распределении зарослей гидрофитов на мелководьях Куйбышевского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 4.
- Ярошенко М. Ф. 1957. Первые два года формирования донной фауны в Дубоссарском водохранилище. Изв. Молдавск. фил. АН СССР, № 8 (41).
- Ярошенко М. Ф. 1959. Формирование зообентоса на стационаре Дубоссарского водохранилища. Изв. Молдавск. фил. АН СССР, № 7 (61).
- Ярошенко М. Ф. и А. И. Набережный. 1959. Особенности формирования гидробиологического режима в Дубоссарском водохранилище. Тр. VI совещ. по проблем. биологии внутр. вод, М.—Л.
- Abdin G. 1949. Biological productivity of reservoirs. *Hydrobiologia*, vol. 1, № 4.
- Berner L. 1951. Limnology of the lower Missouri river. *Ecology*, vol. 32, № 1.
- Ellis M. 1936. Erosion silt as a factor in aquatic environments. *Ecology*, vol. 17, № 1.
- Ellis M. 1940. Water conditions affecting aquatic life in Elephant Butte reservoir. *Bull. Bureau of Fisher. USA*, vol. XLIX, № 34.
- Gersbacher W. 1937. Development of stream bottom communities in Illinois. *Ecology*, 18 (3).
- Harris B. a. I. G. Silvey, 1940. Limnological investigation on Texas Reservoir lakes. *Ecological Monographs*, vol. 10, № 1.
- Haempel O. u. K. Stundl. 1943. Fischereibiologische Untersuchungen an der Frainer Talsperre. *Archiv f. Hydrobiol.*, Bd. XL, H. 2.
- Jonasson P. M. 1955. The efficiency of sieving techniques for sampling freshwater bottom fauna. *Oikos*, vol. 6, f. 2.
- Morduchai-Boltovskoi Ph. D. 1960. Die Entwicklung der Bodenfauna in den Stauseen der Wolga. *Verhandl. Intern. Verein. Limnol.*, Bd. XIV.
- Mundie I. N. 1957. The ecology of Chironomidae in storage reservoirs. *The Trans. Royal Entomol. Soc. Lond.*, vol. 109, p. 5.
- Nursall I. 1952. The yerly development of a bottom fauna in a new power reservoir in the rocky mountains of Alberta. *Canad. Journ. of Zoology*, vol. 30, № 6.
- Purcell L. 1939. The ageing of reservoir-waters. *Journ. Americ. Water Works Assoc.*, vol. 31, № 9.
- Rawson D. S. 1958. Indices to lake productivity and their significance in predicting conditions in reservoirs and lakes with disturbed water levels. *The Investig. of Fish-Power Problems, Symposium, Univers. of Brit. Columbia*.
- Runnström Sv. 1955. Changes in fish production in impounded lakes. *Verh. Intern. Verein. Limnol.*, v. XII.
- Schröder Th. 1956. Talsperren. *Urania*, 19 Jahrg., H. 2.
- Schröder Th. 1959. Zur Limnologie und Abwasserbiologie von Talsperren Obere Saale (Thüringen) *Intern. Revue d. ges. Hydrobiol.*, B. 44, H. 4.
- Sommanni E. 1957. Limnologia dei laghi artificiali. VI. Osservazioni conclusive. *Bollet. pesca, piscicoltura, idrobiol.*, vol. XII, f. 2.
- Starmach K. 1958. Hydrobiologiczne podstawy użytkowania przez wodociągi wód płytkich zbiorników rzecznych. *Polskie Archiw. Hydrobiol.*, T. IV (XVII).
- Štěpánek M. 1960. Příspěvek k typologii údolních nádrží. *Sbornik Vys. školy chem.-technol. v Praze Odd. fak. techn. paliv a vody*, 4 (2).
- Thienemann A. 1911. Hydrobiologische und fischereiliche Untersuchungen an den westfälischen Talsperren. *Landwirtsch. Jahrbüch.*, 41.
- Thienemann A. 1954. Chironomus. *Die Binnengewässer*, B. XX.
- Wickliff E. a. L. Roach. 1937. Some studies of impounded waters in Ohio. *Trans. Americ. Fishery Society*, 66 Ann. Meet.
- Welch. P. 1952. *Limnology*. New York.
- Wright I. 1954. The hydrobiology of Atwood lake, a floodcontrol reservoir. *Ecology*, vol. 35, № 3.
- Wundsch H. H. 1949. Grundlagen der Fischwirtschaft in den Grosstaubecken. *Abhandl. aus der Fischerei*, Bd. 1.

А. Ф. Г у н ь к о

ДОННАЯ ФАУНА ВОЛГИ В РАЙОНЕ ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ДО ЕГО СООРУЖЕНИЯ

В течение трех лет, предшествовавших сооружению Горьковского водохранилища, а именно в 1953—1955 гг., проводилось систематическое исследование донной фауны водоемов, расположенных на площади, занятой ныне водохранилищем. Работы велись преимущественно в том районе, где в дальнейшем должна была образоваться нижняя, расширенная, часть водохранилища. По трем разрезам — в районе Юрьевца, Пучежа и Чкаловска — исследовалось русло Волги на нескольких постоянных точках. В 1955 г. по направлению этих разрезов через подлежащую затоплению сушу (пойму реки) были проложены створы и дважды (в июле и октябре) подверглись исследованию пойменные водоемы, лежавшие по направлению створов или в ближайшем соседстве с ними.

Сборы бентоса производились дночерпателями Петерсена или Экмана — Берджа площ. $1/40 \text{ м}^2$, а в пойменных водоемах — также трубчатым дночерпателем; промывка велась в сите из шелкового газа № 15—25. В общей сложности было собрано 386 количественных и 56 качественных проб бентоса. Краткое описание донной фауны русла было опубликовано нами ранее (Гунько, 1955).

Прежде чем перейти к изложению результатов, следует дать краткую характеристику основных биотопов.]

КОРЕННОЕ РУСЛО ВОЛГИ

[Скорость течения в коренном русле Волги изменялась по сезонам года и в зависимости от формы излуины участка. Максимальная скорость течения, равная 1.1 м/сек., была установлена в паводок на фарватере реки.

Векториальные величины скорости течения воды влияли на распределение грунтов в реке до ее зарегулирования. Средину коренного русла Волги занимал крупный песок с небольшим добавлением мелкой окатанной гальки. Крупный песок с галькой по направлению к побережью заменялся песком средней и мелкой фракции. И крупный, и средний песок были заселены крайне слабо.

Присутствие ила в этом грунте обнаруживалось лишь по небольшому взмучиванию при промывке пробы. С приближением к урезу воды наблюдалось, что песок становится более мелким, усиливается заиление грунта. Рельеф дна на участке мелкого песка вследствие особого (спирального) характера течения воды в реке был довольно сложен. Холмы и борозды,

заструги и косы являлись типичными элементами поверхности дна. Заиление прибрежных участков мелкого песка было значительное, но неравномерное. Кроме указанных грунтов, в различных частях обследованного участка реки встречался каменистый грунт, представленный мергелем.

Выбор станции на створе определялся характером биотопа. Все станции были точно привязаны к береговым ориентирам и располагались в определенных, точно установленных биотопах.

Видовой состав бентоса коренного русла Волги в целом включал 44 формы водных животных. По перечисленным грунтам коренного русла Волги состояние донной фауны представляется следующим образом.

Чистый крупный песок с галькой на глубоководных участках реки был заселен мелкими реофильными формами тендипедид, хорошо приспособленными к жизни в передвигающемся песке, ручейниками, моллюсками, олигохетами и некоторыми другими группами организмов (табл. 1).

Таблица 1

Количественные показатели различных групп организмов в бентосе крупного песка русла Волги у Чкаловска, 1954 г. ¹

Встреченные группы организмов	Июль		Август		Октябрь		Январь	
	экз.	вес	экз.	вес	экз.	вес	экз.	вес
Тендипедиды . .	1548	0.430	440	0.502	100	0.050	240	0.036
Ручейники . . .	—	—	9800	19.960	3400	26.500	1920	10.280
Олигохеты . . .	60	0.060	—	—	—	—	200	280
Пиявки	—	—	160	2.230	—	—	—	—
Поденки	—	—	—	—	60	0.100	—	—
Стрекозы	—	—	—	—	—	—	40	0.360
Моллюски	24	1.098	60	694.7	40	102.9	—	—
Прочие	—	—	40	0.020	—	—	40	0.080
Всего	1632	1.588	10500	717.412	3600	128.550	2440	20.036

Наибольшая частота встречаемости у тендипедид (100), затем идут ручейники и моллюски. Олигохеты в этом биотопе редки, они выносились сюда паводком и не являлись постоянными обитателями крупного песка с галькой. Общая биомасса бентоса этого биотопа в течение лета колебалась от 0.5 в начале до 22.7 г/м² в конце сезона (без моллюсков). Интересно отметить, что для крупного песка Волги у Саратова А. С. Константинов (1953а) указывает из тендипедид лишь 3 экземпляра *Cryptochironomus demeijerei*. У Чкаловска бентос крупного песка значительно богаче формами тендипедид (табл. 2).

Среди тендипедид количественно выделяются виды рода *Cryptochironomus* (у Чкаловска в июне почти 100% всего обилия и биомассы — табл. 2), а на других створах два вида этого рода — *C. demeijerei* и *Cryptochironomus* sp. (Pagast) — постоянно входят в состав описываемого биоценоза.

¹ Во всех таблицах приводятся численность в экземплярах, биомасса в граммах на 1 м² и вес в граммах.

Таблица 2

Количественные показатели различных форм тендипедид в бентосе крупного песка русла Волги у Чкаловска, 1954 г.

Формы тендипедид	Июнь		Август		Октябрь		Январь	
	экз.	вес	экз.	вес	экз.	вес	экз.	вес
<i>Cryptochironomus zabolotzkii</i>	336	0.084	—	—	—	—	—	—
<i>C. demejerei</i>	1020	0.224	—	—	—	—	—	—
<i>C. monstrosus</i>	36	0.060	—	—	—	—	—	—
<i>Cryptochironomus</i> sp. (Pagast)	120	0.043	—	—	—	—	—	—
<i>Polypedilum</i> ex gr. <i>scalaenum</i>	12	0.008	340	0.350	40	0.004	40	0.016
<i>Paratendipes</i> «con. № 3» . . .	12	0.007	—	—	—	—	—	—
<i>Procladius</i>	—	—	20	0.120	—	—	—	—
<i>Orthocladius</i> sp.	—	—	20	0.002	—	—	—	—
<i>Eukiefferiella</i> sp.	12	0.003	40	0.024	—	—	200	0.020
<i>Tanytarsus</i> ex gr. <i>mancus</i> . .	—	—	—	—	20	0.006	—	—
<i>Psectrocladius</i> ex gr. <i>psilopterus</i>	—	—	—	—	40	0.040	—	—
<i>Clinotanytus nervosus</i>	—	—	20	0.006	—	—	—	—

Население каменистого грунта русла Волги характеризовалось значительным количеством личинок ручейника *Hydropsyche ornatula*. Все углубления поднятых камней, а часто и их ровная поверхность оказывались покрытыми их домиками в 2—3 слоя. В целом бентос каменистого грунта состоял из двух ярусов — верхний занимали ручейники и пиявки, прикрепляющиеся к камням, а в нижнем, на песке, между камнями, располагались тендипедиды, олигохеты, поденки и моллюски. Из моллюсков на камнях встречались *Viviparus viviparus*, из пиявок *Herobdella octoculata*, из поденок *Ordella*, а из тендипедид реофильные виды рода *Cryptochironomus* и *Polypedilum* ex gr. *scalaenum*. Из форм, встреченных только на каменистом грунте, отметим *Eukiefferiella* sp.

Точные количественные показатели донной фауны камней нами не приводятся, так как дночерпательные пробы на каменистом грунте не являются количественными. Все же по тому, что в сборах были обычно камни площадью в 45 см², заселенные в среднем 1460 экземплярами личинок общим весом 20.4 г, можно утверждать, что биомасса донной фауны каменистого грунта являлась самой высокой в реке и выражалась несколькими кг на 1 м². Столь высокие показатели обеспечивались исключительно за счет необыкновенно высокой численности личинок ручейника *Hydropsyche ornatula*. Прибрежные мелководные участки реки с мелким песком различной степени заиления при разнообразном рельефе дна характеризовались пелофильным комплексом донной фауны и мозаичным распределением организмов. О таком же заилении побережья средней Волги и Камы сообщается в работах Г. В. Аристовской (1945) и В. В. Громова (1949). Именно здесь дночерпатель давал самые разноречивые показатели состояния бентоса, в зависимости от того, на какой микроучасток попадал прибор. Заиленные подзастружные борозды и закося заселены богаче, особенно олигохетами. На табл. 3 приводятся данные о состоянии бентоса в прибрежных участках мелкого песка различной степени заиления.

С усилением заиления песка (образованием ила) грунты побережья интенсивно заселялись тендипедидами и олигохетами, в то время как ручейники в прибрежном мелководье не встречались.

Таблица 3

Количественные показатели различных групп организмов в бентосе мелкого песка разной степени заиления, 1954 г.

Группы организмов	Июнь				Август			
	песок заи- ленный		ил + песок		песок заи- ленный		ил + песок	
	экз.	вес	экз.	вес	экз.	вес	экз.	вес
Тендипедиды . . .	157	0.120	1900	1.174	770	0.220	2360	1.444
Олигохеты . . .	—	—	—	0.300	60	0.100	240	0.420
Ручейники . . .	40	0.020	—	—	—	—	—	—
Моллюски . . .	—	—	204	0.500	—	—	—	—
Поденки . . .	40	0.040	—	—	—	—	—	—
Всего . . .	237	0.180	2104	1.974	800	0.320	2600	1.864

Сильно различается и видовой состав бентоса участков различной степени заиления. Для заиленного песка характерна пестрота видового состава, при которой из 15 видов только *Cryptochironomus demeijerei* имел высокую частоту встречаемости; другие формы встречались спорадически или сезонно (табл. 4).

Таблица 4

Количественные показатели отдельных форм тендипедид в бентосе заиленного песка прибрежья русла Волги, 1954 г.

Встреченные формы организмов	Май		Июнь		Август	
	экз.	вес	экз.	вес	экз.	вес
<i>Cryptochironomus demeijerei</i>	312	0.032	25	0.016	240	0.048
<i>C. ex gr. defectus</i>	12	0.006	24	0.014	—	—
<i>C. zabolotzkii</i>	—	—	24	0.012	—	—
<i>C. monstrosus</i>	—	—	12	0.012	—	—
<i>C. rolli</i>	—	—	—	—	40	0.032
<i>C. macropodus</i>	—	—	—	—	140	0.028
<i>C. ex gr. vulneratus</i>	—	—	—	—	20	0.006
<i>Ablabesmyia</i> sp.	12	0.003	—	—	—	—
<i>Limnochironomus ex gr. nervosus</i>	—	—	12	0.012	—	—
<i>Microsectra ex gr. praecox</i>	—	—	—	—	20	0.004
<i>Polypedilum ex gr. scalaenum</i>	—	—	—	—	60	0.012
<i>Orthocladius</i> sp.	—	—	—	—	20	0.024
<i>Tanytarsus ex gr. mancus</i>	—	—	—	—	20	0.020
<i>Eukiefferiella bicolor</i>	—	—	—	—	160	0.048
<i>Culicoides</i>	—	—	60	0.054	—	—

Совершенно отличен видовой состав бентоса ила с песком в прибрежье, в котором из 10 найденных видов 4 постоянно встречались в течение всего периода наблюдения (*Tendipes* f. l. *thummi*, *T. f. l. reductus*, *Microsectra ex gr. praecox* и *Procladius*) (табл. 5). Эти ведущие формы почти совершенно не встречались в смежных, слабо заиленных участках прибрежья.

Таблица 5

Количественные показатели отдельных форм тендипедид в бентосе
ила с песком в прибрежья русла Волги у Чкаловска в 1954 г.

Встреченные виды организмов	Июнь		Август		Сентябрь	
	экз.	вес	экз.	вес	экз.	вес
<i>Cryptochironomus demeijerei</i>	40	0.004	—	—	—	—
<i>Tendipes</i> f. l. <i>thummi</i>	600	0.660	520	0.760	440	0.360
<i>Tendipes</i> f. l. <i>reductus</i>	300	0.340	—	—	280	0.200
<i>Procladius</i>	500	0.080	1280	0.662	20	0.116
<i>Polypedilum</i> ex gr. <i>nubeculosum</i>	180	0.020	360	0.216	—	—
<i>Cricotopus</i> ex gr. <i>silvestris</i>	60	0.018	—	—	—	—
<i>Cryptochironomus</i> ex gr. <i>fuscimanus</i>	—	—	—	—	100	0.030
<i>Cryptochironomus</i> ex gr. <i>vulneratus</i>	—	—	—	—	80	0.029
<i>Micropsectra</i> ex gr. <i>praecox</i>	200	0.046	140	0.028	20	0.004
<i>Psectrocladius</i> ex gr. <i>psilopterus</i>	20	0.006	—	—	20	0.006

Уменьшение заиления при удалении от берега приводит к выклиниванию *Tendipes* f. l. *reductus* и к значительному уменьшению количества *T. f. l. thummi* (остаются только очень мелкие экземпляры), а также к появлению новых форм рода *Cryptochironomus* (табл. 4).

Весовые показатели бентоса разных участков прибрежья неодинаковы (табл. 3). Максимальная летняя биомасса бентоса в иле с песком равнялась 5.3, а в заиленном песке 2.9 г/м², минимальные числа для этого сезона соответственно равнялись 1.88 и 0.180 г/м².

Кроме коренного русла Волги, обследовалась донная фауна различных водоемов, связанных с руслом реки. К ним относятся протоки реки, заливы и мелкие речки, впадающие в Волгу.

Протоки Волги по гидрологии и состоянию донной фауны разделяются на две группы. Протоки первой группы характеризуются высокой проточностью и в связи с этим псаммореофильным комплексом донной фауны, таким же, как и в коренном русле Волги. Вторая группа протоков отличается низкими скоростями течения и, как следствие этого, — высокой заиленностью грунтов. Биомасса бентоса таких протоков в 3—5 раз выше, чем в протоках первой группы и обеспечивалась или олигохетами (в этом случае средняя летняя биомасса равнялась 2.690 г/м²), или тендипедами (в последнем случае в среднем для лета 606 экз., 0.783 г на 1 м²). Ведущими формами среди тендипедид слабопроточных рукавов Волги являлись *Tendipes* f. l. *thummi*, *T. f. l. reductus*, *Cryptochironomus* ex gr. *vulneratus* и *Procladius*.

Заливы, в том случае, если их связь с коренным руслом реки была слабая, сильно заболачивались и были в таком виде заселены разнообразной донной фауной (максимум в сентябре — 22.3 г, минимум в мае — 0.47 г на 1 м²). Постоянно в состав донной фауны заливов входили тендипеды (до 20% по весу), среди которых на первом месте стояли *Tendipes* f. l. *plumosus* — 75 экз. на 1 м², и *Pelopia punctipennis* — 80 экз. на 1 м². Незаболачиваемые заливы заселялись главным образом олигохетами (до 70% по весу) и тендипедами (от 5 до 20% по весу). Наиболее часто из тендипедид в незаболачиваемых заливах встречались *Cryptochironomus* ex gr. *defectus* и gr. *viridulis*. Олигохеты, занимаемая по весу первое место, были представлены видами *Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. udekemianus* и

Tubifex tubifex. Биомасса бентоса колебалась в среднем от 0.800 г/м² в мае до 6.8 г/м² в августе.

Мелкие речки, впадающие в Волгу, значительно различались по гидрологическому режиму. Это или неширокие водоемы с быстрым течением и чистым песчаным ложем (речки Санохта, Шмиля и др.), или широкие, почти непроточные с илистым дном реки (р. Троица). Донная фауна мелких речек с быстрым течением сходна по видовому составу и количеству особей с тем, что нами приводилось для коренного русла Волги. Основной группой донной фауны являлись мелкие псаммореофильные формы тендипедид. Их средние осенние показатели равнялись 120 экз. и 0.722 г/на 1 м². Бентос рек с замедленным стоком хотя также составлялся тендипедами и олигохетами, но отличался бóльшим количеством (для осени 6.6 г и 2540 экз. на 1 м²) и видовым составом тендипедид, среди которых преобладали виды р. *Tendipes*.

ВОДОЕМЫ ПОЙМЫ РЕКИ

Состав и количественные показатели донной фауны водоемов поймы приводятся по типам водоемов, встретившихся на створах у Чкаловска, Пучежа и Юрьевца в 1955 г.

П р и р у с л о в ы е о з е р а. Специфический гидрологический режим водоемов этого типа обусловил разнообразный видовой состав и высокие количественные показатели донной фауны в прирусловых озерах. В наиболее типичном озере у Чкаловска (оз. Затон) встречены 11 видов тендипедид — *Tendipes* f. l. plumosus, *Cryptochironomus* ex gr. defectus, 2 вида р. *Polypedilum*, 2 вида р. *Endochironomus*, *Limnochironomus* ex gr. tritonus, по одному виду *Stenochironomus*, *Microtendipes*, *chloris*, *Procladius* и *Ablabesmyia*. Кроме тендипедид встречены *Asellus aquaticus*, 2 вида поденок, стрекозы (*Agria virgo*), вислоккрылки (р. *Sisyra*), пиявки (*Glossiphonia complanata*, *Herpobdella octoculata*) и моллюски (*Unio*, *Viviparus viviparus*, *Sphaerium* и *Pisidium*).

Как видно из табл. 6, биомасса донной фауны в прирусловых озерах в период обследования изменилась в пределах 0.840—16.491 г/м². Наблюда-

Таблица 6

Количественные показатели разных групп организмов
в бентосе прирусловых озерах

Группы организмов	Июль				Октябрь			
	оз. Затон у Чкаловска		Безымянное у Юрьевца		оз. Затон у Чкаловска		Безымянное у Юрьевца	
Тендипедиды	77	0.231	144	0.610	2668	4.393	322	1.058
Гелеиды	—	—	—	—	230	0.184	—	—
Другие двукрылые	—	—	—	—	—	—	92	4.140
Олигохеты	231	0.770	144	0.230	644	4.600	—	—
Равноногие	—	—	—	—	276	1.012	—	—
Поденки	—	—	—	—	322	0.460	—	—
Стрекозы	—	—	—	—	46	0.874	—	—
Вислоккрылки	—	—	—	—	92	3.312	—	—
Пиявки	—	—	—	—	92	1.656	92	10.350
Моллюски	308	58.210	—	—	1426	1314.860	92	34.960
Общий вес (без моллюсков)	—	1.001	—	0.840	—	16.491	—	15.548

ния на двух прирусловых озерах показывают, что осенние показатели состояния донной фауны значительно выше летних.

Численность разных видов тендипедид в обследованных прирусловых озерах не одинакова как по сезонам года, так и по водоемам. В оз. Затон в октябре среди тендипедид преобладали *Endochironomus ex gr. tendens* (828 экз., 1.196 г/м²) и *Limnochironomus gr. tritonus* (736 экз., 0.776 г/м²), на долю которых приходилось около половины всей массы тендипедид. В июле в этом же озере из тендипедид были встречены только *Cryptochironomus ex gr. defectus*. В озере у Юрьевца в июле преобладали личинки *Procladius*, а в октябре — личинки *Tendipes f. l. thummi*.

Т а б л и ц а 7

Количественные показатели отдельных групп организмов
в бентосе притеррасных рек

Группа организмов	Речка на створе у Чкаловска		Речка на створе у Пучежа	
	экз.	вес	экз.	вес
Тендипедидаы	230	0.989	184	0.368
Гелеиды	46	0.046	—	—
Олигохеты	—	142.140	—	—
Ручейники	—	—	46	5.750
Подёнки	644	1.748	—	—
Вислокрылки	92	4.140	46	1.472
Пиявки	—	—	46	0.368
Клещи	—	—	92	0.188
Моллюски	—	—	184	1939.700
Общий вес (без моллюсков)	—	149.060	—	7.300

Притеррасные речки. В состав донной фауны водоемов этого типа входят личинки тендипедид из подсемейств *Tendipedinae*, *Pelopiinae* и *Tanytarsini*, а также *Culicoides* из гелеид. Кроме тендипедид, встречены личинки ручейников (*Phryganea*), вислокрылок (р. *Sialis*), поденок (*Ephemera vulgata*), а также клещи (р. *Midea*), моллюски (*Unio*, *Pisidium*, *Bithynia*) и олигохеты.

Количественные показатели донной фауны притеррасных рек приводятся в табл. 7.

Наблюдается необычайно высокое количество олигохет в притеррасной речке на створе у Чкаловска (142.140 г/м²) и отсутствие их в бентосе притеррасной речки на створе у Пучежа. Причину, видимо, нужно искать в том, что притеррасная речка на створе у Пучежа зарегулирована дамбой, вследствие чего оказалась затопленной и ее пойма, у Чкаловска же притеррасная речка представляет собой небольшой ручей со свободным стоком; кроме того, у Пучежа, особенно в прибрежной части речки, сильно развита надводная растительность, чего совершенно нет в водоеме у Чкаловска.

Приведенные факты говорят о том, что гидрологические условия и донная фауна даже генетически родственных водоемов поймы могут сильно различаться, вследствие чего надо осторожно распространять данные, полученные для одного водоема, на другие водоемы того же типа.

Пойменные болота. Обследованные болота поймы на створах Чкаловска, Пучежа и Юрьевца разнообразны и по генезису, и по степени зарастания, не говоря уже об их морфологической характеристике.

По характеру растительности все болота можно разделить на три группы: торфяные с различной степенью заторфления, моховые и осоковые с различным уровнем воды и развитием макрофлоры. По классификации В. Н. Сукачева все эти водоемы относятся к плоским болотам низинного и переходного характера.

В болотах, как правило, эпифауна в период обследования была богаче фауны грунтов: однако нужно учесть, что она изменяется по сезонам, так как значительное колебание уровня воды в болотах определяет различную их площадь.

Торфяные болота. Грунты заселены бедно. Во время обследования в торфяных болотах были встречены личинки двух видов р. *Tendipes*, личинки других двукрылых и имаго некоторых водных насекомых. Собранная сачком фауна обрастаний торфяных болот состояла из 4 видов тендипедид (*Procladius* sp., *Endochironomus* ex gr. *tendens*, *Tendipes* f. l. *semireductus*, *Eukiefferiella* ex gr. *bicolor*), *Bezzia* из мокрецов, личинок жуков, стрекоз, поденок и олигохет (*Stylaria lacustris* и др.).

По данным исследований дночерпателем, биомасса донной фауны торфяных болот сильно меняется по сезонам; так, в июле она равнялась в среднем 0.813 г/м², в октябре — 0.188 г/м². Основными группами организмов, определяющими биомассу, являются здесь тендипеды и олигохеты.

Осоковые болота. Заселены в отношении видового разнообразия значительно богаче торфяных. В грунте были отмечены личинки 9 видов тендипедид (*Cryptochironomus* ex gr. *pararostratus*, *Endochironomus* ex gr. *tendens*, *Polypedilum* ex gr. *nubeculosum*, *Cricotopus* ex gr. *silvestris* и другие), 2 вида моллюсков. Еще более разнообразен здесь видовой состав фауны обрастаний: из тендипедид — личинки *Tanytarsus* ex gr. *manicus*, *Micropsectra* ex gr. *praecox*, *Psectrocladius* ex gr. *medius*, *Eukiefferiella* ex gr. *bicolor*, *Trichocladius* ex gr. *lucidus* и другие — всего 11 видов; кроме тендипедид, встречены *Asellus aquaticus*, личинки 2 видов стрекоз, 2 видов жуков, олигохеты и моллюски (*Planorbis*, *Galba palustris* и *Sphaerium*¹). Биомасса донной фауны осоковых болот в среднем составляла в июне 2.4 г/м² и обеспечивалась почти одними тендипедами. К осени биомасса тендипедид почти не изменилась, но за счет размножения других организмов, в первую очередь личинок жуков, осенью общая биомасса увеличивалась до 10.4 г/м².

В центре поймы имелись водоемы, возникшие в результате затопления карьеров торфоразработок. Берега и дно таких водоемов сложены из торфа, глубины достигают 3 м, вода гуминовая, темно-коричневая, непроточная. В этих неблагоприятных для жизни условиях встречались личинки *Glyptotendipes* ex gr. *griekoveni*, *Polypedilum* sp. и очень редко *Tendipes* f. l. *plumosus* и *Culicoides*.

Всего в водоемах поймы было встречено 57 видов организмов.

Сравнение донной фауны русла реки и водоемов поймы показывает, что разнообразием состава бентоса характеризуются водоемы поймы и прибрежные участки реки. В коренном русле реки при средних и больших скоростях течения встречено лишь 12 видов, а 15 видов являются общими для проточных и непроточных участков. Среди форм, встреченных только

¹ Попутно отметим интересный случай попадания в дночерпатель малька ряпушки.

С. М. Ляхов

МАТЕРИАЛЫ ПО ДОННОМУ НАСЕЛЕНИЮ ВОЛГИ ОТ РЫБИНСКА ДО АСТРАХАНИ К НАЧАЛУ ЕЕ ГИДРОТЕХНИЧЕСКОЙ РЕКОНСТРУКЦИИ

После зарегулирования Волги обширные ее пространства превращены в водохранилища: Горьковское, Куйбышевское, Сталинградское. Волжский бентос на этих пространствах испытывает резкие изменения в связи с изменениями условий существования. Тем не менее нам кажется, что материалы по бентосу Волги, собранные до возникновения этих водохранилищ, могут представить интерес для всякого рода сравнений с бентосом волжских водохранилищ на разных этапах формирования. Вместе с тем строительство волжского каскада водохранилищ пока еще далеко не завершено. Проектируется создание Чебоксарского, Саратовского, Нижне-волжского (Астраханского) водохранилищ. Тогда материалы по бентосу незарегулированной реки будут представлять интерес при изучении хода его перестройки и в этих водохранилищах.

В августе—сентябре 1951 г. Институт общей и коммунальной гигиены АМН СССР провел экспедиционные работы на Волге от Рыбинска до Астрахани для обследования реки с санитарно-гигиенической точки зрения. Предварительные итоги этой экспедиции опубликованы (Кабанов и др., 1958). В широкий комплекс экспедиционных исследований, в частности, были включены количественные сборы бентоса. Материалы были переданы автору для обработки и явились основанием для настоящего сообщения.

В основу полевых сборов экспедиции был положен метод разрезов, проводившихся в районах крупных населенных пунктов и в других характерных местах реки. На каждом разрезе обычно брались три пробы — на расстоянии 100—150 м от береговых урезов и посередине реки. Таким образом, в основном исследовалась медиаль реки.

На протяжении Волги пробы бентоса были взяты на следующих разрезах, показанных на карте (см. рис. 1).

1. Между устьем р. Рыкуша и г. Тутаевым.
2. В районе Ярославля, выше пристани Толга.
3. Выше Костромы, близ с. Селищи.
4. В 7 км выше Кинешмы.
5. В районе Юрьевца, выше устья р. Немды.
6. Выше г. Правдинска.
7. Ниже Горького, у с. Работки.
8. У Чебоксар.
9. Выше Волжска.
10. Выше Казани, у с. Ключищи.
11. У пос. Камское Устье.
12. В 13 км выше Ульяновска, у Захарьевского рудника.

13. Выше Куйбышева, у Царева кургана.
14. В 2 км ниже прист. Хвалынский.
15. Выше Саратова.
16. Ниже Саратова, у с. Бельские.
17. Выше Камышина.
18. В районе Сталинграда, выше с. Акатовка.
19. В районе Сталинграда, ниже Красноармейского затона.
20. В 300 м выше Енотаевской воложки.
21. В районе Астрахани, между Рыбозаводом и Стрелецким.

Кроме того, были взяты пробы на разрезах в Оке и Каме, выше устья, а также единичные пробы в устьевых участках р.р. Унжи, Суры, Ветлуги, Свияги, Казанки, Самары, Чапаевки и Сызранки.

Для забора проб употреблялись большая ($1/10 \text{ м}^2$) и малая ($1/40 \text{ м}^2$) модели дночерпателя Петерсена. Отбор организмов из грунта производился путем отмучивания и процеживания взвеси через шелковый газ с последующим просмотром тяжелых фракций грунта. Помимо количественных, в отдельных случаях производились качественные сборы.

В лаборатории материал просматривался под бинокулярной лупой. Вывешивание организмов по группам производилось на торсионных весах.

В определении материала любезно согласились принять участие О. В. Чекановская (*Oligochaeta*), Е. И. Лукин (*Hirudinea*) и С. Г. Лепнева (*Trichoptera*). Пользуюсь возможностью принести этим лицам глубокую благодарность. Не определенными остались губки, мшанки, турбеллярии и нематоды. Весь остальной материал обработан автором.

В общей сложности, вместе с дополнительными эпизодическими, в нашем распоряжении было 97 проб, из них количественных 85 и качественных 12.

ДОННАЯ ФАУНА ВОЛГИ

Spongia

Губки встречены в виде обрастающих на мергелистом грунте в предустьевом участке Оки и в перифитоне — в устье р. Унжи.

Coelenterata

Pelmatohydra oligactis Pall. Единичные экземпляры найдены в предустьевом участке Оки и трижды в Волге, от Горького до Ульяновска на гравелисто-песчаных грунтах.

Turbellaria

Единственный экземпляр — на загрязненном прибрежном грунте у Рыбинска.

Nematoda

Мелкие нематоды встречались на всем протяжении Волги, в общей сложности на 17 станциях. Из них 10 экз. было взято на чисто песчаных грунтах, 3 — на заиленно-песчаных. Обычно нематод было понемногу, но в некоторых случаях (у Работок и у Чебоксар) численность их на песчаных грунтах достигала 1250—1700 экз./м².

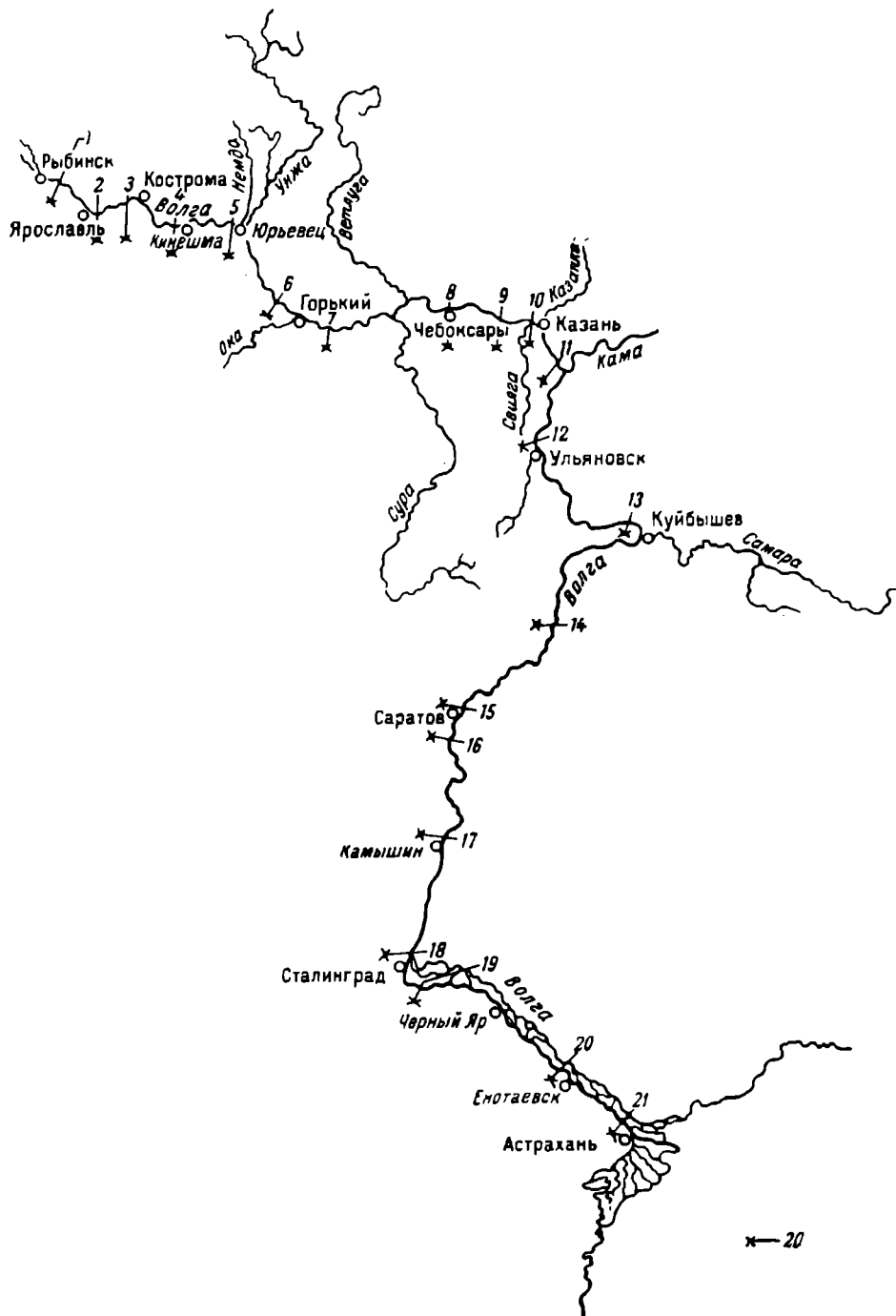


Рис. 1. Схематическая карта Волги от Рыбинска до Астрахани.

x—20 — гидробиологический разрез.

Polychaeta

Nupania invalida (Gr.) Эта полихета, широко распространенная на песчано-илистых грунтах протоков и ильменной волжской дельты, обнаружена в двух пробах, взятых на глинисто-илистом грунте основного русла Волги выше Астрахани, в районе Стрелецкого на глубине 10—12 м. Численность 40 экз./м², при биомассе 130 мг/м².

Oligochaeta

Nais variabilis Piguet. Единственный экземпляр — у Козловки на крупном песке с галькой. По В. И. Жадину (1940) — фитореофил.

N. barbata Mull. (= *N. obtusa* Gerv.). Встречена в 5 случаях от устья Оки до устья Самары, на различных грунтах, от каменистых до тонкого ила. Численность не превышала 100 экз./м².

По Д. А. Ласточкину (1927), этот вид, приуроченный не столько к речным биотопам, сколько к эвтрофным водоемам вообще, в Оке был наиболее распространенным из наидид, чаще встречавшимся в зарослях и обрастаниях камней. По А. Л. Бенингу (1924), в Волге был сравнительно редок.

N. pseudoobtusa Piguet. Встречен дважды единичными экземплярами на песчаном и илистом грунте в Средней Волге. По В. И. Жадину (1940) — фитореофил.

N. behningi Mich. Встречен три раза единичными экземплярами в Верхней и Средней Волге на песчано-каменистых грунтах. А. Л. Бенинг (1924) считал этот вид наидид наиболее частым в коренном русле Волги. По В. И. Жадину (1940) — литореофил.

N. pardalis Piguet. Встречен дважды единичными экземплярами на илистых грунтах в устье Суры в районе Астрахани.

N. elinguis Müll. Единственный экземпляр на чистом песке у Козьмодемьянска.

Stylaria lacustris (L.) Встречена всего трижды в Верхней Волге и в предустьевом участке Оки, до 100 экз./м².

Piguetiella blanci (Piguet). Встречен единственный раз на глинисто-песчаном грунте в Верхней Волге (близ прист. Толга).

Dero sp. Был распространен от предустьевого участка Оки до дельты (встречен на 8 станциях). Численность от единичных экземпляров до 100—1500 экз./м², предпочтительно на илисто-песчаных грунтах при различных глубинах.

Aulophorus furcatus (Müll.). Единственный раз встречено несколько экземпляров на заиленном песке в устье р. Самары. Для Волги ранее не указывался.

Pristina rosea (Piguet). Единственный экземпляр в районе Козловки (Средняя Волга).

P. bilobata (Bretscher). Единственный экземпляр в районе Саратова на глинисто-илистом грунте. Для Волги ранее не указывался.

Probaropus volki (Mich.). Встречен в 17 случаях на всем протяжении Волги от Костромы до Астрахани. Из них 11 — на чистых песчаных и гравелистых грунтах и 6 — на заиленно-песчаных. Обилие олигохеты было различно. Иногда она встречалась единичными экземплярами, в других случаях численность ее достигала 4000 (у Камского Устья), 5000 (выше Куйбышева) и 7000 (у Ключиц ниже Казани) экз./м². Встречаемость и численность указывают на ведущее значение этого вида для волжской донной фауны.

Enchytraeidae gen. sp. Единичными экземплярами на каменистом грунте выше Ульяновска и глинисто-илистом — в районе Астрахани.

Ryacodrillus sp. Единственный экземпляр на гравелистом песке у Ключищ.
Limnodrilus udekemianus Claparede. На 7 станциях от Кинешмы до устья р. Самары на песчано-илистых грунтах и глубинах до 4 м, всегда единичными экземплярами.

L. hoffmeisteri Claparede. На 10 станциях от прист. Толга до Красноармейского затона ниже Сталинграда. Из этих станций 3 являются общими с предыдущим видом. Из 10 проб 5 взяты на илистом грунте и 5 на илисто-песчаном. Численность не выше 150—200 экз./м². На пелофильный характер этого вида указывали А. Л. Бенинг (1924) и В. И. Жадин (1940).

L. claparedeanus Ratzel. На 6 станциях от Кинешмы до Красноармейского затона на илистом и илисто-песчаном грунте, во всех случаях совместно с *L. hoffmeisteri* и лишь в одном — с *L. udekemianus*. Всегда единичными экземплярами в пробе.

L. helveticus Piquet. Встретился трижды единичными экземплярами на заиленно-песчаных грунтах при глубине 2—4 м в районе Кинешмы и в устьевых участках рр. Свияги и Самары.

L. newaensis Mich. По всей Волге, от Рыбинска до Астрахани, на 17 станциях. Из них 11 приходится на заиленно-песчаные грунты, остальные на чисто песчаные. Не более 10 экз. в пробе, и лишь в отдельных случаях, в устье Суры близ Енотаевской воложки, 600—800 экз./м².

А. Л. Бенинг (1924) указывал, что *L. newaensis* является наиболее типичным речным видом олигохет. В. И. Жадин (1940) показал, что в реке он обитает в нижних слоях песчаного грунта и является псаммофиллом, мигрирующим на поверхность лишь при заилении и связанном с этим недостатке кислорода.

Limnodrilus sp. sp. Поскольку экспедиция была проведена во второй половине вегетационного сезона, в материалах оказалось много неполовозрелых особей этого рода, не поддающихся дальнейшему определению. Они встречены на всем протяжении реки, на 21 станции, из которых $\frac{3}{4}$ приходилось на илистые грунты различных модификаций. Численность червей была иногда огромной. Так, у Кинешмы их оказалось более 2000 экз./м², у Куйбышева на илистом грунте, загрязненном сточными водами, 2250 экз./м², на иле Красноармейского затона более 3000 экз./м², в устье Казанки — около 20 000 экз./м². Если бы эти олигохеты могли быть определены точнее, встречаемость и обилие некоторых из названных выше видов этого рода оказались бы неизмеримо выше.

Tubifex tubifex (Müll.). На 13 станциях по всему протяжению реки на различных модификациях илистых и заиленных грунтов, в большинстве случаев в количестве немногих экземпляров. А. Л. Бенинг (1924) относил этот вид к числу сапрофильных и считал его нетипичным для русловых биотопов Волги.

T. barbatus (Grube). Найден трижды немногочисленными экземплярами на илистых и песчаных грунтах у Чебоксар, Ключищ и Саратова.

Hyodrilus moldavensis Veid. (= *Potamothrrix okaensis* Last.). По мнению Д. А. Ласточкина (1949), типично речной вид. Встречен на каменистых и песчаных грунтах у Работок, Козьмодемьянска и Ключищ. Не более 100 экз./м².

Hirudinea

Из пиявок были обнаружены 4 вида — *Glossiphonia complanata* (L.), *Helobdella stagnalis* (L.), *Herpobdella octoculata* (L.), *H. testacea* f. *nigricollis* (Brandes). Данные о их распространении приводятся в статье К. И. Лукина (1959).

Mollusca

Valvata piscinalis (Müll.). Единичные экземпляры на песчаном грунте выше Кинешмы.

Bithynia tentaculata (L.). Единичные находки в Волге выше Кинешмы и в предустьевом участке Оки.

Viviparus viviparus (L.). На 18 станциях от Костромы до Астрахани на самых разнообразных грунтах: заиленно-песчаный — в 8 случаях, каменисто-галечный и другие твердые субстраты — в 5, илистый — в 2, глинисто-илистый — в 2, чисто песчаный — в одном случае. При значительной политопности все же обнаруживается некоторая привязанность моллюска к илистым отложениям. Это еще заметнее проявляется в его численности на различных грунтах. Максимальная численность, более 1000 экз./м², отмечена на сером иле в Ключищ. На глинисто-илистых грунтах выше Саратова моллюска оказалось более 500 экз./м², на заиленной щебенке у Козьмодемьянска — 400 экз./м². В большинстве остальных случаев численность невелика.

Unionidae. Спорадически встречались все три наиболее распространенные виды рода *Unio*: *U. pictorum* (L.), *U. tumidus* Phil. и *U. crassus* Phil.

Sphaerium rivicola Lam. На 10 станциях преимущественно на илисто-песчаных грунтах различных модификаций. Численность не превышала 100 (Волга, в районе Ульяновска)—150 (Ока, в предустьевом участке) экз./м². В остальных случаях в пробах были единичные экземпляры. На тонком иле Красноармейского затона было обнаружено огромное количество этого моллюска — 830 экз./м², с биомассой 25 г/м².

Sph. solidum (Norm.). На 7 станциях от Тутаева до устья Суры на заиленно-песчаных грунтах, обычно единичными экземплярами, и лишь у Кинешмы до 200 экз./м² и в устье Суры — 100 экз./м².

Sph. scaldianum (Norm.). Единственный раз выше Ульяновска на гравелистом грунте и глубине 4,5 м, — 80 экз./м².

Sphaerium sp. sp. Ювенильные экземпляры единично в 6 случаях от Костромы до Козловки на песчаных и заиленно-песчаных грунтах.

Pisidium amnicum (Müll.). Встречен всего трижды на различных грунтах. У Тутаева на песчаном иле до 200 экз./м². По А. Л. Бенингу, это был весьма распространенный вид по всему течению Волги.

P. supinum A. Schm. Встречен дважды на песчаных грунтах предустьевого участка Оки и в Волге в районе Кинешмы. В последнем случае численность составляла 2500 экз./м².

Pisidium sp. sp. Единичные ювенильные экземпляры. В 4 случаях на песчаных грунтах.

Dreissena polymorpha Pall. Верхней точкой нахождения дрейссены в Волге были Работки (ниже Горького), хотя известно, что в Рыбинском водохранилище дрейссена широко распространена. Ниже дрейссена встречалась до самой Астрахани, в общей сложности на 12 станциях, на самых разнообразных грунтах от тонкого ила до каменистых. В некоторых случаях численность ее была очень высокой. Так, у Ключищ на сером иле дрейссены насчитывалось до 3000 экз./м², у Ульяновска на гравелистом грунте — 750 экз./м², на заиленном ракушечнике в районе Астрахани — 250—300 экз./м².

Crustacea

Isopoda

Asellus aquaticus (L.). Встречен дважды: у Рыбинска на загрязненном грунте близ берега, до 100 экз./м², и единичными экземплярами у Юрьевца на каменистом грунте. По А. Л. Бенингу (1924), встречался в Волге лишь в верхнем течении, до впадения Унжи.

Jaera sarsi (Valkanov). Каспийский выходец. Найден только на глинисто-илистых грунтах Волги в районе Астрахани при численности до 200 экз./м².

Cumacea

Pseudocuma cercaroides G. O. Sars. На глинисто-илистом грунте в районе Астрахани, до 450 экз./м².

Stenocuma graciloides G. O. Sars. Вместе с предыдущим видом, до 100 экз./м².

Amphipoda

Из бокоплавов были найдены *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichw.), *Pontogammarus obesus* (G. O. Sars), *P. sarsi* (Sow.), *Stenogammarus macrurus* (G. O. Sars), *S. compressus* (G. O. Sars), *Pandorites platycheir* (G. O. Sars) и *Corophium curvispinum* G. O. Sars. Данные о них уже приведены нами в статье, специально посвященной вопросу о границах их распространения в Волге до ее зарегулирования (Ляхов, 1958).

Insecta

Ephemeroptera

Ametropus eatoni Br. Нимфа встречена всего один раз в предустьевом участке Камы на чистом песчаном грунте. На том же биотопе нимфы неоднократно встречались нами в Волге у Поляны Фрунзе (близ Куйбышева). По данным О. А. Черновой, этот вид известен лишь для Печоры и Оби. Для волжского бассейна указывается впервые. По своему экологическому габитусу нимфа должна быть отнесена к псаммореофилам.

Heptagenia sp. Нимфы встречены трижды единичными экземплярами на каменистых грунтах от Юрьевца до Саратова. По свидетельству А. Л. Бенинга (1924), из поденок семейства *Heptageniidae* в бассейне Волги чаще других распространена *H. sulfurea* (Müll).

Odontata

Gomphus flavipes Charp. Личинка встречена трижды единичными экземплярами на песчаных грунтах от Чебоксар до Саратова.

Cordulegaster sp. Единственный экземпляр близ Хвалынского на илисто-песчаном грунте.

Heteroptera

Aphelocheirus aestivalis (Fabr.). Встречен всего однажды в верховье Волги близ Юрьевца на гравелисто-песчаном грунте на глубине 3 м.

Trichoptera

Neureclipsis bimaculata L. Личинки обнаружены в 6 пробах от Рыбинска до Куйбышева. На твердом грунте у Рыбинска численность их составляла 50—60 экз./м². В остальных случаях — единичные экземпляры.

Hydropsyche ornatula McL. А. Л. Бенинг (1924) находил личинок *Hydropsyche* (он не дифференцировал трудно отличимые друг от друга виды *H. ornatula* и *H. guttata*) по всему бассейну Волги, от Твери до Астрахани, выше устья Оки — в небольших количествах, ниже — в массе. Этот автор указывал, что для личинок *Hydropsyche* характерны два биотопа — твердый субстрат различной природы и глинистый грунт, и высказывал предположение, что названные виды специфичны один для одного, другой для другого грунта.

С. Г. Лепнева, определявшая наших личинок, дифференцировала оба вида, хотя и не во всех случаях. *H. ornatula* отмечена по всему течению реки от Рыбинска до Сталинграда, на 8 станциях, всегда на каменистом или гравелисто-песчаном грунте, в массе на первом — у Ульяновска, на втором — у Чебоксар.

H. guttata Pict. Отмечена в 5 случаях от Чебоксар до Ульяновска, в трех из них совместно с *H. ornatula*. В двух других личинки обитали также на каменистых грунтах.

Кроме того, личинки не были дифференцированы в 13 случаях, причем в 5 из них были налицо личинки одного или обоих названных видов. Новых экологических данных этот материал не содержит — личинки в общем обитали на тех же биотопах и лишь иногда единичными экземплярами — на заиленных грунтах.

Таким образом, личинки *Hydropsyche* в общей сложности обнаружены на 18 станциях. Что же касается экологического габитуса, то, по-видимому, можно считать, что у личинок обоих видов он сходен, и предположение А. Л. Бенинга о их экологическом различии не подтверждается.

Leptocerus annulicornis Steph. Единственный раз — на плотном грунте близ берега у Рыбинска.

Diptera

Tabanidae

Tabanus sp. Одна личинка в устье Свияги на песчаном илу.

Heleidae

Culicoides sp. Личинки обнаружены на 16 станциях от устья Унжи до Астрахани, всегда на песчано-илистых грунтах, как правило единичными экземплярами. Лишь на илистых грунтах в устьях притоков (Сура, Свияга) до 300 экз./м².

Tendipedidae

Tanytarsus ex gr. *gregarius* Kieff. Встречен два раза единичными экземплярами на песчаных грунтах в Верхней и Средней Волге. По материалам, собранным стационарно у Поляны Фрунзе близ Куйбышева (Ляхов, 1960), эта форма весьма характерна для илисто-песчаных рипальных грунтов, на которых летом численность ее достигала 1300 экз./м².

T. ex gr. mancus v. d. Wulp. Встречен всего дважды — в устьевых участках Унжи и Оки.

T. sexdentatus Tschern. На 6 станциях от Чебоксар до Красноармейского затона, на песчано-галечных грунтах на глубинах 4—6 м. В отдельных случаях до 260 (у Чебоксар) и 780 (у Саратова) экз./м², а обычно единичные экземпляры.

У Поляны Фрунзе личинка обитает на каменистых и песчано-гравелистых грунтах в количестве иногда до 1350 экз./м². Очевидно, эвритопный реофил.

Cryptochironomus ex gr. anomalus Kieff. Единичные экземпляры найдены на 4 станциях от устья Унжи до Хвалынска на песчано-илистых грунтах с глубинами 2—6 м.

C. ex gr. camptolabis Kieff. Дважды найдены единичные экземпляры на илисто-песчаных грунтах в устье Свияги и в Волге ниже Хвалынска.

C. ex gr. conjungens Kieff. Единственный экземпляр в предустьевом участке Свияги на илисто-песчаном грунте.

C. ex gr. defectus Kieff. На 7 станциях на илисто-песчаных грунтах в Верхней и Средней Волге от 10 до 100 экз./м².

C. demeijerei Krus. На 8 станциях от Кинешмы до Камышина на чистом песке от 20 до 400 (у Работок) и 630 (у Камышина) экз./м².

C. ex gr. fuscimanus Kieff. Вид, морфологически близкий к *C. ex gr. camptolabis*, распространен шире и обильнее последнего. На 8 станциях от Тутаева до Енотаевской воложки на заиленно-песчаных грунтах и глубинах до 4 м. Обычно — единичные экземпляры, лишь в некоторых случаях до 160 экз./м².

C. macropodus Ljachov. Трижды — в Верхней и Средней Волге на песчаных грунтах, не более 150 экз./м².

C. ex gr. pararostratus Lenz. Всего один раз в предустьевом участке Оки на твердом грунте.

C. ga (Ulomsky). Личинка впервые была описана С. Н. Уломским (1941) из песчаных грунтов Верхней Волги под названием *Chironominae* gen? larva Ra. Кроме того, автор находил ее в Верхней Каме и ее притоках. Приблизительно в это же время А. А. Черновским была описана и включена в его определитель личинка под названием *Cryptochironomus monstrosus*. Сравнение описаний и рисунков обнаруживает полное совпадение деталей строения обеих форм, за исключением одного: у личинки С. Н. Уломского вогнутый субментум вооружен 6 низкими тупыми зубцами с каждой стороны широкого срединного, в то время как у *C. monstrosus* субментум, имеющий ту же форму, зубцов лишен. Эти зубцы, как подчеркивал С. Н. Уломский, видны только на отпрепарированном субментуме и, по-видимому, не были замечены А. А. Черновским. Полное совпадение в строении антенн, челюстных щупиков, пластинок субментума, заднего конца тела и других особенностей строения заставляет считать эти формы идентичными. По правилу приоритета эту личинку следует именовать *Cryptochironomus ga* (Ulomsky).

В наших материалах единичные экземпляры этой личинки встречены на 9 станциях от Горького до Куйбышева на чистом песчаном грунте на глубине от 1 до 5 м.

C. rolli Kirp. На 10 станциях от Тутаева до Куйбышева. В 8 случаях на чистом песке, в 2 — на слабо заиленном. Численность в некоторых случаях довольно значительна: в Волге выше Горького на глубине 3.5 м 560 экз./м², в Ветлуге близ устья — 320 экз./м², обычно — от 10 до 100 экз./м².

C. zabolozkii Goetgh. На протяжении от Костромы до Сталинграда на 11 станциях, из которых 10 были на песчаном грунте — от 10 до 100 экз./м², лишь иногда, например в Волге выше Горького, — до 460 экз./м².

Glyptotendipes ex gr. *griekoveni* Kieff. В большом количестве — в образцах в устье р. Чапаевки. Кроме того, дважды единичными экземплярами на различных русловых биотопах.

Lauterborniella brachilabis Edw. Единственный раз на заиленно-песчаном грунте в устье р. Ужги, 280 экз./м².

Limnochironomus negvosus Staeg. По всей Волге от Рыбинска до Астрахани на 11 станциях с самыми разнообразными грунтами: каменисто-мергелистым (устье Оки), заиленной щебенкой (у Козьмодемьянска), гравелистым песком (выше Козловки и у Чебоксар), серым илом (у Ключиц), на загрязненных прибрежных грунтах (у Рыбинска). Во всех случаях единичными экземплярами и лишь иногда до 200—300 экз./м².

Paratendipes «connectens» № 3 Lip. На 7 станциях от Костромы до Камского устья, обычно единичные экземпляры, и лишь в некоторых случаях (Волга выше Горького, устье Ветлуги) 500—750 экз./м².

Polypedilum breviantennatum Tschern. На 6 станциях от Тутаева до Красноармейского затона на рыхлых грунтах, преимущественно заиленных, почти всегда единичными экземплярами. Лишь в районе Хвалынского на заиленном песке на глубине 1.2 м более 1000 экз./м².

P. ex gr. convictus Walk. Всего один раз 2 экз. на заиленно-каменистом грунте в Волге у Козьмодемьянска.

P. ex gr. nubeculosum Mg. На 7 станциях от Ульяновска до Сталинграда на заиленно-песчаных грунтах, всегда единичными экземплярами. В Волге эта личинка характерна для заиленно-песчаной рипали, о чем можно судить по массовому ее нахождению (до 1300 экз./м²) в правобережных застругах близ Куйбышева.

P. ex gr. scalaenum Schr. На 3 станциях в Верхней Волге на слабо заиленных песчаных грунтах и глубине до 3 м. Численность у Кинешмы более 5000 экз./м². Нередок также на различных грунтах близ Куйбышева.

Tendipes f. l. bathophilus Kieff. Единственный экземпляр в Волге выше Сталинграда на тонком заиленном песке.

T. f. l. plumosus L. В огромном количестве, более 2000 экз./м², — на песчаном иле в затоне Чувич ниже Ульяновска.

T. f. l. reductus Lip. На 7 станциях, обычно единичными экземплярами, на песчаных грунтах при различных глубинах до 9 м. Лишь в одном случае, у Чебоксар, 540 экз./м². Встречен также на заиленном песке в устьях волжских притоков — Суры и Свияги, в первом случае — более 900 экз./м².

T. f. l. semireductus Lenz. В Волге всего один раз, на заиленном песке выше Сталинграда. Кроме того, в устье Свияги, вместе с *f. l. reductus*, около 900 экз./м².

T. f. l. thummi Kieff. На 7 станциях по всему течению Волги от Тутаева до Енотаевска на заиленно-песчаных грунтах. Численность в некоторых случаях достигала 400 (устье р. Казанки) и 600 (Волга ниже Хвалынского) экз./м², чаще — в пределах от 10 до 80 экз./м².

Cricotopus ex gr. algarum Kieff. Трижды встречены единичные экземпляры в различных пунктах на глинисто-илистых грунтах.

C. latidentatus Tschern. На 5 станциях единичные экземпляры на разнообразных грунтах. Вместе с тем она оказалась весьма обыкновенной также на различных грунтах близ Куйбышева с численностью иногда до 4000 экз./м² (Ляхов, 1960). Очевидно, ее можно считать эвриптоно-реофильной формой.

C. ex gr. silvestris F. В перифитоне в устье р. Чапаевка.

Eukiefferiella bicolor Zett. Дважды встречены единичные экземпляры на заиленно-песчаных грунтах в Верхней Волге.

E. similis Goetgh. На галечно-песчаном грунте у Чебоксар, более 500 экз./м² и в пище стерляди, пойманной в районе Ульяновска. Вместе с тем этот вид чрезвычайно характерен для каменистых грунтов Волги близ Куйбышева (Ляхов, 1960), где численность его достигала 800 экз./м² и более. По экологическому габитусу безусловно должен быть отнесен к литореофилам.

Orthocladius ex gr. bathophilus Kieff. Дважды встречены единичные экземпляры на песчано-каменистых грунтах в Каме выше устья и в Волге у Ульяновска. Еще более, чем предыдущий вид, характерен для каменистых грунтов Волги у Куйбышева, и с полным основанием должен рассматриваться как литореофил.

Procladius ex gr. bathyphila Kieff. Встречена лишь в Верхней Волге на участке от Толги до Кинешмы на заиленно-песчаных грунтах с глубиной до 3—3.5 м, от 10 до 200 экз./м².

Ablabesmiya ex gr. lentiginosa Fries. Трижды встречались единичные экземпляры на песчано-илистых грунтах в районе Кинешмы и у Чебоксар.

Procladius sp. Личинки встречались на всем протяжении Волги от Тутаева до Енотаевской воложки на 17 станциях, всегда на илистых или песчано-илистых грунтах. В устьях притоков (Унжа, Свияга) численность достигала 650—700 экз./м², на речных биотопах — 10—100 экз./м².

Сравнение наших материалов с фаунистическими данными А. Л. Бенинга (1924) представляет значительную трудность прежде всего из-за разницы в масштабах исследования. Помимо дночерпателя, Бенинг применял некоторые качественные орудия лова. Во время его экспедиций по Волге обследовалась не только медиаль реки, но и рипальные биотопы, интенсивно исследовался участок реки, непосредственно примыкающий к Саратову. Поэтому в нашем списке отсутствуют многие фитофильные формы, отмеченные Бенингом в Волге, в частности водяные клещи, а также многие редко встречающиеся виды; совершенно выпала мизиды *Paratubificoides ullskyi* (Czern), ведущая наддонный образ жизни и дночерпателем не улавливаемая; не отмечены аргилореофильные роющие поденки (*Polymitarcus* и др.), обитающие в крутых глинистых берегах. Вместе с тем основной состав фауны в общих чертах совпадает.

Ранее, сравнив распространение по Волге каспийских выходцев бокоплавов во времена А. Л. Бенинга и в начале 50-х годов, мы показали (Ляхов, 1958), что границы распространения отдельных видов в последнее время значительно сузились. Причиной этому явились сначала катастрофические зимние заморы, охватившие почти все течение Волги в 1938—1939 гг., а затем — общее загрязнение реки сточными промышленными водами, сдерживавшее регенерацию популяций реофильных форм, требовательных к содержанию кислорода и общей чистоте воды. Возможно, что отсутствие в наших материалах ряда реофильных форм из других фаунистических групп (*Oligoneuriella rhenana* из поденок, некоторые ручейники, реофильный клоп *Aphelocheirus aestivalis* и другие) или их малая численность объясняются теми же причинами. Вместе с тем стоит обратить внимание на более высокую встречаемость в Волге в последнее время полисапробной олигохеты *Tubifex tubifex*, косвенно свидетельствующей о повышении загрязнения Волги по сравнению с тем периодом, когда ее исследовал А. Л. Бенинг.

Наряду с этим удалось обнаружить несколько форм, новых для русловых биотопов Волги. Среди олигохет таковыми оказались *Aulophorus*

furcatus, *Pristina rosea*, *P. bilobata*, *Limnodrilus helveticus*, *Limnodrilus moldaviensis*. Не исключается, что мелкие формы были пропущены А. Л. Бенингом из-за применения слишком крупных сит при промывке грунта.

Значительный фаунистический интерес представляет находка нимф поденки *Ametropus eatoni*, найденной ранее в бассейнах Печоры и Оби (Чернова, 1941). Учитывая ее находения в районе Куйбышева, можно сказать, что поденка эта не столь уж редка в бассейне Волги.

Сравнение фауны личинок тендипедид чрезвычайно сложно вследствие резкого различия уровней изученности этой группы во времена А. Л. Бенинга и ныне.

ДОННЫЕ БИОЦЕНОЗЫ И БИОМАССА БЕНТОСА

По гидрологическому районированию (Справочники по водным ресурсам СССР, 1934, 1954) все течение Волги принято делить на три больших района: Верхняя Волга — от истоков до устья Оки, Средняя Волга — от устья Оки до устья Камы, и Нижняя Волга — ниже устья Камы. Кроме того, из Нижней Волги выделяют дельтовый участок, за начало которого принято считать место отхождения рукава Бузан. Такого принципа деления Волги мы будем придерживаться в дальнейшем изложении материала. А. Л. Бенинг (1924) районировал Волгу в своей монографии несколько по-иному. Границей между Верхней и Средней Волгой он считал устье Шексны, относя таким образом к Верхней Волге участок реки, зарегулированный Рыбинской плотиной.

Для рек средней полосы европейской части СССР описано несколько типичных донных биоценозов: лито-, псаммо-, пело-, аргило- и фитофильный. Из них в наших материалах с большей или меньшей полнотой отражены первые три. Характерный для глинистых берегов аргилореофильный и для прибрежных зарослей — фитофильный биоценозы требуют для исследования специальной полевой методики.

По нашим данным, три названных биоценоза имеют в различных районах Волги больше сходства, чем отличий. Поэтому нам кажется удобнее рассмотреть имеющиеся материалы не по районам, а по биоценозам.

Л и т о р е о ф и л ь н ы й б и о ц е н о з исследован менее других: в одном случае в Верхней, в одном в Средней и в двух — в Нижней Волге. Это закономерно, поскольку каменистые грунты встречаются в Волге сравнительно узкой полосой вдоль правого берега.

В наиболее типичном виде биоценоз выражен в Нижней Волге, где в его состав входят столь для него характерные каспийские иммигранты — бокоплавы. В табл. 1 приводятся данные по двум станциям из Нижней Волги.

Во втором случае биоценоз значительно ослаблен отложениями песка. С ним связано присутствие псаммореофила *Procapillus volki*.

Значительное обилие и высокая биомасса характерны для литореофильного биоценоза и в Средней Волге. В районе Чебоксар на глубине 4.5 м он имел следующие показатели: *Oligochaeta* (*Nais obtusa*, *Limnodrilus* sp., *Tubifex barbatus*) — 1500 экз., 0.42 г, *Hirudinea* — 40 экз., 1.86 г, *Viviparus viviparus* — 320 экз., 1154 г, *Dikerogammarus haemobaphes* — 400 экз., 5.20 г, *Hydropsyche* — 16 240 экз., 55.14 г, *Tendipedidae* (главным образом *Eukiefferiella similis* и *Tanytarsus sexdentatus*) — 2300 экз., 0.34 г. Суммарная биомасса составляла здесь 63 г/м², а с крупными мол-

люсками — 1217 г/м². Таким образом, и в Средней Волге биоценоз характеризуется весьма высокими количественными показателями.

В Верхней Волге литореофильный биоценоз исследован в районе Юрьевца. Здесь на середине реки при глубине 6 м на каменистом грунте обнаружено много пиявок (640 экз. с биомассой 7.56 г/м²) и *Viviparus* (400 экз. с биомассой 1625 г/м²). Помимо них, в небольшом числе встречены *Heptagenia* и *Cricotopus latidentatus* и единично — некоторые другие формы. В предустьевом участке Оки на мергеле, имитирующем каменистый грунт, найдены губки, немного гидр, олигохет и личинок тендипедид.

Таблица 1

Количественные показатели литореофильного биоценоза
в Нижней Волге
(Численность и вес — на 1 м²)

Организмы	Место пробы			
	Выше Ульяновска, близ Захарьевского рудника, глубина 4.5 м, щебенка, гравий, коровиный ил		Выше Саратова, у с. Пристанное, глубина 6 м, грунт тот же, с отложениями песка	
	количество	вес в г	количество	вес, в г
<i>Propappus volki</i>	—	—	660	0.02
<i>Shpaeriidae</i>	140	34.00	—	—
<i>Dreissena polymorpha</i>	360	31.00	—	—
<i>Pontogammarus obesus</i>	4611	15.54	80	1.70
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>	—	—	70	—
<i>Corophium curvispinum</i>	164820	38.21	2620	1.67
<i>Hydropsyche ornatula</i>	1700	9.32	130	0.65
<i>Tanytarsus sexdentatus</i>	—	—	260	0.04
Прочие	220	0.13	10	—
Итого	171850	128.20	3830	3.75

Псаммореофильный биоценоз, развивающийся на промытых речных песках, широко распространен по всему течению Волги. Количественные показатели биоценоза даны в табл. 2.

Для этого биоценоза в общем характерно однообразие состава. Довольно постоянным компонентом его является *Propappus volki*, часто встречающийся в большом количестве. Четыре вида псаммореофильных личинок тендипедид также более или менее постоянны. Из гаммарид характерным псаммореофилом является *Pontogammarus sarsi*, обычный в Средней и Нижней Волге. Иногда в небольшом числе встречается *Dikerogammarus haemobaphes*, а в низовьях к ним присоединяются *Pandorites platycheir* и *Stenogammarus macrurus*.

Кроме того, в составе биоценоза встречались и некоторые другие формы, меньшего значения; среди них нематоды, гидры, из олигохет — *Limnodrilus newaensis* и некоторые *Naididae*, в Нижней Волге — бокоплавы *Pontogammarus obesus* и *Stenogammarus compressus*, из тендипедид — *Cryptochironomus macropodus* и ряд форм с чертами пелореофильности — *Tendi-*

Таблица 2

Количественные показатели псаммореофильного биоценоза (на 1 м²)

Организмы	Верхняя Волга (5 проб)		Средняя Волга (12 проб)		Нижняя Волга (13 проб)	
	встречаемость	среднее обилие	встречаемость	среднее обилие	встречаемость	среднее обилие
<i>Propappus volki</i>	2	440	4	1130	5	2370
<i>Pontogammarus sarsi</i>	—	—	8	180	9	50
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>	—	—	2	100	2	25
<i>Pandorites platycheir</i>	—	—	—	—	2	390
<i>Stenogammarus macrurus</i>	—	—	—	—	2	100
<i>Paratendipes «connectens»</i> № 3	3	280	3	190	—	—
<i>Cryptochironomus rolli</i>	3	230	3	130	1	(10)
<i>C. zabolotzkii</i>	3	190	4	60	3	30
<i>C. demijerei</i>	2	290	3	150	4	450
<i>C. ra</i>	2	20	5	30	1	(10)

Примечание. Встречаемость (здесь и далее) — число проб, в которых встречен вид.

pes f. l. reductus, *Tanytarsus sexdentatus*, *Polypedilum ex gr. nubeculosum*, *Cryptochironomus ex gr. defectus* и некоторые другие.

Биомасса организмов, образующих этот комплекс, крайне низка. В среднем по Верхней Волге без крупных моллюсков она составляла 0.24 г/м² (от 0.08 до 0.56), по Средней — 0.34 г/м² (от 0.06 до 0.72) и по Нижней — 1.11 г/м² (от 0.10 до 9.64), а в среднем по всей реке — 0.91 г/м². На песчано-галечных грунтах, за счет литореофилов, биомасса значительно выше. Например, в районе Козловки она достигала 15 г/м², а с крупными моллюсками (*Viviparus* и *Dreissena*) — около 0.5 кг/м².

Пелореофильный биоценоз, развивающийся на заиленных грунтах, показан в табл. 3.

В Верхней Волге он был распространен значительно чаще, благодаря меньшим скоростям течения, допускающим отложение илистых частиц поверх песка. Обычно это незначительное эфемерное заиление, исчезающее во время осенних и весенних паводков.

Специфический облик биоценозу придают олигохеты из сем. *Tubificidae*. Из 5 видов, показанных в табл. 3, ни одному, кроме может быть *Limnodrilus newaensis*, нельзя отдать предпочтение перед другими. Некоторая фаунистическая неясность связана с тем, что многие особи оставались в ювенильном состоянии и были определены только до рода. Из личинок тендипедид наиболее частой является *Procladius*. Для Верхней Волги в большей степени, чем для других районов, характерны несколько видов сферид, в то время как гаммариды отмечаются только для Нижней Волги.

Кроме перечисленных в таблице, в составе пелореофильного биоценоза изредка встречались и другие формы: нематоды, пиявки, унioniны, из олигохет — ряд видов сем. *Naididae*, сравнительно редко встречающиеся *Limnodrilus helveticus* и *Ilyodrilus moldavensis*, а также *Stylaria lacustris* и псаммореофил *Propappus volki*, многие личинки тендипедид различных экологических оттенков.

Средняя биомасса бентоса в рамках пелореофильного биоценоза в Верхней Волге составляла 1.16 г/м² (от 0.18 до 4.20), в Средней Волге она была

Таблица 3

Количественные показатели пелореофильного биоценоза (на 1 м²)

Организмы	Верхняя Волга (12 проб)		Средняя Волга (8 проб)		Нижняя Волга (9 проб)	
	встречаемость	среднее обилие	встречаемость	среднее обилие	встречаемость	среднее обилие
<i>Limnodrilus</i> sp.	6	400	6	1760	3	2500
<i>L. newaensis</i>	6	100	1	40	4	240
<i>L. hoffmeisteri</i>	3	160	2	20	3	90
<i>L. udekemianus</i>	2	15	2	20		
<i>L. clapardeanus</i>	2	30			2	20
<i>Tubifex tubifex</i>	2	40	3	130	3	30
<i>Dero</i> sp.	1		2	60	3	100
<i>Sphaerium solidum</i>	5	80				
<i>S. rivicola</i>	3	110	1	40	1	20
<i>Pisidium supinum</i>	3	860	—	—	—	—
<i>Pontogammarus obesus</i>	—	—	—	—	3	70
<i>Corophium curvispinum</i>	—	—	—	—	2	2460
<i>Pandorites platycheir</i>	—	—	—	—	2	140
<i>Procladius</i>	4	180	5	200	5	50
<i>Procladius bathyphila</i>	3	100	—	—	—	—
<i>Cryptochironomus</i> ex gr. defectus	3	60	1	60	1	10
<i>Tendipes</i> f. l. thummi	1	3750	2	100	3	250
<i>T. f. l. reductus</i>	—	—	2	300	1	150
<i>Cryptochironomus</i> ex gr. fuscimanus	2	130	2	40	3	60
<i>Polypedilum brevipennatum</i>	2	60	—	—	2	550
<i>P. ex gr. nubeculosum</i>	—	—	—	—	3	20
<i>Culicoides</i> (Heleidae)	1	10	1	280	4	40

несколько выше и достигала 1.91 г/м², а в Нижней Волге — 2.64 (от 0.65 до 7.65). Таким образом, во всех биоценозах можно отметить увеличение биомассы от верховьев вниз по реке. Это имело место в связи с большим фаунистическим разнообразием, в частности — за счет каспийских гаммарид.

Значительно выше биомасса населения песчано-илистых грунтов в устьевых участках волжских притоков. Так, в устье Суры за счет *Limnodrilus newaensis* и *Sphaerium solidum* она составляла 30.86 г/м², в устье Свияги за счет *Tendipes* f. l. semireductus — 19.30 г/м², в устье Казанки за счет олигохет из рода *Limnodrilus* — 84.36 г/м². По всей вероятности, подпор создает весьма благоприятные условия для пелореофильных комплексов. На русловых биотопах лишь один раз, возле Ключиц, на сером легко промываемом иле была встречена огромная биомасса бентоса, составлявшая около 4.3 кг/м². Из этого количества 4.26 кг приходится на моллюсков *Viviparus* и *Dreissena*, 14 г — на пиявок *Glossiphonia complanata* и *Herpobdella testacea* и 21.5 г — на бокоплава *Dikerogammarus haemobaphes*.

В Нижней Волге были исследованы затоны Чувич (близ Ульяновска) и Красноармейский (в районе Сталинграда). В первом случае на песчаном иле при глубине 2.5 м обнаружен пелофильный биоценоз с преобладанием *Tendipes* f. l. plumosus. При численности организмов 6800 экз./м² (среди тендипедид было много особей младших личиночных возрастов) биомасса составляла здесь 15.86 г/м². На чистом иле Красноармейского

затона доминировали олигохеты из рода *Limnodrilus* (главным образом молодь, а из взрослых — несколько экземпляров *Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. claredeanusi* и *Tubifex tubifex*), а также *Sphaerium rivicola*. При численности организмов 3530 экз./м² биомасса достигала внушительной цифры 33.58 г/м², из которых $\frac{3}{4}$ приходилось на моллюсков.

Донные биоценозы дельты Волги исследовались в районе Астрахани. На ракушечном песке на глубине 9 м господствовал *Stenogammarus compressus*, численность которого составляла 650 экз./м². Биомасса сравнительно велика — 3.72 г/м². На илистых ракушечных грунтах в сильной степени сказывается фаунистическое влияние Каспия, выразившееся в присутствии кумацей, изоподы *Jaega sarsi* и полихеты *Hypania invalida*. Господствующее положение здесь занимали амфиподы *Corophium curvispinum*, *Dikrogammarus haemobaphes* и *Pontogammarus sarsi*. Суммарная численность организмов составляла 8290 экз./м². Биомасса за счет моллюсков (*Viviparus* и *Dreissena*) достигала 145 г/м², без моллюсков — 21.74 г/м².

Начальные этапы формирования бентоса в водохранилищах волжского каскада освещены в ряде работ: по Горьковскому — Ф. Д. Мордухай-Болтовского и А. Ф. Гунько (1959), по Куйбышевскому — Г. В. Аристовской (1958) и Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1959). Процессы формирования бентоса в Сталинградском водохранилище будут рассмотрены нами в другой работе (наст. сборник).

Разрушение таких типичных речных биоценозов, как псаммо- и литореофильный, происходило в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах в первое же лето вслед за осенним перекрытием Волги плотинами гидроэлектростанций. Это разрушение начинается с приплотинной части и распространяется вверх по мере перемещения подпора, уменьшения скоростей течения и выпадения взвесей с образованием иловых отложений. На этих отложениях развивается пелореофильный биоценоз, свойственный Волге в ее бытовых условиях. В нем ведущую роль играют тубифициды, в частности *Limnodrilus newaensis*, некоторые реофильные личиночные формы рода *Tendipes* и в значительно меньшей степени — другие пелореофильные тендепиды. Весовые показатели пелореофильного комплекса в формирующемся водохранилище, как показала Г. В. Аристовская, значительно перекрывают таковые на русловых заиленных биотопах реки до ее зарегулирования, приближаясь к тому, что наблюдалось в затонах и в устьевых участках волжских притоков.

С затоплением пойменных водоемов и значительным уменьшением в водохранилище скоростей течения происходит аэрогенное вселение в русловую часть водохранилища и на залитую пойму мотыля *Tendipes plumosus* в личиночных формах *T. plumosus* и *T. semireductus*, которые заменяют исчезающие к этому времени реофильные формы мотыля. Течение является фактором, ограничивающим развитие *Tendipes* на биотопах формирующегося водохранилища (Гунько, 1959).

ЛИТЕРАТУРА

- Аристовская Г. В. 1958. Бентос Куйбышевского водохранилища в первый год его существования. Тр. Тат. отд. ВНИОРХ, в. 8.
Бенинг А. Л. 1924. К изучению придонной жизни р. Волги. Моногр. Волжск. биол. ст., № 1, Саратов.

- Г у н ь к о А. Ф. 1958. Влияние проточности водохранилища на состояние донной фауны (на примере Горьковского водохранилища). ДАН, т. 119, № 2.
- Ж а д и н В. И. 1940. Фауна рек и водохранилищ. Тр. ЗИН, т. V, в. 3—4.
- Ж а д и н В. И. 1948. Донная фауна р. Волги от Свияги до Жигулей и ее возможные изменения. Тр. ЗИН, т. VIII.
- К а б а н о в Н. М., М. Г. К и ч е н к о, А. С. К о л т у н о в а и др. 1958. Санитарное состояние Волги и возможные изменения в связи с реконструкцией реки. Вестн. АМН СССР, в. 6.
- Л а с т о ч к и н Д. А. 1927. Материалы по фауне *Oligochaeta limicola* России. 4. *Oligochaeta limicola* реки Оки. Раб. Окск. биол. ст., т. V, в. 1.
- Л а с т о ч к и н Д. А. 1949. Кольчатые щетинковые черви (*Chaetopoda*). «Жизнь пресных вод СССР», т. II.
- Л у к и н Е. И. 1959. К фауне пиявок р. Волги. Уч. зап. Куйбышевск. пед. инст., в. 22.
- Л я х о в С. М. 1958. О границах распространения каспийских бокоплавов в Волге к началу ее гидротехнической реконструкции. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, № 3.
- Л я х о в С. М. 1960. Бентос р. Волги у Куйбышева и его динамика. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 3 (6).
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1959. Первые этапы формирования бентоса Куйбышевского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. и А. Ф. Г у н ь к о. 1959. Донная фауна Горьковского водохранилища в первый год его существования. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 2 (5).
- С п р а в о ч н и к по водным ресурсам СССР, 1934, т. V. Нижнее Поволжье.
- С п р а в о ч н и к по водным ресурсам СССР, 1954, т. IV. Среднее Поволжье.
- У л о м с к и й С. Н. 1941. Новая личинка хирономид. Тр. Уральск. отд. ВНИОРХ, в. 3.
- Ч е р н о в а О. А. 1941. Поденки (*Ephemeroptera*). «Жизнь пресных вод СССР», т. I.
- Ч е р н о в с к и й А. А. 1949. Определитель личинок комаров семейства *Tendipedidae*. Изд. АН СССР.
-

С. М. Л я х о в

ФОРМИРОВАНИЕ БЕНТОСА СТАЛИНГРАДСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА НА ПЕРВОМ ГОДУ ЕГО СУЩЕСТВОВАНИЯ

Сталинградское водохранилище является самым южным из ныне существующих водохранилищ волжского каскада. Это сообщает ему определенные отличительные черты по сравнению с другими волжскими водохранилищами. Во-первых, несколько отличается его биофонд, более богатый за счет каспийских иммигрантов из ракообразных. Во-вторых, в условиях более высоких температур Нижнего Поволжья биологические процессы должны идти в нем гораздо интенсивнее, и следовательно, должны быть короче сроки оборачиваемости органического вещества, а отсюда — и выше продуктивность водосема. Водохранилище имеет равномерно вытянутую форму со сравнительно небольшими расширениями в районе Усовки, близ Золотого и в устье Еруслана. Тем самым оно резко отличается от озероподобного Рыбинского и «четкообразного» Куйбышевского водохранилища и до некоторой степени сходно с Горьковским. При довольно высоком коэффициенте водообмена водохранилища,¹ равном 7.5 (Михайлов и Харитонов, 1959), это может создать равномерную проточность по оси водохранилища, что весьма существенно для бентоса в отношении аэрации придонных слоев воды.

Исследование бентоса в формирующемся Сталинградском водохранилище в 1959 г. производилось в двух рейсах: с 15 по 25 июля и с 10 по 22 сентября.

В верхнем своем участке водохранилище (в тех его границах, которые определялись наполнением 1959 г.) продолжало оставаться в пределах речного русла. Здесь станции располагались лишь по продольной оси водохранилища. С выходом воды на прирусловые пески, а еще ниже — в пойму, кроме основной станции на бывшем русле, устанавливалось еще несколько станций, от одной до трех, по поперечному разрезу. Местоположение станций показано на схематической карте (рис. 1).

Основным орудием служил дночерпатель Петерсена с площадью захвата 1/10 м². На каждой станции обычно делалось две выемки, реже — одна. Выборка организмов из грунта производилась способом отмучивания и промывки через шелковый газ № 23, фиксация — 4%-м формалином, взвешивание на торзионных весах с точностью до 1 мг. Помимо дночерпательных сборов, в некоторых местах близ берега производились драгировки прямоугольной драгой. Всего было собрано в июле 19 количественных и 13 качественных проб, в сентябре 21 количественная и 4 качественных пробы.

¹ Коэффициент водообмена водохранилища выражается отношением среднеемноголетнего годового стока в створе плотины к объему водохранилища при напорном проектом горизонте (НПГ).

В систематической обработке материала любезно согласились принять участие Н. Г. Екатерининская (*Oligochaeta*), Е. И. Лукин (*Hirudinea*) и С. Н. Заречная (*Trichoptera*). Пользуясь возможностью принести перечисленным лицам благодарность.

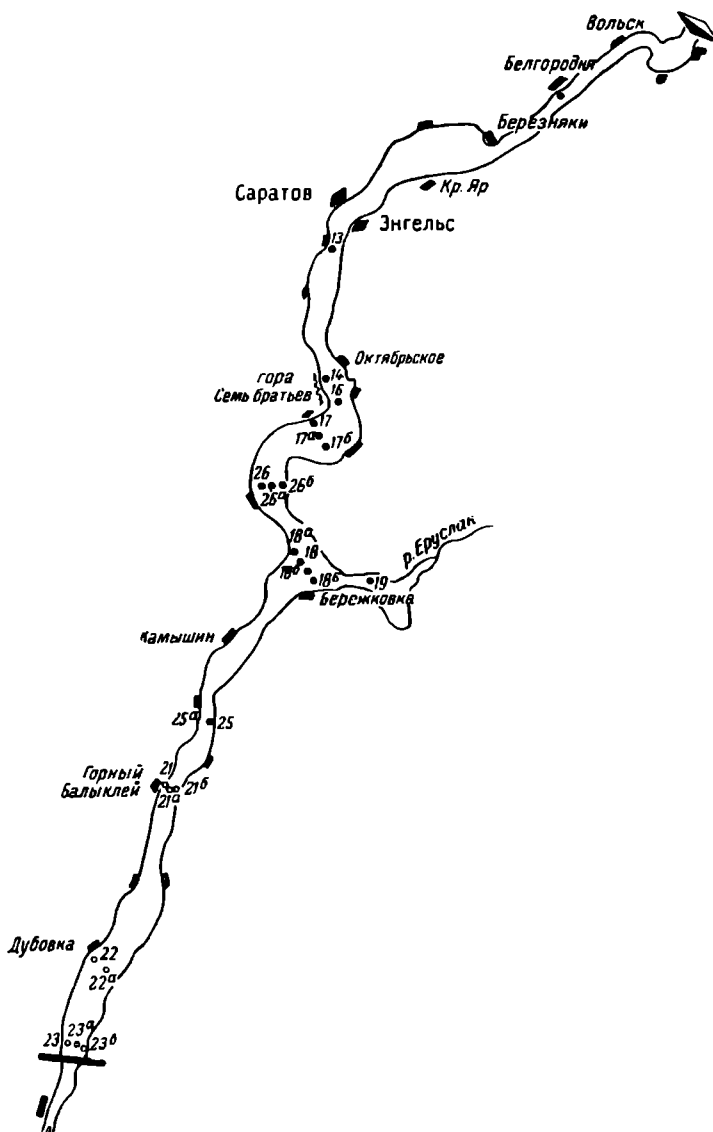


Рис. 1. Схематическая карта Сталинградского водохранилища
°22, °25 — станции.

Бентос Волги на том участке, который покрыт Сталинградским водохранилищем, исследовался рядом авторов. А. Л. Бенинг (1924), обобщивший стационарные материалы, собранные в районе Саратова, и экспедиционные — по всей Волге, приводит для русла Пижмой Волги

следующие биоценозы: песчаного русла (по современной терминологии — псаммореофильный), илистого (пелореофильный), глинистого (аргило-реофильный) и каменистого (литореофильный). Последние два распространены вдоль левого глинистого и правого горного берегов в виде нешироких полос и не везде. Преобладающим грунтом Нижней Волги являлся песок, а вместе с ним преобладал и псаммореофильный биоценоз. Автор не привел в своей работе весовых данных, что же касается численности, то для псаммореофильного биоценоза она составляла в среднем 30 экз./м², для пелореофильного — 260 экз./м². Эти цифры кажутся нам несколько преуменьшенными из-за несовершенства полевой методики (промывка грунта через сита с ячейей 0.5 мм и более).

Из придаточных систем А. Л. Бенинг приводит данные по воложкам и затонам. В глубоких затонах автор отметил пышное развитие тубифицид и личинок тендипедид с общей численностью донных организмов в среднем 1100 экз./м².

Участок Волги протяжением около 150 км, прилегающий к Саратову, был подробно обследован А. С. Константиновым (1953) в связи с вопросами загрязнения Волги промышленными сточными водами. Для русловых биотипов автор приводит следующие цифры биомассы: чистые пески — 0.155 г/м², мелкий заиленный песок — 15.84 г/м², из которых 14.64 г падает на крупных моллюсков (*Viviparus*), ил — 9.53 г/м², из которых 8.29 г — моллюски, песчано-галечные грунты — 0.29 г/м². Автор применял в работе малую модель дночерпателя Петерсена, недостаточно уловистую. Поэтому его данные, по-видимому, несколько преуменьшены.

Бентос Волги у Дубовки, т. е. в районе, находящемся в непосредственной близости к плотине Сталинградской ГЭС, стационарно в течение года исследовался П. П. Дремковой (1954). Прилегавший к Дубовке участок реки был типично плёсовым, поэтому к концу лета на основных песчаных и песчано-каменистых грунтах происходило отложение наилка. Здесь были распространены модификации псаммо-, лито- и пелореофильных биоценозов. К концу лета развивалась обильная и разнообразная фауна, среди которой численно и по весу доминировали гаммариды, олигохеты и личинки тендипедид. Биомасса в среднем для всего участка к концу вегетационного периода составляла около 10 г/м² (без крупных моллюсков), что безусловно является для реки показателем весьма высоким.

По экспедиционным материалам 1951 г. мы приводили для Нижней Волги следующие показатели биомассы по биоценозам (Ляхов, 1961): псаммореофильный — 1.10 г/м², пелореофильный — 2.64 г/м² (без крупных моллюсков). Подчеркивалось, что по оси реки биомасса возрастает от верховьев к устью, главным образом за счет гаммарид.

Таковы в самых общих чертах сведения о бентосе русла Волги в ее нижнем течении, имевшиеся к моменту создания плотины Сталинградской ГЭС. Для реки были характерны главным образом песчаные и песчано-илистые грунты с псаммо- и пелореофильными биоценозами и низкими показателями биомассы. Эти биоценозы отличались от таковых Верхней, а также и Средней Волги обилием каспийских выходцев — гаммарид. На плёсовых участках биомасса бентоса была значительно выше.

Русло Волги в створе Сталинградской ГЭС было перекрыто в последних числах октября 1958 г., и немедленно началось наполнение чаши водохранилища. Уже к концу года уровень воды в районе Дубовки (25 км

выше плотины) поднялся на 8—9 м, т. е. на высоту выше среднего паводка. Далее следовал сравнительно постепенный подъем воды, продолжавшийся в течение всего 1959 г. Лишь во время паводка на 1½ месяца наблюдалось довольно крутое повышение уровня на 3.5 м, из которых 1 м вскоре был сброшен.

Ко времени нашего первого обследования водохранилища, в середине июля 1959 г., уровень воды в приплотинном участке поднялся по сравнению с волжским меженным на 15 м. Здесь воды водохранилища вышли за пределы поймы. Однако уже в районе Камышина уровень едва превышал речной паводочный. Далее вверх по водохранилищу значительный разлив наблюдался лишь в районе Ерусланского рукава, где левая пойма была хорошо разработана совместным действием основной реки и притока. Начиная от Даниловки и выше водохранилище уже находилось в волжских берегах, а на участке между Золотым и Саратовом подпор выклинивался. Ко времени второго обследования в середине сентября уровень повысился еще приблизительно на метр. Хвост водохранилища почти достиг Саратова.

По сравнению с Волгой в водохранилище резко снизились скорости течения воды. В июле падение их отмечено на участке Саратов—Даниловка (рис. 2). Ниже поверхностная скорость течения составляла 0.40—0.50 м/сек., а близ плотины не превышала 0.30 м/сек. На участках залитой поймы скорости течения были не выше 0.15 м/сек.

В сентябре резкое падение скорости течения замечено уже в районе Саратова. На всем протяжении водохранилища за два месяца она упала приблизительно на 0.10—0.20 м/сек. Для сравнения на графике даны скорости течения на том же участке Волги до ее зарегулирования по материалам экспедиции, проведенной с 20 IX по 2 X 1958 г.

Участок водохранилища между Саратовым и Даниловкой летом и осенью 1959 г. можно назвать «хвостовым». Подпор подошел сюда лишь в течение лета 1959 г. По стрежневой оси водохранилища скорости течения упали до 0.32—0.46 м/сек. на поверхности и до 0.24—0.40 м/сек. у дна; ближе к берегам — соответственно 0.16—0.40 и 0.16—0.31 м/сек. Вместе с падением скоростей началось отложение илистых частиц за счет органической взвеси и отмирающего планктона. Заиление это весьма эфемерно и по толщине не превышало 2—3 мм. Бентос этого участка показан на табл. 1 и 2.

В июле в районе Саратова можно было видеть обедненный волжский исаммореофильный биоценоз. Ниже, несмотря на заиление, биоценоз этот сохраняется в полной мере. Численность *Procladius volki* местами достаточно высокая (ст. 26), значительную часть тензидипедид составляют специфические для песка личинки из рода *Cryptochironomus*. На галечных грунтах обнаружено много *Hydropsyche ornatula* (ст. 26). Гаммарид сравнительно мало; это — *Pontogammarus sarsi*, *P. obesus*, *Dikerogam-*

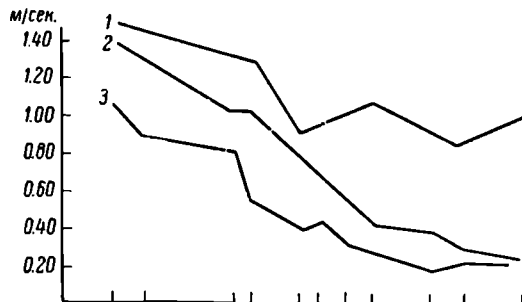


Рис. 2. Поверхностные скорости течения на стрежне.

1 — Волга в сентябре 1959 г.; 2 — Сталинградское водохранилище в июле 1959 г.; 3 — там же в сентябре 1959 г.

Таблица 1

Бентос Сталинградского водохранилища на участке Саратов—Даниловка
(13 июля 1959 г., по станциям)

	13. ниже Саратова, середина, глубина 13,0 м, скорость 1,02/0,63 м сек., песок разнородный		17а. Золотое, речина, глубина 11,0 м, мелкий песок с наилком		17б. Золотое, близ левого берега, глубина 11,5 м, средний песок, заиленный		26. Даниловка, близ правого берега, глубина 15,0 м, скорость 0,57/0,40 мсек., гравий с песком и галькой, заиленный		26а. Даниловка, середина, глубина 16,0 м, скорость 0,31/0,37 мсек., крупный песок, слетка заиленный		26б. Даниловка, близ левого берега, глубина 13,0 м, скорость 0,43/0,20 мсек., мелкий песок с наилком	
	количество	вес	количество	вес	количество	вес	количество	вес	количество	вес	количество	вес
Организмы												
Hydra	30	0,005	655	0,060	55	0,005	18350	1,70	3265	0,30	5	—
Oligochaeta	80	0,005	50	0,005	465	0,03	1315	0,22	700	0,60	25	0,10
из них: Provarpus volki	80	—	40	—	455	—	1250	—	700	—	—	—
Amphipoda	—	—	15	0,025	30	0,08	440	3,00	30	0,04	10	0,01
Trichoptera	—	—	—	—	—	—	1845	5,28	10	0,01	—	—
Tendipedidae	70	0,03	125	0,060	40	0,02	535	0,22	125	0,04	210	0,14
из них: псаммофильные												
Sturptochironomus	70	—	30	—	10	—	315	—	80	—	—	—
Прочие	—	—	—	—	5	0,005	30	0,18	70	0,01	10	0,02
Итого	180	0,04	845	0,15	595	0,14	22515	10,60	4200	1,00	260	0,27

Примечание. Количественные показатели пересчитаны на 1 м²; вес — в граммах (как и в последующих таблицах).

1 Числитель — поверхность, знаменатель — дно.

Бентос Сталинградского водохранилища на участке Саратов—Даниловка
(Сентябрь 1959 г., по станциям)

	13, ниже Саратова, глубина 8,0 м, скорость 0,56/0,40 м/сек., гравий с крупным песком		14, ниже Чаловска, глубина 12,0 м, скорость 0,32/0,40 м/сек., крупный песок, заиленный		16, выше г. Семь братьев, глубина 12,0 м, скорость 0,40/0,28 м/сек., крупный песок, заиленный		17, у Золотого берега, глубина 8,5 м, скорость 0,32/0,31 м/сек., средний песок, заиленный		17а, у Золотого берега, глубина 17,0 м, скорость 0,46/0,26 м/сек., средний песок с галькой 2—3 мм		17б, у Золотого берега, глубина 8,0 м, скорость 0,40/0,30 м/сек., крупный песок с галькой, заиленный		28, у Даниловки, близ правого берега, глубина 16,0 м, скорость 0,29/0,25 м/сек., крупный песок с гравием и галькой, заиленный		28а, у Даниловки, средняя глубина 11,0 м, скорость 0,32/0,24 м/сек., крупный песок с гравием и галькой		28б, у Даниловки, близ левого берега, глубина 11,0 м, скорость 0,16/0,17 м/сек., средний песок с гравием и галькой 2—3 мм	
	коли-чество	вес	коли-чество	вес	коли-чество	вес	коли-чество	вес	коли-чество	вес	коли-чество	вес	коли-чество	вес	коли-чество	вес	коли-чество	вес
О р г а н и з м ы																		
Hydra	115	0,01	160	0,02	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Oligochaeta . .	1700	0,10	3925	0,24	7170	0,44	1560	0,41	60	0,42	500	0,03	70	0,01	5	0,04	90	0,05
из них: Pro-rappus volki	1700	—	3920	—	7160	—	1315	—	—	—	500	—	35	—	60	—	—	—
Tubificidae . .	—	—	—	—	—	—	245	—	60	—	—	—	—	—	60	—	10	—
Amphipoda . .	55	0,24	55	0,85	130	0,42	150	0,83	365	1,70	570	0,90	420	2,15	145	0,52	205	1,18
Trichoptera . .	—	—	—	—	—	—	—	—	40	1,19	30	0,01	170	6,19	5	0,02	—	—
Tendipedidae .	35	0,01	60	0,01	160	0,02	30	0,01	80	0,09	70	0,03	60	0,03	110	0,02	140	0,05
Из них: псам-мореофиль-ные Crustos-chironomus	30	—	60	—	140	—	30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	70	—
Tendipes . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Прочие	—	—	—	—	—	—	5	0,09	140	0,26	20	0,01	70	0,01	—	—	—	—
Итого . . .	1905	0,36	4200	1,12	7460	0,88	1745	1,34	685	3,66	1200	0,98	790	8,39	785	0,60	435	1,28

1 Числитель — поверхность; знаменатель — дно.

magus haemobaphes. Перечисленные животные являются элементами исходной фауны бентоса.

Влияние заиления проявляется в массовом развитии гидр, появлении некоторых олигохет (*Stylaria*, *Uncinatis uncinata*, *Limnodrilus* и др.) и тендипедид. В общем складывающаяся здесь картина очень сходна с той, которую приходилось наблюдать при летних заилениях волжских песчаных грунтов в районе Куйбышева (Ляхов, 1960). Биомасса продолжает оставаться низкой, не превышая 1.0 г/м^2 , и лишь на галечных грунтах, за счет ручейников и гаммарид, поднимается до 10.0 г/м^2 .

В сентябре общая биоценотическая картина продолжает оставаться в существенных чертах той же. Можно отметить, что, несмотря на заиление, в верхней части описываемого участка в массе встречается псаммореофил *Proarrapus volki* (ст. 13, 14, 16, 17). Вместе с тем продолжающееся заиление, начиная с района Золотого, проявляется в сокращении численности псаммореофильных личинок *Cryptochironomus*, с одной стороны, и в появлении пелофилов — с другой. Из олигохет следует отметить *Limnodrilus newaensis* (до 250 экз./м^2), *Hyodrilus hammoniensis* (до 50 экз./м^2), хотя на Даниловском разрезе отмечаются такие наидиды, как *Nais behningi* (до 350 экз./м^2), *N. pseudoobtusata* (до 100 экз./м^2) и др. Из тендипедид появляются единичные экземпляры *Tendipes*, *Polypedilum ex gr. convictum*, *Cryptochironomus ex. gr. defectus* и некоторые другие. Таким образом, в течение лета происходит обычная в формирующихся волжских водохранилищах замена псаммореофилов пелореофилами.

Чрезвычайно существенные изменения, по сравнению с июлем, происходят в популяциях гаммарид. Во-первых, наблюдается нарастание их численности. При этом обилие молоди свидетельствует об активном их размножении в условиях образующегося заиления. Во-вторых, происходит замена псаммореофила *Pontogammarus sarsi* более экологически поливалентными *P. obesus* и *Dikerogammarus haemobaphes*. Если в районе Саратов — гора Семь Братьев на долю *Pontogammarus sarsi* приходится 98% от общего числа гаммарид, то на участке Золотое—Даниловка всего лишь 13%, в то время как *P. obesus* составляет 48%, *Dikerogammarus haemobaphes* — 31%, а *Stenogammarus macrurus* и нижеволжский *Pandorites platycheir* — в сумме 8%. Таким образом, на первых этапах формирования Сталинградского водохранилища гаммариды находят весьма благоприятные условия развития.

По сравнению с июлем биомасса на заиленно-песчаных грунтах заметно возрастает, составляя $0.60\text{--}3.66 \text{ г/м}^2$, причем на долю гаммарид приходится от 46 до 92% биомассы.

В условно выделенной нами нижней части водохранилища, где была затоплена пойма, мы отдельно рассмотрим бентос на бывшем русле реки и на залитой суше. Бентос на бывшем русле показан в табл. 3 и 4.¹

Остатком распространенного здесь ранее псаммореофильного биоценоза остается лишь *Proarrapus volki*, встречавшийся до Горного Балыкля в июле и до Антиповки — в сентябре. Псаммореофильные личинки *Cryptochironomus* уже исчезли совершенно. Однако речной облик бентосу придают гаммариды. Наиболее обилён *Pontogammarus obesus*. Кроме него, встречены те же перечисленные выше виды. Популяции раков состояли главным образом из молоди, появившейся в этом году.

¹ В приплотинном участке водохранилища, от Горного Балыкля и ниже, в сентябре собрать удовлетворительный материал не удалось из-за неблагоприятной штормовой погоды.

Таблица 3

Бентос Сталинградского водохранилища на участке устье Еруслана—плотина ГЭС, затопленное русло реки
(Июль 1959 г., по станциям)

	18, Кузалинский разрез, середина, крупный песок с галькой, слегка заиленный		186, Кузалинский разрез у левого берега, среднеречной песок с галькой, с маилком		25, ниже Антиповки, б. стрелы, средний песок с галькой, слегка заиленный		21а, у Горного Балыкла, седина, разнозернистый, слегка заиленный		22, у Дубовки, гравелистый крупный песок, слегка заиленный		23, против плотина, крупный песок с гравием, заиленный		23а, против здания Сталинградской ГЭС, 11 м сек., средний песок, заиленный	
	количество	вес	количество	вес	количество	вес	количество	вес	количество	вес	количество	вес	количество	вес
Hydra	2285	0.21	—	—	700	0.06	5	—	4900	0.45	—	—	10	—
Oligochaeta	1105	0.08	8	0.04	690	0.11	600	0.04	135	0.11	160	2.65	975	5.04
из них: Protoparvus volki	1020	—	—	—	300	—	600	—	—	—	—	—	—	—
Tubificidae	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	130	—	810	—
Amphipoda	45	0.12	20	0.01	2285	9.14	60	1.46	1690	6.35	50	0.36	55	0.48
Trichoptera	240	0.42	—	—	10	0.04	—	—	50	2.11	—	—	—	—
Tendipedidae	415	0.40	1385	1.36	775	0.71	160	0.22	370	0.32	4915	8.00	1230	0.86
из них: Tendipes	—	—	710	1.22	—	—	65	—	110	—	3840	7.67	1025	0.71
Прочие	—	—	5	0.50	150	0.04	—	—	60	1.09	15	0.90	—	—
Итого	4090	1.23	1418	1.91	4460	10.10	825	1.72	7205	10.43	5140	11.97	2270	6.38

Таблица 4

Бентос Сталинградского водохранилища на участке устье Еруслана—плотина
ГЭС, затопленное русло

(Сентябрь 1959 г., по станциям)

	18. Кулалин- ский разрез, б. русло Вол- ги, круп- ный гравий- ный песок с наилком 5 мм		18б. Кула- линский раз- рез, у левого берега, средний пе- сок с наил- ком до 15 мм		18в. Кула- линский раз- рез у левого берега, песок заилен- ный		25б. ниже Ан- типовки, русло Волги, средний песок с наилком до 10 мм		25б. ниже Антиповки, серднина, средний песок с наилком	
	коли- чество	вес	коли- чество	вес	коли- чество	вес	коли- чество	вес	коли- чество	вес
Организмы										
Oligochaeta . . .	1600	0.10	5	—	260	1.20	10	0.01	165	0.01
из них: Pro- rappus volki	1575	—	—	—	—	—	—	—	135	—
Tubificidae . . .	—	—	—	—	260	—	—	—	25	—
Amphipoda . . .	70	0.38	5	0.01	—	—	20	0.01	280	1.62
Tendipedidae . .	95	0.27	325	1.06	250	0.36	580	0.56	415	0.21
из них: Tendi- pes	25	—	190	—	50	—	60	—	10	—
Прочие	105	0.08	25	1.92	50	1.80	—	—	10	0.61
Итого . . .	1870	0.83	360	2.99	560	3.36	610	0.58	870	2.45

Таким образом, на всем протяжении водохранилища летом 1959 г. гаммариды находили весьма благоприятные условия. Вопрос о их дальнейшей судьбе в Сталинградском водохранилище заслуживает специального обсуждения. Выше мы подчеркивали, что коэффициент водообмена в нем сравнительно высок и составляет 7.5. Для Куйбышевского он равен 4.6 (фактически, по данным Комсомольской обсерватории в 1957 г. — 5.9, в 1958 г. — 5.6, в 1959 г. — 4.6). В Горьковском он несколько выше и составляет 5.2 (Буторин, 1959а, 1959б) и весьма низок, всего лишь 1.4 — в Рыбинском (Рутковский и Курдина, 1959). Следовательно, проточность Сталинградского водохранилища выше, чем любого из остальных водохранилищ волжского каскада. Возможно, что в водохранилище в будущем сохранятся такие скорости течения, которые обеспечат аэрацию, достаточную для существования типично реофильных гаммарид. По всей вероятности, такие условия могли бы сложиться на некоторых участках Горьковского водохранилища, относительно проточного. Однако гаммариды к моменту возникновения водохранилища почти совершенно выпали из его биофонда (Ляхов, 1958). Следует отметить некоторое снижение численности гаммарид на затопленном русле нижней части Сталинградского водохранилища в сентябре 1959 г. (табл. 4). Закономерно это или случайно, покажут дальнейшие исследования.

Пелореофильная олигохета *Limnodrilus newaensis*, характерная для медиали волжских водохранилищ, замечена в Сталинградском в массе на участке, непосредственно примыкающем к плотине ГЭС. Помимо

взрослых, отмечается много молодежи, а также коконы, свидетельствующие о размножении червей. На долю олигохет, среди которых *L. newaensis* доминировал, в приплотинном участке приходилось до 80% биомассы при суммарном ее выражении 6.4—12.0 г/м².

Помимо тубифицид, из малошетинковых червей на бывшем русле нередко встречалась *Stylaria lacustris*, численность которой иногда достигала 4000 экз./м². Кроме того, здесь встречены *Uncinaiis uncinata*, *Nais pseudoobtusa* и *Vejdovskyella intermedia*, являющиеся, по-видимому, остатками речной фауны в формирующемся водохранилище.

Массовое появление мотыля (*Tendipes* f. l. *semireductus* и *plumosus*) на русловых биотопах можно отметить в приплотинном участке и в левобережье на Кулалинском разрезе (близ устья Еруслана). На ст. 23 против земляной плотины Сталинградской ГЭС численность мотыля в июле достигала 3840 экз./м² при биомассе 7.67 г/м². Отметим, что популяция личинок состояла здесь на 90% из молодых особей размером от 2 до 9 мм. Далее от берега, против здания ГЭС, численность личинок меньше — всего лишь 1000 экз./м² при биомассе менее 1 мг/м². На Кулалинском разрезе личинок оказалось еще меньше, причем популяция здесь также состояла из молодежи.

Очевидно, фактором, ограничивающим расселение личинок мотыля по водохранилищу, является сравнительно высокая скорость течения воды, на что ранее для Горьковского водохранилища указывали Ф. Д. Мордухай-Болтовской и А. Ф. Гунько (1959). На ст. 18, 25 и 21а поверхностная скорость течения составляла приблизительно 0.40 м/сек. и выше, придонная не была ниже 0.15 м/сек. В соответствии с этим и мотыль здесь отсутствовал.

Кроме личинок *Tendipes*, на русловых биотопах встречены еще некоторые тендипедиды, перечисляемые в порядке убывания их значения: *Procladius*, *Cryptochironomus* ex gr. *fuscimanus*, *Polypedilum* ex gr. *convictum*, *Cryptochironomus* sp. (*Tendipedinae* «gen. № 7») Lip., *C. pararostratus*, *C. ex gr. defectus*, *Lauterbornia*, *Tanytarsus* ex gr. *lauterborni*, *Tendipes* f. l. *thummi*, *Limnochironomus nervosus*, *Tanytarsus sexdentatus*, *Cricotopus algarum*, *C. latidentatus*, *Eukiefferiella bicolor*, *Cryptochironomus* ex gr. *conjunges*, *C. demejerei*, *Paratendipes* «connectens № 3» Lip.

Почти все перечисленные формы обитали в Волге до ее зарегулирования на заиленно-песчаных и илистых грунтах.

Данные по бентосу затопленной поймы, полученные в июле, представлены в табл. 5. Судя по характеру грунта, во всех случаях материал был собран на залитой суше, а не на акваториях бывших пойменных водоемов, причем момент залития наступил приблизительно в середине декабря 1958 г., т. е. через 1½—2 месяца после перекрытия Волги. Ст. 18а оказалась на бывшем левобережном урезе, залитом водами водохранилища весной 1959 г. Здесь налицо такие типичные представители первичноводной речной фауны, как *Propappus volki* и *Pontogammarus sarsi* наряду с олигохетой *Stylaria lacustris* и некоторыми пелореофильными тендипедидами.

На залитой суше лишь в одном случае (ст. 21б) успело развиваться богатое население тубифицид (*Limnodrilus claparedeanus*, *L. michaelsoni* и их молодежь). Обычно в пробах единичные тубифициды и наидиды (чаще других *Stylaria*), иногда энхитреиды (возможно — почвенные), в некоторых случаях гаммариды, из моллюсков — сферииды, *Valvata piscinalis* и дрейссена, из пиявок — *Herpobdella octoculata* и *Heamopsis sanguis*

Таблица 5

Бентос Сталинградского водохранилища на участке устье Еруслана—плотины ГЭС, затопленная пойма (Июль, 1959 г., по станциям)

Организмы	18а, Кула- линский раз- рез, у лево- го берега, среднезер- нистый песок с илом		25а, ниже Антиповки, близ левого берега, дел- кий песок с илом		21б, выше Горного Ба- лыкла, у ле- вого берега, слегка заваленный луговой дерн		22а, Дубов- ка, у левого берега прутья, рас- стительные остатки, заваленный песок		23б, перед авиапортом г. Волжска, почва с тра- вой, завале- ная	
	коли- чество	вес	коли- чество	вес	коли- чество	вес	коли- чество	вес	коли- чество	вес
Oligochaeta . . .	670	0.06	50	0.11	515	0.67	Мало	—	50	0.02
из них: Pro- rappus volki	565	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Tubificidae . . .	—	—	15	—	515	—	—	—	—	—
Amphipoda . . .	275	0.19	—	—	—	—	Мало	—	—	—
Tendipedidae . .	885	0.74	990	1.30	10	—	Масса	—	950	1.80
из них: Tendi- pes	510	0.54	50	—	—	—	—	—	650	—
Прочие	35	0.02	5	0.01	150	0.90	—	—	10	0.65
Итого . . .	1865	1.01	1050	1.42	675	1.57	—	—	1010	2.47

suga. Словом, на залитой территории происходит некоторое перемещение первично-водной фауны, но оно не носит массового и закономерного характера.

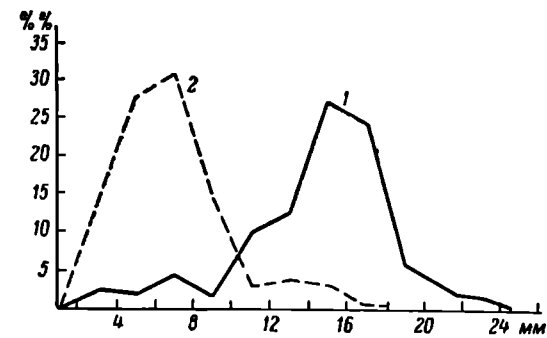


Рис. 3. Размерный состав популяций личинок Tendipes в нижней части Сталинградского водохранилища.

1 — ст. 22а у Дубовки, n=109; 2 — ст. 23б, у авиа-порта ГЭС, n=125.

Тендипедида весьма разнообразны. В порядке убывающего значения из волжских русловых аборигенов обнаружены Procladius sp., Polypedilum ex gr. convictum, Cryptochironomus ex gr. defectus, C. ex gr. pararost-ratus, Cryptochironomus sp. (Tendipedinae, «gen. № 7») Lip., C. ex gr. fuscimanus, Lauterbornia sp., Limnochironomus nervosus, Eukiefferiella bicolor и ряд других, встречаемых единичными экземплярами. Однако, кроме того, здесь оказалось немало фито- и пелофильных форм, генетически связанных с пой-

менными водоемами. Таковы Endochironomus ex gr. tendens, Tendipedini gen? l. macrophthalma, Glyptotendipes ex gr. gripekoveni, Einfeldia ex gr. carbonaria f. l. reducta и некоторые другие.

Личинки *Tendipes* (рис. 3) (мотыль) распределялись по пойменным биотопам неравномерно. Их было сравнительно много в приплотинном районе (ст. 23б, а также драгажные сборы в прибрежной зоне), у Дубовки (ст. 22а), на Кулалинском разрезе близ устья Еруслана (ст. 18в). Вместе с тем мотыля совершенно не было близ Горного Балыклея (ст. 21б) и очень мало близ Антиповки (ст. 25б). Возраст личинок различен в разных участках водохранилища. Так, в приплотинном участке, как и на медиальных биотопах (см. выше), популяция на 85% состояла из молоди размером от 2 до 10 мм, приблизительно то же — на Кулалинском разрезе. У Дубовки, т. е. всего в 25 км выше плотины, в эти же дни преобладали личинки от 10 до 25 мм с модальным размером 15—16 мм, а на долю молоди приходилось всего 10% популяции. Таким образом, заселение мотылем вновь залитых биотопов водохранилища шло неодновременно. Очевидно, район левобережья у Дубовки был заселен раньше, чем приплотинный, в то время как у Антиповки и Горного Балыклея мотыль к середине июля вообще не появился на соответствующих биотопах.

Возможной причиной такой неравномерности является недостаточная в прошлом численность *T. plumosus* в Нижней Волге. Следует иметь в виду, что Волга и ее пойма в районе от Саратова до Сталинграда, а ныне Сталинградское водохранилище в тех же границах, представляет собой узкую полосу среди чрезвычайно маловодной, а по левому берегу почти полупустынной местности. На окружающей территории просто мало водоемов, откуда имаго мотыля могли бы залетать и заселять водохранилище. Что же касается водоемов собственно поймы, то, возможно, в их бентосе род *Tendipes* не везде был представлен видом *T. plumosus* с его личиночными формами *T. plumosus* и *T. semireductus*, а его замещали другие виды. Здесь можно сослаться на свидетельство А. Л. Бенинга (1924, стр. 271), что *T. f. l. plumosus* более характерен для верхнего участка Нижней Волги, чем для нижнего.¹ В дальнейшем, расселяясь по акватории формирующегося водохранилища, мотыль несомненно займет подобающее ему место в бентосе.

Представляет интерес проанализировать популяцию мотыля по приплотинному разрезу. Здесь бентос был исследован в 5 точках: против земляной плотины, т. е. близ правого берега (ст. 23 — дночерпатель), против здания ГЭС, т. е. приблизительно посередине (ст. 23а — дночерпатель), у входа в аванпорт г. Волжского (ст. 23б — дночерпатель, и ст. 23в — драга) и близ левого берега (ст. 23г — драга). Как мы указывали выше, в июле здесь преобладали личинки младшего возраста (до 10 мм длины), на долю которых приходилось 85—90% популяции. Естественнo предположить, что эти две группы личинок, крупные и мелкие принадлежат к двум разным генерациям. Крупные личинки — остаток предыдущей генерации, не успевшие сформироваться и вылететь.

На совмещенном графике² (рис. 4) видно, что ближе к берегам личинки крупнее, и в то же время самые мелкие личинки встречаются в середине водохранилища. Отсюда очевидно, что распространение мотыля в микро-районах водохранилища идет за счет планктонных личинок младших

¹ Напомним, что по гидрологическому районированию верхней границей Нижней Волги является устье Камы.

² Чтобы не растягивать график, личинки старшего возраста на нем не показаны. Средние размеры (*M*) даны лишь для младшего возраста.

возрастов, как указывал Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1959) для Куйбышевского водохранилища. Если бы мотыль распространялся путем расползания бентических личинок, то дальше от берега личинки были бы крупнее, чего в данном случае не наблюдается.

В сентябре залитая пойма была исследована всего лишь в двух пунктах — близ Горного Балыкля и у Дубовки (см. табл. 6). Фаунистически состав бентоса в этих пунктах продолжает оставаться в общих чертах тем же. Бентос состоит главным образом из тубифицид и мотыля. Однако на этот раз мотыль у Горного Балыкля обнаружен в численности до 500 экз./м². Таким образом, за два прошедших месяца мотыль распространился и на эту акваторию. Популяция слагалась из личинок всех

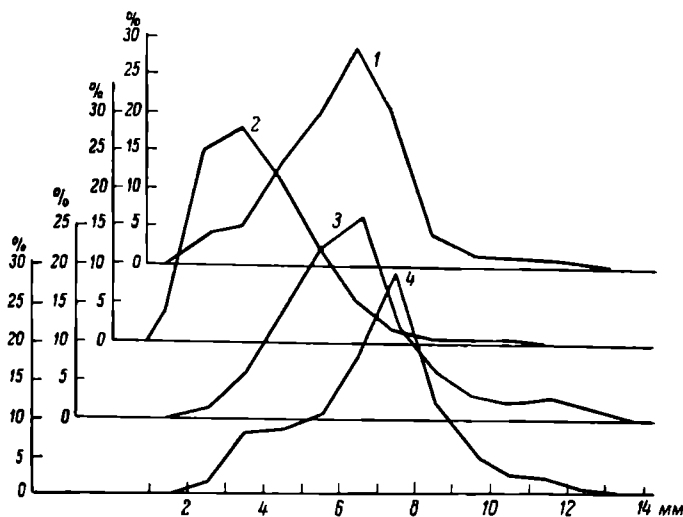


Рис. 4. Размерный состав популяций личинок *Tendipes* по приплотинному разрезу.

1 — ст. 23, $n = 680$, $M = 6$, 17 ± 0.05 ; 2 — ст. 23а, $n = 200$, $M = 4$, 03 ± 0.10 ; 3 — ст. 23в, $n = 417$, $M = 6$, 43 ± 0.11 ; 4 — ст. 23г, $n = 408$, $M = 6$, 85 ± 0.10 .

размеров, от 2 до 20 мм у Горного Балыкля и от 4 до 22 мм у Дубовки. Отдельные размеры численно представлены настолько одинаково, что в популяциях трудно выделить личинок, принадлежащих разным генерациям. Таким образом, к концу лета границы между генерациями сливаются.

Особого рассмотрения заслуживает вопрос о распространении по Сталинградскому водохранилищу дрейссены. Известно, что *Dreissena polyzona* в водохранилищах Азовско-Черноморского и Каспийского бассейнов испытывает бурную вспышку развития, причем обрастание ею гидротехнических сооружений наносит серьезный ущерб их эксплуатации.

Взрослая дрейссена во время наших исследований была встречена на бывшем русле реки всего 5 раз при численности от 45 до 2300 экз./м².

В июле ювенильные дрейсены были сравнительно редки, и то главным образом в хвостовой части водохранилища за счет велигеров, принесенных рекой и оседающих здесь. Зато в сентябре молодь дрейсены на этапах перехода от велигера к дефинитивной форме встречена более

Т а б л и ц а 6

Бентос Сталинградского водохранилища на участке Горная Балыклей—Дубовка, затопленная пойма
(Сентябрь 1959 г., по станциям)

	21б, выше Горного Балыклея, близ левого берега, ил с растительными остатками		22а, у Дубовки, близ левого берега, заиленная почва с растительными остатками	
	количество	вес	количество	вес
О р г а н и з м ы				
Oligochaeta	1350	0.25	100	0.08
из них: Tubificidae . .	1350	—	70	—
Tendipedidae	1245	1.62	1410	5.58
из них: Tendipes	500	1.30	430	5.29
Прочие	115	0.23	50	0.01
Всего	2710	2.10	1560	5.67

чем на 50% станций, на бывшем русле и на пойме, при численности от 10 до 350 экз./м². Затопленные древесные ветки, вынутые дночерпателем в районе Дубовки, были сплошь покрыты множеством таких особей.

Сформировавшиеся сеголетки дрейссены в массе были обнаружены на заиленном галечно-песчаном грунте у правого берега в районе Ерусланского разлива на глубине 9 м (ст. 18а). Дрейссена покрывала гальку сплошным ковром, и при пересчете на 1 м² ее оказалось здесь около 10 000 экз.

Таким образом, и в Сталинградском водохранилище имеет место вспышка развития дрейссены, серьезно угрожающая нормальной работе Сталинградской ГЭС.

ЛИТЕРАТУРА

- Б е н и н г А. Л. 1924. К изучению придонной жизни р. Волги. Моногр. Волжск. биол. ст., № 1, Саратов.
- Б у т о р и н Н. В. 1959а. Краткая гидрологическая характеристика Волги на участке Горьковского водохранилища. Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод. АН СССР. М.—Л.
- Б у т о р и н Н. В. 1959б. Изменение элементов гидрологического режима Волги на участке Горьковского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1(4).
- Д р е м к о в а П. П. 1954. Донная фауна Волги в районе строительства Сталинградской ГЭС и роль в ней каспийских бокоплавов. Автореферат канд. дисс. Ленинград.
- К о н с т а н т и н о в А. С. 1953. Бентос Волги близ Саратова и влияние на него загрязнения. Тр. Саратов. отд. Касп. фил. ВНИРО, т. 2.
- Л я х о в С. М. 1958. О границах распространения каспийских бокоплавов в Волге к началу ее гидротехнической реконструкции. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, № 3.
- Л я х о в С. М. 1960. Бентос р. Волги у Куйбышева и его динамика. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 3 (6).

- Л я х о в С. М. 1961. Материалы по донному населению Волги к началу ее гидротехнической реконструкции. Наст. сборник.
- М и х а й л о в А. В. и И. С. Х а р и т о н о в, 1959. Сталинградская ГЭС. Гидротехн. стронт., № 1.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1959. Первые этапы формирования бентоса Куйбышевского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. и А. Ф. Г у н ь к о. 1959. Донная фауна Горьковского водохранилища в первый год его существования. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 2 (5).
- Р у т к о в с к и й В. И. и Т. Н. К у р д и н а. 1959. Водный баланс Рыбинского водохранилища за период с 1947 по 1955 г. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
-

Т. Л. Поддубная

МАТЕРИАЛЫ ПО ПИТАНИЮ МАССОВЫХ ВИДОВ ТУБИФИЦИД РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В Рыбинском водохранилище тубифициды населяют преимущественно грунты открытых участков вне прибрежной зоны. Исследования предыдущих лет (Мордухай-Болтовской, 1955; Поддубная, 1958) выявили значительную неравномерность распределения и различия плотности популяций *Limnodrilus nevaensis* Mich., *L. hoffmeisteri* Clap., *L. udekemianus* Clap. на типичных грунтах водоема. Было установлено, что эти массовые виды тубифицид локализуются в низовьях плёсов водохранилища и устьях впадающих в него мелких рек. Ф. Д. Мордухай-Болтовским (1955) было высказано предположение, что причиной бедности бентоса, в частности олигохет, в Центральном плёсе водохранилища является недостаток пищи. Для проверки этого предположения и для выяснения роли тубифицид в илообразовании важно было изучить особенности их питания на грунтах различного типа.

В настоящем сообщении излагаются данные анализа содержимого кишечников тубифицид, собранных на сером илисто-песчаном, переходном и торфянистом грунтах Рыбинского водохранилища и результаты наблюдений над питанием червей в экспериментальных условиях.

СОДЕРЖИМОЕ КИШЕЧНИКОВ ТУБИФИЦИД

Материал собирался в июне—августе 1959 г. Взятые дночерпателем пробы грунта с червями на месте фиксировались 10%-м раствором формалина небольшими порциями без предварительной отмывки от ила. Только такой способ сбора обеспечивал получение червей с наполненными кишечниками, содержимое которых еще не успело перевариться. Если же черви фиксировались после обычной промывки грунта через сито, то большая часть их (до 80—90%) уже освобождала кишечник или значительно снижала его наполнение. Мы отказались от обычного взвешивания пищевого комка после просушивания его на фильтровальной бумаге, которое связано с большими потерями веса при небольшой массе содержимого и с большой трудоемкостью извлечения комка из кишечника, и ограничились визуальной оценкой с приближенным количественным учетом компонентов по десятибалльной системе. Подобный способ применяется при изучении питания беспозвоночных и считается достаточно достоверным (Стройкина, 1957; Смирнов, 1959).

После вскрытия содержимое кишечника переносилось на предметное стекло, разбавлялось в капле воды и просматривалось сначала под малым,

Таблица 1

Содержимое кишечника *Limnodrilus newaensis* на сером илисто-песчаном грунте

Состав пищи	Дата наблюдений							
	23 июня		17 июля		15 августа		15 августа	
	встречае- мость, в %	количество, в баллах	встречае- мость, в %	количество, в баллах	встречае- мость, в %	количество, в баллах	встречае- мость, в %	количество, в баллах
Минеральные частицы (песок):	20	0.5	66	2	100	6	100	6
0.5—0.2 мм	—	—	—	—	10	—	12	—
0.2—0.1 мм	—	—	2	—	28	—	33	—
0.1—0.01 мм	20	—	64	—	62	—	55	—
Органические частицы . . .	100	9	100	7.5	100	3	100	3
Отмершие диатомовые водоросли	30	0.5	35	0.5	40	1	40	1
Количество червей	15		15		16		18	
Средний вес, в мг	2		10		25		140	
Длина червей, в мм	10		от 25 до 30		от 25 до 40		от 50 до 70	

а затем под большим увеличением микроскопа. В 20 полях зрения отмечалось в баллах содержание минеральных частиц, бесформенных органических включений и водорослей и выводилось среднее. Один балл соответствовал примерно 10% покрытия поля зрения, 10 баллов — полному покрытию и т. д.

Результаты анализа содержимого кишечника *Limnodrilus newaensis* с разреза Борок—Коприно, живших на сером илисто-песчаном грунте и собранных в период размножения и интенсивного роста, представлены в табл. 1, из которой видно, что содержимое кишечника червей во всех случаях составляют частицы органического происхождения (детрит), отмершие диатомовые водоросли и песок, но соотношение этих компонентов меняется в зависимости от длины и веса животного.

У молодых особей преобладают мелкие фракции в виде хлопьевидной массы с небольшой примесью мелких песчинок (размером около 20 μ), взятые из поверхностного слоя ила, где черви обитают и питаются. Содержание песка в кишечниках увеличивается по мере роста червей в связи с тем, что крупные особи, живущие глубже, способны заглатывать, попутно с питательными фрагментами, преобладающие в погруженных слоях грунта более тяжелые минеральные частицы (до 500 μ).

Створки отмерших диатомовых водорослей (в основном *Melosira* и *Asterionella*) встречены в кишечниках червей всех исследованных размерных групп. Несколько больше их у крупных особей, и заглатываются они, видимо, также попутно, не представляя пищевой ценности.

Идущий в пищу детрит (органические частицы) — растительного происхождения и имеет вид бесформенной массы коричневого или светло-коричневого цвета. В сером илисто-песчаном грунте его достаточно для поддержания высокого темпа роста червей, прирост веса которых составил здесь с 23 июня по 17 июля 400%, а с 17 июля по 15 августа — 150%.

L. newaensis в Рыбинском водохранилище на грунтах другого типа не обитает, поэтому характеристику его питания в водоеме приходится ограничить изложенным.

Из табл. 2 можно видеть, что состав пищи у одноразмерных *L. hoffmeisteri* и *L. udekemianus* во всех биотопах одинаков: минеральные, органические частицы и водоросли, но соотношение их на разных грунтах различно. Если на сером илисто-песчаном грунте количество минеральных частиц оценивается 5 баллами, т. е. они составляют около половины пищевого комка, а органических — 4 балла, то на иле переходного типа значение минеральных частиц в кишечниках уменьшается до 3 баллов

Таблица 2

Содержимое кишечников *L. hoffmeisteri* и *L. udekemianus* на разных грунтах

Состав пищи	Дата наблюдений											
	июнь				июнь				июнь—август			
	L. hoffmeisteri		L. udekemianus		L. hoffmeisteri		L. udekemianus		L. hoffmeisteri		L. udekemianus	
	встречаемость, в %	количество, в баллах	встречаемость, в %	количество, в баллах	встречаемость, в %	количество, в баллах	встречаемость, в %	количество, в баллах	встречаемость, в %	количество, в баллах	встречаемость, в %	количество, в баллах
Минеральные частицы (песок):	100	5	100	6	100	3	100	4	100	3	100	3
0.2—0.1 мм . . .	33	—	37	—	34	—	11	—	48	—	—	—
менее 0.1 мм . . .	67	—	63	—	66	—	89	—	52	—	—	—
Органические частицы	100	4	100	3	100	6	100	5	100	6.5	100	6.5
Отмершие диатомовые водоросли	81	1	75	1	70	1	81	1	40	0.5	30	0.5
Количество червей	10		12		17		11		10		9	
Длина червей, в мм	От 20 до 30		От 20 до 40		От 20 до 55		От 20 до 50		От 20 до 40		От 20 до 30	
Грунт	Серый, илисто-песчаный				Переходный				Торфянистый			

и соответственно увеличивается количество органических частиц (6 баллов). На торфянистом иле соотношение частиц остается почти таким же, как и на иле переходного типа, или несколько изменяется в сторону уменьшения твердых минеральных компонентов. Степень наполнения кишечников на торфянистом иле во всех случаях оказывается почти вдвое ниже (около 40%), чем на других илах. Это нельзя объяснить методической погрешностью при сборе червей. Слабая наполненность кишечников в данном случае связана с неполноценностью субстрата и высокой скоростью прохождения пищи через кишечник, что подтверждается нашими лабораторными наблюдениями над питанием червей торфянистым илом.

Максимальный размер частичек в кишечниках *L. hoffmeisteri* и *L. udekemianus* — 200 μ , т. е. меньше, чем у более крупных *L. newaensis*.

Итак, у всех трех видов тубифицид в содержимом кишечников обнаружены одинаковые компоненты пищи, значительная часть которых не

усваивается организмом (минеральные остатки и раковинки мертвых диатомовых). Установлены различия в максимальных размерах питательных и непитательных частиц для разных видов.

Важно отметить, что соотношение разных частиц в кишечниках червей и в грунтах почти полностью совпадает. Так, по данным В. П. Курдина (1959), торфянистые илы и илы переходного типа содержат около 30% минеральных частиц с преобладанием пылеватых. Почти таков же состав пищи червей (3 балла приходится на минеральные частицы). На илисто-песчаных грунтах минеральные частицы с преобладанием пылеватых составляют 65%. Это же соотношение наблюдается в содержимом кишечников червей, живущих на грунтах данного типа. Складывается впечатление, что черви заглатывают ил, в котором они живут, без всякого избирания питательных и непитательных частиц.

На отсутствие у тубифицид пищевой избирательности обратил внимание Стефенсон (Stephenson, 1930), указав, что различия в составе пищи раз-

ных видов возникают только из-за неодинаковой способности проглатывания частиц разного размера. Равера (Ravera, 1954), занимаясь изучением тубифицид озера Маджоре, также обратил внимание на сходство между составом ила и содержимым кишечников. С. А. Зернов (1949) по характеру питания относит тубифицид к глотальщикам, которые пропускают через себя весь грунт, не делая различий между его питательными и непитательными составными частями. Однако в литературе имеются и противоположные данные, указывающие, что тубифициды при поедании частичек ила (Побегайло, 1955).

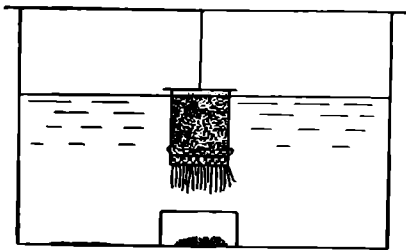


Рис. 1. Схема установки Альстерберга.

обладают избирательностью при поедании частичек ила (Побегайло, 1955).

Для выяснения этого вопроса применительно к исследуемым видам тубифицид нами проведено несколько опытов. В основу их был положен метод сбора экскрементов, предложенный Альстербергом (Alsterberg, 1925). Сосуд из органического стекла (высотой 5 см и диаметром 4 см) заполнялся до краев илом, взятым из водохранилища и предварительно отмытым от животных. Сюда же вносились 100 экз. тубифицид (*L. hoffmeisteri*) приблизительно одного размера. Сосуд затягивался сверху газом (№ 15), подобранным с таким расчетом, чтобы тубифициды могли без особого затруднения пропускать хвостовые концы тела через ячейки газа в воду для осуществления дыхательных движений. Заполненный сосуд помещался в воду вверх газом. После того как черви, пропустив через газ хвостовые концы тела, начинали производить ими колебательные движения, сосуд переворачивался, укреплялся на штативе и помещался в большой аквариум, где обеспечивалась хорошая аэрация воды и тем самым в течение месяца поддерживались нормальные условия для жизнедеятельности червей (рис. 1).

Экскременты собирались в подставленный сосуд через определенные промежутки времени. Учитывалось количество экскрементов, выделенное червями за 24 часа в 1-й, 8-й, 15-й, 22-й и 30-й дни опыта. В каждой порции фекальной массы определялся механический состав фракций путем отмучивания с последующим разделением на пипеточной установке ГГИ и на фракциометре. Определения проводились в Лаборатории

гидрологии института В. П. Курдиным, которому, пользуясь случаем, приносим большую благодарность.

Результаты анализа механического состава грунта и экскрементов приведены в табл. 3.

В первые сутки черви заглатывали самые мелкие частицы грунта органического происхождения размером меньше 0.001 мм (13.2%) и от 0.001 до 0.005 мм (25.2%). Содержание их в экскрементах в это время оказалось соответственно в 3 и 14 раз выше, чем в исходном грунте. В последующие дни содержание частиц этого размера в экскрементах равномерно уменьшалось, а в остатке ила после опыта они совершенно отсутствовали. Иная картина наблюдалась в отношении более крупных

Таблица 3

Изменение механического состава ила, прошедшего через кишечник
Limnodrilus hoffmeisteri (содержание фракций в ‰)

	Фракции, в мм								Потеря веса при прокаливании (в ‰ от сухого веса)	Вес фекалий, в г за сутки
	1.0—0.5	0.5—0.2	0.2—0.1	0.1—0.05	0.05—0.01	0.01—0.005	0.005—0.001	< 0.001		
Исходный грунт . .	3.2	1.57	1.28	2.55	2.78	9.2	1.8	4.0	8	—
Фекалии:										
за 1-е сутки . . .	0	1.0	1.0	18.2	26.2	15.2	25.2	13.2	Нет данных	0.99
за 8-е сутки . . .	0	0	2.1	29.2	28.2	22.0	10.0	8.5	15.5	3.76
за 15-е сутки . . .	0	0.3	21.6	44.5	17.4	5.8	7.4	3.0	Нет данных	3.62
за 22-е сутки . . .	0	0	11.1	46.3	29.6	10.8	2.2	0	14.6	0.54
за 30-е сутки . . .	0	0	50.1	16.0	26.0	2.7	4.0	1.3	Нет данных	0.15
Остаток ила после опыта	18.8	30.8	24.2	14.7	10.7	0.8	0	0	3	Нет данных

и тяжелых минеральных частиц, которые в начале опыта совершенно не заглатывались червями, а затем, по мере убывания более питательных компонентов, начали потребляться довольно интенсивно.

Следовательно, в процессе питания тубифициды избирают питательные частицы и не поглощают весь грунт, в котором обитают. Это подтверждается сравнением потери веса при прокаливании исходного грунта, экскрементов и остатков грунта после опыта, из которого видно, что количество органического вещества в экскрементах выше, чем в исходном грунте, почти в два раза, несмотря на то, что часть заглоченного материала черви переварили и усвоили.

Во время опыта изменялась интенсивность питания и поведение подопытных животных. В первые сутки черви чувствовали себя нормально. Скорость прохождения пищи через кишечник составляла 30—40 мин. (время между очередными актами дефекации). Фекальной массы (сплошь органические частицы) было выделено 0.99 г (сухой вес). По мере убывания питательных частиц в грунте длительность прохождения пищи через кишечник уменьшилась до 10—15 мин. Черви становились более актив-

ными и беспокойными. На восьмые сутки вес экскрементов возрос до 3.76 г., из которых почти 50% составлял песок. На пятнадцатые сутки черви питались с меньшей активностью, но длительность прохождения пищи через кишечник оставалась почти прежней (15—20 мин). Вес фекальной массы изменился мало (3.62). На 22-й день резко изменилось поведение червей. Они очень вяло производили дыхательные движения, хотя кислородный режим оставался благоприятным (содержание O_2 не ниже 4.5 мг/л). Длительность прохождения заглоченных частиц увеличилась до 1—2 часов. Вес фекальной массы снизился до 0.54 г. Органические частицы в фекальной массе практически уже отсутствовали (табл. 3). На 30-й день черви находились в явно угнетенном состоянии. Хвостовые концы тела вяло свисали, почти не производя никаких дыхательных движений (кислородный режим оставался прежним). Фекальной массы было выделено всего 0.15 г, т. е. черви последнюю неделю почти не питались и вскрытие после опыта показало, что кишечники у них пусты.

На основании изложенного можно выделить три последовательные фазы в процессе переработки ила тубифицидами.

1. Черви заглатывают преимущественно органические частицы, ценные в пищевом отношении.

2. Черви заглатывают неполноценный грунт сначала активно, а впоследствии активности потребления корма падает.

3. Черви перестают заглатывать грунт, ставший бесполезным, т. е. состоящий почти исключительно из минеральных частиц.

Избирательность в пище наблюдалась на первой и на второй фазах.

Хорошим примером избирания червями питательных частиц служат также результаты простого эксперимента с *L. hoffmeisteri* и *L. udekemianus*: черви помещались в цилиндры на песок, который слоем в 5 см покрывал ил. За двое суток почти все животные достигли илистого слоя (это было видно по ходам) и затем постепенно стали выносить ил на поверхность. Через две недели над песком оказался столбик ила толщиной 5 см в виде фекального пелогена. Аналогичное явление наблюдал Соловьев (Solowiev, 1924), занимаясь изучением роли *Tufex tubifex* Müll в переработке сапробных илов.

Таким образом, очевидна необоснованность мнения о том, что тубифициды не обладают способностью выбирать органическую массу и механически заглатывают все составляющие грунт частицы подходящего размера, безотносительно к их питательной ценности. Результаты наших опытов свидетельствуют о пищевой избирательности у тубифицид и тонкой зависимости состава пищи от качества грунта, подобно тому как это установлено Н. С. Гаевской (1949) для рачков-фильтраторов. Вместе с тем при анализе содержимого кишечников создается впечатление того, что черви заглатывают все частицы, составляющие грунт. Это объясняется, вероятно, тем, что, с одной стороны, сам метод приближенного количественного учета пищевого комка (оценка в баллах) слишком груб и позволяет судить только о составе пищи, а не о пищевой избирательности, а с другой стороны — все грунты, на которых были собраны черви, содержали в достаточном количестве те частицы (0.01—0.001 мм), которые в основном избираются червями. Следовательно, указанные выше противоречия между данными разных авторов в толковании пищевой избирательности вызваны, видимо, различиями в качестве исходного ила в опыте, сроками наблюдений и способом анализа содержимого кишечников.

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПИТАНИЯ ТУБИФИЦИД

Сведения о количестве грунта, перерабатываемого тубифицидами за определенный промежуток времени, имеются у Альстерберга (Alsterberg, 1925), Равера (Ravera, 1954) и П. И. Побегайло (1955), занимавшихся этим вопросом в связи с изучением самоочищения водоемов, загрязненных сточными водами и оценкой роли тубифицид в образовании иловых отложений.

Для более полного представления о количественной стороне питания тубифицид нами были проведены опыты по влиянию температуры и типа грунта на интенсивность питания.

Влияние температуры на интенсивность питания

Основным показателем интенсивности питания служит количество пищи, потребляемое животным в единицу времени (рацион). Отношение веса пищи к весу тела животного именуется относительным рационом (Ивлев, 1955). При определении веса пищи в силу специфики биологии изучаемых организмов нам пришлось отказаться от обычно применяемого метода взвешивания заданного и оставшегося корма. Поэтому об интенсивности питания мы судили не по количеству съеденной за сутки пищи, а по количеству выброшенных за то же время экскрементов. Для сбора последних использовалась описанная выше установка (рис. 1) с той лишь разницей, что заполненные стаканы (ил и 100 экз. червей) помещались в специальные сосуды для сбора фекальной массы, которые на штативах опускались в большой аквариум с водой определенной температуры (рис. 2). Фекальная масса, скапливающаяся в узкой части сосуда, раз в сутки сливалась в склянку. Одновременно в сосуд через имеющиеся по краям стакана отверстия, очень осторожно, во избежание взмучивания ила, доливалась вода. Применение указанных сосудов в кратковременных опытах облегчает количественный учет фекалий и уменьшает их потерю. В первые сутки животные оспайвались с новыми для них условиями. Через 20—30 часов примерно 80% червей производили ритмичные дыхательные движения и питались. Это считалось началом опыта, который длился шесть дней. Для определения сырого веса ила, пропущенного через кишечник, каждая порция фекальной массы от всех червей отфильтровывалась через мембранный фильтр и взвешивалась на торзионных весах. Всего было проведено 16 серий опытов с *L. hoffmeisteri* и *L. udekemianus* при температуре 0,5, 2, 5, 10, 14, 18, 22° С. В 6 опытах были испытаны три типа грунтов, характерных для водоема: илисто-песчаный, торфянистый и переходный. Длина червей во всех опытах варьировала от 35 до 40 мм, а вес от 4,5 до 5,5 мг.

На рис. 3 можно видеть, что интенсивность питания тубифицид (сырой вес экскрементов за сутки) находится в зависимости от температуры:

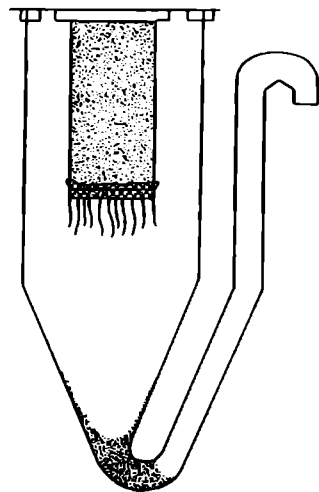


Рис. 2. Сосуд для сбора фекальной массы.

с повышением температуры интенсивность переработки ила и количество фекалий быстро возрастают. Происходит изменение интенсивности питания и в ходе самого опыта (рис. 4). Если при температуре 2° в течение шести дней почти нет резких изменений в весе фекальной массы за каждые сутки,

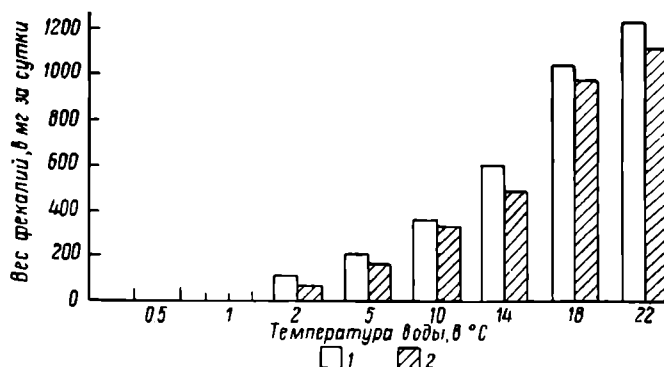


Рис. 3. Интенсивность питания *L. hoffmeisteri* (2) и *L. udekemianus* (1) при разной температуре.

то при 22° уже на вторые сутки опыта интенсивность питания начинает увеличиваться, и на шестые сутки вес фекальной массы по сравнению с первыми сутками увеличивается в два раза. Происходит это вследствие уже отмеченной нами пищевой избирательности, действие которой быстрее

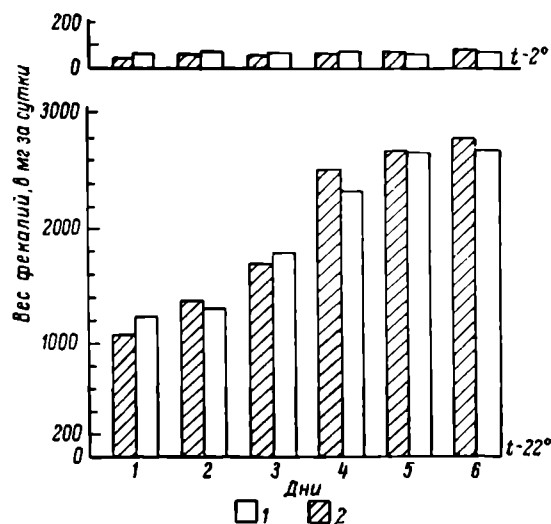


Рис. 4. Изменение интенсивности питания тубифицид *L. udekemianus* (1) и *L. hoffmeisteri* (2) в ходе опыта.

всего сказывается в тех опытах, где жизнедеятельность червей выше. В первые сутки наблюдений в каждом опыте количество пищевых компонентов в иле достаточно и различия в интенсивности питания связаны только с влиянием температуры на интенсивность обмена. Затем интенсивность питания, помимо непосредственного воздействия температуры, увеличивается еще за счет большей переработки ила, ставшего менее питательным.

Относительный суточный рацион у исследуемых видов тубифицид определялся на основании изменений в объемах исходного и оставшегося после опыта грунта. Зная

вес 1 см³ переработанного грунта и объем грунта, переработанного червем, можно вычислить средний вес ила, потребленного за определенное время одним червем и, приведя данные к весу тела животного, получить приближенные значения относительного суточного рациона (табл. 4).

Таблица 4

Среднесуточное потребление пищи

Вид червя	Температура, °C	Сырой вес одной особи, в мг	Объем грунта, потребленного за сутки, в мм ³	Вес грунта, потребленного за сутки, в мг	Относительный рацион, в %
<i>L. hoffmeisteri</i>	21—22	4.5	23.0	37.927	842
	18	4.7	16.11	26.565	564
	14	4.8	6.60	10.850	231
<i>L. udekemianus</i>	21—22	5.2	27.80	45.900	883
	18	5.5	18.50	30.400	608
	14	4.5	9.68	15.950	355

В течение суток при температуре 22° тубифициды пропускают через себя и перерабатывают огромное количество грунта — в восемь с лишним раз превышающее вес собственного тела. Величины потребления корма у них оказываются значительно выше установленных для ряда других донных беспозвоночных — грунтоедов. Близкие величины суточных рационов (253—362%) были отмечены Яблонской (1952) для *Nereis succinea*.

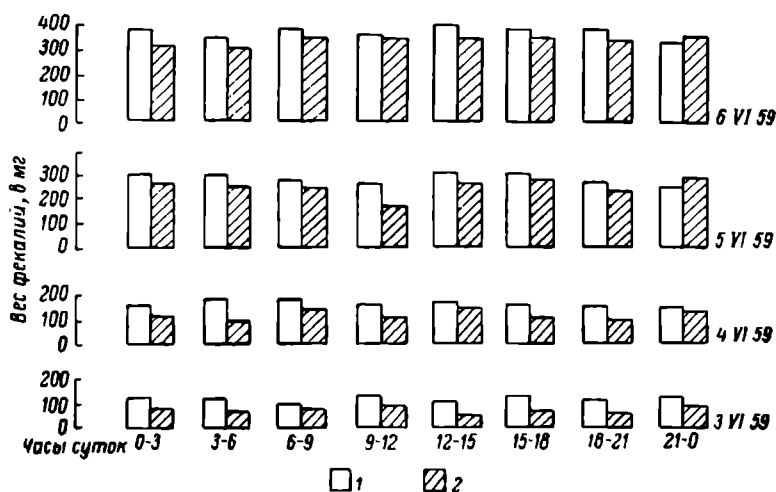


Рис. 5. Суточный ход питания *L. hoffmeisteri* (2) и *L. udekemianus* (1).

В определенных условиях много грунта перерабатывают лямбрициды. Еще Дарвин указывал, что «в неплодородной местности червям нужно заглатывать большие количества грунта для получения достаточного количества пищи, чем в богатой» (изд. 1929 г.). Из цифр, приведенных Дарвином, можно рассчитать, что один дождевой червь весом в 1 г выносит на поверхность в среднем не менее 14 г земли в сутки, что составляет 1400% от веса его тела. Гензен (по Дарвину) подсчитал, что дождевые черви, потреблявшие высокопитательный корм (листья), выбрасывали

за сутки только по 0.5 г экскрементов на одну особь. Большая скорость прохождения грунта по кишечнику и количество выделяемых фекальных масс, как и у тубифицид, обуславливается недостатком в грунтах усвояемого органического вещества.

Относительные суточные рационы у рассмотренных видов *L. hoffmeisteri* и *L. udekemianus*, как это явствует из табл. 4, почти одинаковы.

Для определения суточного хода питания исследуемых видов мы воспользовались копрометром В. С. Луканина (1960), в котором с помощью автоматического устройства, перемещающего стаканы с червями над сосудами для экскрементов, имелась возможность собирать экскременты через каждые три часа в продолжение суток. Прибор устанавливался над двумя аквариумами, в которых по кругу размещались чашки для сбора фекальной массы. Стаканы с червями подвешивались к прибору. Экскременты выливались из каждой чашки отдельно, отфильтровывались через мембранный фильтр и взвешивались. Опыт проходил при температуре 14—15°. Результаты наблюдений представлены на рис. 5. Как у *L. hoffmeisteri*, так и у *L. udekemianus* нельзя установить никакого ритма в питании. Не оказывает влияния на интенсивность питания ни время суток, ни дневное освещение в противоположность дождевым червям,

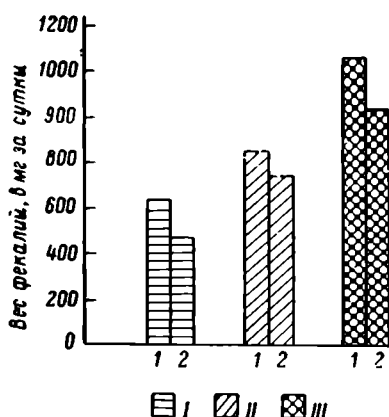


Рис. 6. Интенсивность питания *L. hoffmeisteri* (2) и *L. udekemianus* (1) на разных грунтах.

(I — серый илисто-песчаный грунт; II — переходный грунт; III — торфянистый грунт.)

экскрементов. Результаты представлены на рис. 6, из которого следует, что наиболее высокая средняя интенсивность питания все время наблюдалась у червей, помещенных в торфянистый ил. Несколько ниже она была на сером иле и еще ниже на переходном. Изменение интенсивности питания в ходе опыта резко проявилось только у особей, живших на сером иле. На других грунтах количество экскрементов, собираемых в отдельные сроки, отличалось меньше.

Параллельно был поставлен другой опыт: 3 стакана (объемом по 56 см³) наполнялись разными грунтами. В каждый стакан вносилось по 100 экз. *L. hoffmeisteri*. Стаканы были опущены и укреплены в большом аквариуме. Под каждый стакан помещалась чашка для сбора фекальной массы.

которые, по Дарвину, предпочитают принимать пищу ночью. Но, как и в других опытах, у обоих видов активность питания в ходе опыта постепенно возрастает, что объясняется той же пищевой избирательностью. Таким образом, можно сказать, что при благоприятных условиях лимнодрилы потребляют грунт непрерывно с равной интенсивностью в течение суток. Это явление описано Н. С. Гаевской (1949), считающей, что в трофической обстановке, осложненной присутствием бесполезного корма, аритмичность в приеме пищи является характерной чертой.

Интенсивность питания червей на грунтах различного типа

Определялась по суточному количеству экскрементов. Опыт проходил при температуре 14—15° и продолжался семь суток. Собрано шесть порций

Черви жили и питались до тех пор, пока весь грунт не был ими использован. Опыт прекращался тогда, когда черви при прочих нормальных условиях (достаточное количество кислорода — 2.5 мг/л, температура 14—16.5°) явно прекращали питаться. В результате опыта оказалось, что торфянистый ил был переработан 100 экз. червей за 19 дней, переходный — за 24 дня, а серый илисто-песчаный — за 32 дня. Нужно отметить, что торфянистый ил был переработан почти полностью. Когда черви перестали питаться, там оставались только крупные торфянистые частицы с незначительной примесью песка. Слой оставшегося переходного ила оказался равным 4.5 мм — здесь были в основном песок и крупные частицы торфа. Остаток серого илисто-песчаного грунта (7—8 мм) представлял собой в основной массе песок.

Если количество выбрасываемых червями экскрементов на разных грунтах сопоставить с содержанием питательных веществ в виде азота и углерода в исходном грунте, то можно заметить следующую зависимость: чем больше в иле веществ, которые могут быть использованы червями в пищу, тем медленнее они пропускают ил через кишечник (табл. 5).

Таблица 5¹

Содержание легкоусвояемых веществ в разных грунтах

Грунт	Потери в весе при прокаливании, в %	Количество N в 100 г грунта	Процент легкоусвояемого N от общего	Количество экскрементов, выброшенных 100 экз. за сутки, в мг	
				за 1-е сутки	среднее количество за 6 суток
Серый илисто-песчаный . . .	6.00	0.115	51.0	475	950
Переходный . . .	16.1	0.75	7.7	745	860
Торфянистый . .	39.6	1.02	4.3	1080	1247

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведенных наблюдений позволяют оценить значение пищевого фактора в распределении тубифицид в Рыбинском водохранилище и определить влияние их жизнедеятельности на типичные грунты этого водоема. Самые благоприятные в пищевом отношении условия имеются в устьевых участках водохранилища на серых илах, где и наблюдается высокая концентрация тубифицид. Большие площади дна в водохранилище заняты малопригодными для обитания червей незаиленными почвами и торфянистыми илами. Основным фактором, ограничивающим расселение червей на этих грунтах, является отсутствие здесь достаточного количества легкоусвояемых питательных веществ.

¹ Определения азота в грунте сделаны Г. Л. Марголиной.

Одни и те же виды тубифицид, обитающие на разных грунтах Рыбинского водохранилища в разные сезоны года, перерабатывают неодинаковое количество грунта и, следовательно, по-разному воздействуют на иловые отложения и биохимические процессы, протекающие в них. Почти 6 месяцев в году придонная температура воды этого водоема держится в пределах $0-4.5^{\circ}$ (Курдина, 1958). Максимально интенсивная жизнедеятельность тубифицид имеет место в июле и августе, когда верхние слои грунта прогреваются даже на глубине 15 м до $15-18^{\circ}$, а вода над ними — до 20° . В этот период черви могут выносить на поверхность грунт, количество которого в 3—4 раза превышает вес их собственного тела. В остальное время года интенсивность питания и количество переработанного ила невысоки. Во всех случаях количество переработанного грунта зависит от плотности заселения его червями.

По данным весенней и осенней бентосных съемок 1958 г. — средняя численность и биомасса *L. hoffmeisteri* на торфянистых илах 39 экз. и 0.1 г/м^2 . На переходном иле обитало 211 экз. *L. hoffmeisteri* весом 0.369 г и 98 экз. *L. udekemianus* со средней биомассой 0.256 г/м^2 . На сером илисто-песчаном грунте плотность населения *L. hoffmeisteri* всегда больше — в среднем 305 экз. и 0.500 г/м^2 . На торфянистых илах скорость переработки грунта червями в 2 раза выше, а численность организмов в 7 раз ниже, чем на других илах. Здесь червями за сутки при температуре 22° выносятся на поверхность в сыром весе 0.506 г переработанного грунта, на переходном иле 2.580 г и на сером илисто-песчаном — 4.142 г .

Зная динамику численности червей в водоеме и интенсивность их питания при разной температуре, можно более правильно рассчитать, какое количество грунта перерабатывается червями. В качестве примера, используя наши данные по численности и биомассе тубифицид (Поддубная, 1959), рассчитаем количество серого илисто-песчаного грунта, перерабатываемого червями на 1 м^2 дна Волжского плёса Рыбинского водохранилища. В мае, июне, сентябре и октябре придонная температура воды была здесь в среднем $14-15^{\circ}$. Нам известно, что черви, составляющие биомассу в 1 г при температуре 15° , за сутки перерабатывают 1.976 г ила. Средняя биомасса червей за указанные четыре месяца составила 9.629 г . Следовательно, за 120 дней они вынесли на поверхность 2.283 кг грунта. В июле и августе средняя биомасса рассматриваемых видов тубифицид оказалась равной 8.024 г/м^2 . При температуре 18° в это время червями с биомассой 1 г перерабатывалось за сутки 4.475 г ила. За 60 дней все особи вынесли на поверхность 2.154 кг грунта. Всего за 6 месяцев интенсивного питания было переработано 4.437 кг грунта на каждом квадратном метре дна. В зимнее время на данном участке водохранилища вода постоянно имеет температуру, близкую к 0° и черви не питаются. Наши цифры гораздо меньше приводимых для других водоемов. Так, Альстерберг (Alsterberg, 1924) для озер северной Германии приводит цифру годовой переработки ила в 12.56 кг в сухом весе. Лյондбек (по Ravera, 1954) для озера Восточный Гольштейн указывает 12 кг/м^2 . Данных о численности тубифицид, участвовавших в переработке ила, авторы не приводят. Цифры завышены по сравнению с нашими в основном за счет того, что указанные авторы производили пересчеты, исходя из величин максимальной переработки ила при высокой температуре (18° и выше).

Однако при выяснении роли тубифицид в процессах илообразования и количественной оценке результатов деятельности червей необходимо учитывать годовые изменения температуры, характер грунта, на котором обитают животные, их численность и ее динамику в водоеме.

ЛИТЕРАТУРА

- Гаевская Н. С. 1949. О пищевой элективности у животных фильтраторов. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. I.
- Дарвин Ч. 1929. Образование растительного слоя деятельностью дождевых червей и наблюдения над образом жизни последних. Полн. собр. соч., т. IV, кн. II, М.—Л.
- Зернов С. А. 1949. Общая гидробиология. М.—Л.
- Ивлеев В. С. 1955. Выступления в прениях. Тр. Совещ. по методике изучения кормовой базы и питания рыб, Изд. АН СССР.
- Курдин В. П. 1959. Классификация и распределение грунтов Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- Курдина Т. Н. 1958. Температура воды в Рыбинском водохранилище и ее динамика. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1955. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 2.
- Луканин В. С. 1960. Копрометр для водных беспозвоночных. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 7.
- Побегайло П. И. 1955. Роль донных организмов в процессе самоочищения водоемов, загрязненных сточными водами. Автореф. диссертации. М.
- Поддубная Т. Л. 1958. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953—1955 гг. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- Поддубная Т. Л. 1959. О динамике популяций тубифицид (*Oligochaeta Tubificidae*) в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 2 (5).
- Соловьев М. М. 1926. О роли *Tubifex tubifex* Müll в сапробных плах. Изв. Сапропелевого комитета, в. 3.
- Смирнов Н. Н. 1959. О приближенном количественном исследовании состава пищи водных беспозвоночных при вскрытии. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 5.
- Стройкина В. Г. 1957. Питание гаммарусов в озере Севан. Тр. Севанск. гидробиол. ст., т. 15.
- Яблонская Е. К. 1952. Питание *Nereis succinea* в Каспийском море. Сб. работ об акклиматизации *Nereis succinea* в Каспийском море, М.
- Alsterberg G. 1925. Nahrungszirculation einiger Binnenseetypen. Arch. f. Hydrobiol., Bd. 15.
- Ruttner F. 1952. Grundriss der Limnologie. Berlin.
- Ravera O. 1954. Amount of mud displaced by some freshwater *Oligochaeta* in relation to the depth. Inst. Ital. di Hidrobiol., Pallanza 8.
- Stephenson J. 1930. The *Oligochaeta*. Oxford.
- Solowiev M. M. 1924. Über die Rolle der *Tubifex tubifex* in der Schlammerzeugung. Inter. Rev. Hydrobiol. und Hydrogr., Bd. 12.
- Thienemann A. 1925. Die Binnengewässer Mitteleuropas. Binnengewässer, Bd. 1. Stuttgart.

В. П. Луферов

О ПИТАНИИ ЛИЧИНОК PELOPIINAE (DIPTERA, TENDIPEDIDAE)

Среди обширного семейства комаров-звонцов — *Tendipedidae* — во внутренних водоемах наряду с илоедом и фитофилом широко распространены хищники, из которых главнейшие относятся к подсемейству *Pelopiinae*. Однако биология этих форм до сих пор еще изучена весьма слабо. В частности, недостаточно изучено питание хищных тендипедид. Наиболее важные данные по этому вопросу содержатся в работе Л. И. Белявской и А. С. Константинова (1957). В работах более раннего периода данные о питании хищных личинок *Pelopiinae* отрывочны, а определение объектов наблюдения не доведено до вида.

В настоящей работе мы поставили задачу исследовать питание *Pelopiinae* в естественных условиях в разных биотопах и экспериментально определить суточные рационы личинок.

Материал собирался на водохранилищах Рыбинском, Угличском, Иваньковском, Горьковском и Куйбышевском в 1955 и 1956 гг. Для определения характера питания хищных личинок тендипедид в естественных условиях было сделано 2550 вскрытий. Перед вскрытием каждой личинки определялся ее вес; затем по размерам заглоченных пищевых компонентов определялся вес пищевого комка (Мордухай-Болтовской, 1954), общий и частичные индексы наполнения.

Определение среднесуточного рациона производилось экспериментальным путем. В качестве пищи хищникам предлагался мотыль. В каждом опыте участвовало две хищные личинки, длиной 8—9 мм, и несколько мотылей, которые являются излюбленной пищей для них. Сосуды с подопытными личинками устанавливались в термостате с температурой предстоящего опыта. Личинки нормально питались при разных среднесуточных рационах (Ивлев, 1955).

Всего было произведено 139 опытов. Из них с личинками *Procladius nigriventris* было проделано 49 опытов, с *Pr. choreus* — 44 и с *Ablabesmyia monilis* — 46.

СОСТАВ ПИЩИ ЛИЧИНОК

Вскрытия кишечника личинок *Procladius nigriventris* и *P. choreus* показали, что состав их пищи очень сходен. Среди пищевых объектов личинок *Procladius* четвертого возраста были установлены следующие формы:

T e n d i p e d i d a e

Tendipes f. l. *plumosus*, *Tendipes* sp., *Polypedilum* sp., *Glyptotendipes* sp., *Cryptochironomus* sp., *Tanytarsus* sp., *Procladius* sp.

E n t o m o s t r a c a

Bosmina coregoni, *Bosmina* sp., *Chydorus sphaericus*, *Alona affinis*, *Alona* sp., *Camptocercus rectirostris*, *Diaptomus* sp., *Eucyclops serrulatus*, *Acanthocyclops viridis*, *Harpacticoida*, *Ostracoda*.

O l i g o c h a e t a

Tubifex sp., *Limnodrilus* sp., *Stylaria* sp.

В состав пищи личинок *Ablabesmyia monilis* четвертого возраста входили следующие формы:

T e n d i p e d i d a e

Tendipes sp., *Psectrocladius* ex gr. *psilopterus*, *Polypedilum* sp., *Cricotopus* ex gr. *silvestris*, *Glyptotendipes* sp., *Corynoneura* sp., *Endochironomus* sp., *Thienemanniella* sp., *Procladius* sp.

E n t o m o s t r a c a

Sida crystallina, *Acroperus harpae*, *Chydorus sphaericus*, *Cyclops strenuus*, *Ostracoda*.

H y d r a c a r i n a

Hydracarina gen.

O l i g o c h a e t a

Stylaria sp.

ПИТАНИЕ PELOPHINAE НА РАЗНЫХ ГРУНТАХ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

Многолетними исследованиями бентофауны Рыбинского водохранилища (Поддубная, 1958) было установлено, что личинки *Procladius*, как и всех остальных тендипедид, концентрируются на серых илах и избегают торфянистых илов, незаиленных почв и песков. В связи с этим представляет интерес рассмотреть питание *Procladius* на разных грунтах.

На основании анализа содержимого кишечника вычислялись общие и частные индексы наполнения. Однако эти индексы не рассматриваются нами как абсолютные количественные характеристики интенсивности питания. Н. С. Гаевская (1955) уже указывала на ограниченность их применения. Здесь они используются лишь как относительные показатели интенсивности питания и рассматриваются, как это предлагает А. А. Шорыгин (1952), как показатели степени накормленности личинок.

Р ы б и н с к о е в о д о х р а н и л и щ е. Материал собирался на постоянных станциях так называемых «стандартных» рейсов, каждая из которых характеризуется определенным типом грунта. Сборы производились два раза в месяц — с мая по октябрь. Две станции расположены на серых илах: ст. 1 — в устьевой части Волги и ст. 4 — в устьевой части Согожи. Ст. 10 расположена вдали от берега на траверзе Брейтова, имеет грунт переходного типа между серым и торфянистым илом. Ст. 2 находилась в районе затопленного города Мологи на торфянистом иле. Ст. 11 — на почве с древесными остатками.

Самые большие индексы наполнения имели личинки, живущие на сером иле.

В 1955 г. (табл. 1, ст. 4) общий индекс наполнения кишечника *P. nigriventris* на сером иле был 618.3^{0}_{000} , что свидетельствует о высокой степени

Таблица 1

Состав пищи и накормленность (в ‰) личинок *Procladius nigriventris* в Рыбинском водохранилище в период с мая по октябрь 1955 и 1956 гг.

Кормовые объекты	Ст. 1	Ст. 4	Ст. 10		Ст. 2	
	1956 г.	1955 г.	1955 г.	1956 г.	1955 г.	1956 г.
<i>Tendipes</i> sp.	118.6	43.5	16.1	67.0	—	—
<i>Procladius</i> sp.	77.8	299.4	44.1	—	—	—
<i>Cryptochironomus</i> sp.	60.2	227.7	—	12.0	—	—
<i>Polypodilum</i> sp.	4.2	19.5	—	—	—	—
<i>Tanytarsus</i> sp.	2.3	—	—	—	—	—
<i>Chydorus sphaericus</i>	30.6	28.2	68.5	113.1	48.2	33.0
Общие индексы	293.7	618.3	128.7	192.1	48.2	33.0

Таблица 2

Состав пищи и накормленность (в ‰) личинок *Procladius choreus* в Рыбинском водохранилище в период с мая по октябрь 1956 г.

Кормовые объекты	Серый ил, ст. 1	Серый ил, ст. 4	Переходный грунт от торфянистого ила к серому, ст. 10	Почва, ст. 11	Торфянистый ил, ст. 2
<i>Tendipes</i> sp. .	118.7	23.6	29.5	—	—
<i>Procladius</i> sp. .	35.2	94.4	—	—	—
<i>Cryptochironomus</i> sp. . .	61.6	—	—	—	—
<i>Polypodilum</i> sp.	—	60.8	—	—	—
<i>Chydorus sphaericus</i> .	22.6	20.5	38.7	38.1	24.5
Общие индексы	238.1	199.3	68.2	38.1	24.5

накормленности личинок. На илах переходного типа (ст. 10) этот индекс ниже. Наименьшие пищевые индексы постоянно наблюдались у личинок, взятых на ст. 2, расположенной на торфянистом иле.

Та же закономерность отмечалась в 1956 г. для *P. nigriventris* и *P. choreus* (табл. 1 и 2). При этом с переходом от серого ила к торфянистому менялась не только степень накормленности личинок, но и состав их пищи. Так, на сером иле основную роль в питании обоих видов играли тендипедиды, а рачки, в общем, занимали второстепенное положение. Однако уже на грунтах переходного типа последние составляли примерно половину общего индекса. На почве и торфянистом иле тендипедиды вообще не потреблялись личинками *Procladius*, а их место занимали рачки.

Горьковское водохранилище. Материал собирался с июня по октябрь 1956 г. (табл. 3).

Так же как и в Рыбинском водохранилище, наибольшая накормленность личинок *P. nigriventris* отмечена на серых илах. Индексы наполнения на заиленной глинистой почве, заиленном песке, песке с гравием и на за-

Таблица 3

Состав пищи и накормленность (в ‰) личинок *Procladius nigriventris* в Горьковском водохранилище в период с июня по октябрь 1956 г.

Кормовые объекты	Серый ил	Заилен- ная гли- нистая почва	Заилен- ный пе- сок	Песок с гравием	Песок на пашне	Почва с травой
<i>Tendipes</i> sp.	285.0	107.2	82.1	—	—	—
<i>Polypedilum</i> sp.	—	35.7	—	—	—	—
<i>Alona affinis</i>	2.5	0.8	9.5	4.8	6.3	7.1
Ostracoda	4.3	—	—	—	—	—
<i>Chydorus sphaericus</i>	12.1	60.4	1.2	34.5	2.7	1.3
Cyclopoida	—	—	—	—	4.7	—
Harpacticoida	—	—	4.3	—	—	—
Общий индекс	303.9	204.1	97.2	39.3	13.7	8.4

Таблица 4

Состав пищи и накормленность (в ‰) личинок *Procladius nigriventris* в Куйбышевском водохранилище в период с июня по август 1956 г.

Кормовые объекты	Заилен- ный песок	Почва
<i>Tendipes</i> sp.	125.8	18.7
<i>Chydorus sphaericus</i>	23.5	15.7
<i>Bosmina coregoni</i>	5.6	—
<i>Acanthocyclops viridis</i>	14.1	—
<i>Alona</i> sp.	—	11.7
Ostracoda	—	1.3
Общие индексы	169.0	47.4

топленной пашне имели меньшую величину и постепенно падали в указанной последовательности, а на почве с остатками травянистого покрова индекс наполнения составил всего лишь 8.4‰.

Таким образом, на почве с остатками травы степень накормленности личинок оказалась в 36 раз меньшей, чем на сером иле. Кроме того, основную часть пищи личинок на сером иле, на заиленной почве и на песке составляли тендипедиды, тогда как на песке с гравием, пашне и на почве в кишечниках обнаружены исключительно рачки (табл. 3).

К у й б ы ш е в с к о е в о д о х р а н и л и щ е. Материалы, полученные в летний период, менее полны, но также свидетельствуют о том, что наиболее благоприятные условия питания личинки *Procladius* находят на заиленном грунте (табл. 4).

По данным Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1958) и А. Ф. Гунько (Мордухай-Болтовской и Гунько, 1959), в Куйбышевском, а также и Горьковском водохранилищах мотыль составляет основную часть бентоса и его биомасса в ряде случаев достигает большой величины. Это отразилось на питании *Procladius*, кишечники которых были набиты мотылем.

Личинки *Ablabesmyia monilis*, как известно, фитофилы. Вскрытия их кишечников показали, что существенных различий в питании аблабесмий

из разных формаций водной растительности не имеется. Это объясняется тем, что в зарослях различных макрофитов побережья фитофильная фауна сходна (Мордухай-Болтовской, Мордухай-Болтовская и Яновская, 1958; Фенюк, 1958; Марголина, 1957).

Из изложенного следует, что личинки *Procladius* предпочитают серые илы вследствие богатства их кормовой фауны. Предпочтение личинками тендипедид серого ила устьевых участков и слабое заселение ими открытых частей Рыбинского водохранилища, занятых торфянистым илом, объясняется различием трофических условий на грунтах. Так, А. И. Шилова (1958), выращивая личинок мотыля на разных грунтах, установила, что на сером иле личинки развиваются лучше, чем на торфянистом. Позже Ю. И. Сорокин (1958) показал, что торфянистые илы по продукции бактерий во много раз беднее серого ила, и поэтому они менее ценны для илоедов. Этим объясняется слабое заселение торфянистого ила и почв илоядными формами тендипедид. Хищные пелофилы, питающиеся в основном илоядными тендипедидами, находят наиболее благоприятные трофические условия в местах концентрации последних и в наибольшем количестве скапливаются именно на серых илах.

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПИТАНИЯ ЛИЧИНОК PROCLADIUS

Поскольку питание личинок *Procladius* в значительной мере зависит от типа грунта, мы исследовали сезонные изменения питания в различных биотопах.

В 1955 г. в Рыбинском водохранилище на сером иле на ст. 4 накормленность личинок *P. nigriventris* была большей, чем весной и осенью (табл. 5). Большую часть содержимого кишечника составили личинки тендипедид, которые и определили высокие индексы наполнения. Из них в массе преобладали *Polypedilum* sp. В июне хищник питался главным образом молодью мотыля, которая в этот период в массе появлялась в бентосе. В это время в кишечниках *P. nigriventris* в большом количестве обнаружена и его собственная молодь, а в августе пища *Procladius* состояла из нее почти исключительно. В сентябре из тендипедид в пище личинок был обнаружен только мотыль.

Ракообразные занимали в питании хищника незначительное место, и лишь в конце вегетационного периода в сентябре количество их в пище заметно возросло. В мае и июне единично встречались исключительно *Alona affinis*. В августе, кроме того, иногда попадались *Ostracoda*, а в сентябре, помимо этих форм, в небольшом количестве обнаружены *Bosmina coregoni* и *Camptocercus rectirostris*.

На ст. 10 с грунтом переходного типа сезонная динамика питания личинок *P. nigriventris* несколько иная, чем на предыдущей станции. Прежде всего обращает внимание более низкая степень накормленности личинок. В продолжение всего вегетационного периода, кроме июля, в питании личинок преобладали ракообразные. В мае отмечено питание исключительно ракообразными. При этом подавляющую часть рациона составляла *Alona affinis*. В июне *Procladius nigriventris* в небольшом количестве потреблял собственную молодь. Слабо выраженный июльский максимум накормленности наступил в основном за счет поедания примерно в одинаковой мере мотыля и своей же молодежи. На втором месте по величине индекса стояли *Cyclopoida*. Каннибализм был отмечен и в сентябре, но в крайне незначительном размере. В это время большую часть рачков пищевого комка составила *Alona affinis*.

Т а б л и ц а 5

Сезонные изменения состава пищи и накопленности (в 0/000) личинок *Procladius nigriventris* в Рыбинском водохранилище в 1955 г.

Кормовые объекты	Серый ил, ст. 4					Переходный грунт от торфянистого ила к серому, ст. 10					Торфянистый ил, ст. 2							
	май	июнь	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	май	июнь	июль	сентябрь	октябрь	май	июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	
Tendipes sp. . . .	—	507.9	—	119.2	—	—	—	—	53.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Procladius sp. . . .	—	457.8	1006.2	—	—	—	—	16.1	53.4	5.1	—	—	—	—	—	—	—	—
Cryptochironomus sp.	63.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Polypedilum sp. . .	202.6	—	—	—	—	—	72.3	4.0	10.7	53.5	27.7	32.0	—	—	—	—	—	8.8
Alona affinis	—	6.6	37.7	23.9	24.6	—	—	—	—	—	—	—	—	9.4	17.0	28.1	—	4.5
Bosmina sp.	—	—	—	32.3	—	—	—	—	—	—	—	4.0	—	9.4	—	—	—	8.5
Ostracoda	—	—	1.2	0.9	—	—	—	13.0	1.0	22.7	—	—	—	12.3	—	—	—	—
Camptocercus sp. . .	—	—	—	0.9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cyclopoida	—	—	—	—	—	—	4.2	—	3.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Chydorus sp.	—	—	—	—	17.5	16.0	3.6	36.4	24.4	12.6	—	24.0	—	4.1	—	—	—	13.7
Diaptomus sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30.3	—	—	—	—	—	—	—	—
Acanthocyclops sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	22.2	—	—
Общие индексы . .	266.9	972.3	1045.1	177.2	42.1	16.0	80.1	69.5	156.4	124.2	27.7	60.0	60.9	35.2	17.0	50.3	35.2	—

На торфянистом иле ст. 2 сезонных изменений в питании *P. nigriventris* не наблюдалось (табл. 5). Накормленность личинок оказалась очень низкой и не превышала 61‰. Ни одной тендипедиды в кишечниках *P. nigriventris* не было обнаружено. Личинки питались исключительно ракообразными.

В 1956 г. картина питания *P. nigriventris* была примерно такой же, как и в предыдущем году. Лишь на переходном типе грунта ст. 10 сезонная динамика питания личинок была несколько отличной. Степень накормленности последовательно возрастала от весны к осени. В сентябре—октябре она повысилась исключительно за счет ракообразных, панцири которых задерживались в кишечнике в большом количестве, вследствие чего индексы могли быть завышены (см. стр. 237). Отсутствие максимума степени накормленности летом скорее всего объясняется слабым потреблением личинок тендипедид.

В 1956 г. на ст. 11 у Среднего Двора, расположенной на почве с растительными остатками, сборы производились не ежемесячно, но полученный материал свидетельствует, что и здесь личинки *P. nigriventris* питались исключительно ракообразными. Степень накормленности хищника, видимо, в течение всего года остается крайне низкой. В пище встречается преимущественно *Alona affinis* и в меньшем количестве *Bosmina coregoni* и *Ostracoda*.

В том же 1956 г. нам удалось собрать некоторый материал по сезонным изменениям питания личинок *P. choreus*. При этом существенных отличий в питании между этим видом и *P. nigriventris* мы не нашли.

Подобные же наблюдения производились на Горьковском, Угличском, Иваньковском водохранилищах и Белом озере. Сезонные изменения питания личинок *P. nigriventris* и *P. choreus* в указанных водоемах имеют тот же характер, что и в Рыбинском водохранилище (Луферов, 1958б).

Сезонная динамика питания личинок *Procladius* в значительной мере обусловлена трофикой биотопа. На заиленных грунтах и особенно на серых илах накормленность личинок, как правило, растет от весны к лету и в июне—июле становится максимальной. Затем начинается ее падение, и в октябре—ноябре она достигает более или менее стабильного состояния, которое сохраняется в течение всей зимы на очень низком уровне.

Количество пищи, потребляемой личинками *Procladius* на илистых грунтах, претерпевает большие сезонные изменения.

Весной на сером иле личинки тендипедид составляют, как правило, лишь небольшую часть пищи *Procladius*, а часто и совсем не потребляются. В июне они приобретают преобладающее значение, и в течение всего лета хищник питается главным образом ими. Осенью наступает резкое снижение роли тендипедид в питании *Procladius*, а в октябре они уже совершенно не встречаются в кишечниках и уступают место ракообразным. В Рыбинском водохранилище выпадение тендипедид из питания личинок *Procladius* наступает несколько раньше, чем в других изучаемых нами водоемах.

При вскрытии зимующих личинок, ни у одной не были обнаружены тендипедиды. В это время часто встречаются личинки с совершенно пустыми кишечниками или содержащими небольшое количество панцирей ракообразных. Зимой и даже поздней осенью личинки *Procladius* не питаются. Поедать молодь тендипедид они обычно начинают в конце мая, когда появляются личинки первого и второго возрастов. Эти личинки более доступны хищнику благодаря своим небольшим размерам. В Рыбинском водохранилище, обладающем бедной кормовой базой, в мае нередко отмечается потребление личинками *Procladius* водорослей. Осенью

общее снижение интенсивности питания *Procladius* происходит вследствие падения температуры.

Изучение питания личинок *Procladius*, обитающих в разных водоемах и на разных биотопах, показало, что хищник питается самыми разнообразными формами пелофильных тендипедид и даже в значительной мере может уничтожать собственную молодежь.

Обращает внимание тот факт, что в большинстве случаев в питании *Procladius* на мягких грунтах наиболее значительную роль играет мотыль. Создается впечатление, что личинки *Procladius* как бы преследуют мотыля и охотятся главным образом на него. Это, по-видимому, объясняет тот факт, что в водохранилищах *Procladius* появляется в массе лишь после того, как мотыль становится ведущей формой бентофауны. Заселение новых водохранилищ этими формами идет как бы в определенной последовательности. Д. А. Ласточкин (1949) указывает, что в Рыбинском водохранилище *Procladius* получил широкое распространение после того, как *Tendipes* освоил новый водоем.

В литературе имеется большой материал, свидетельствующий о том, что в озерах и водохранилищах большое количество личинок *Procladius* обычно встречается там, где много мотыля. Особенно много подобных примеров можно найти у Брундина (Brundin, 1949) для шведских озер. Для некоторых озер Чехословакии это отмечает Ф. Кубичек (Kubiček, 1956). То же самое А. А. Шаронов (1955) указывает для озера Арпа-Лич (Армения). Из материалов, приведенных Л. Цветковым (1957) для озера Белославского (Болгария), следует, что по численности и биомассе на первом месте там стоит *Tendipes plumosus*, а на втором — *Procladius*.

На примере Катта-Курганского водохранилища (Узбекистан) Н. А. Степанова (1955) указывает, что *Procladius* появляется в водохранилище после заселения последнего личинками *Tendipes f. l. plumosus* и *T. f. l. Thummi*.

ПИЩЕВАЯ ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ PELOPIINAE

В наших опытах пищевая избирательность выяснялась у личинок четвертого возраста *Procladius nigriventris*, *P. choreus*, *Ablabesmyia monilis*.

Было поставлено несколько серий опытов. Пища предлагалась хищным личинкам в различных сочетаниях.

Из тендипедид личинками предлагались *Tendipes* sp., *Glyptotendipes* sp., *Polypedilum* sp., *Endochironomus* sp., из ракообразных — *Chydorus sphaericus*, *Acroperus harpae*, *Ostracoda* sp., *Alona affinis*, *Simocephalus vetulus*, *Acanthocyclops viridis*, *Polyphemus pediculus*; из олигохет — *Stylaria* sp., *Tubifex tubifex*, *Limnodrilus* sp.

Пища давалась в следующих сочетаниях: 1. Тендипедиды и ракообразные. 2. Тендипедиды и олигохеты. 3. Ракообразные и олигохеты. 4. Тендипедиды, ракообразные и олигохеты.

Оба вида *Procladius* наиболее охотно поедают тендипедид; олигохеты потребляются в значительно меньшем количестве, а ракообразные лишь в редких случаях.

При этом особое предпочтение *Procladius* отдает молодым и мелким видам тендипедид, которых он заглатывает целиком. Олигохеты потребляются личинками неохотно, и это зависит, по-видимому, от их слишком большой длины.

При кормлении личинок ракообразными среди них наблюдается каннибализм и они часто погибают от голода.

В отличие от *Procladius* личинки *Ablabesmyia* не отдают предпочтения более мелким формам. В остальном эта личинка по своей пищевой избирательности не отличается от *Procladius*.

О СКОРОСТИ ПРОХОЖДЕНИЯ ПИЩИ В КИШЕЧНИКАХ PELOPIDAE

При изучении питания хищных *Pelopidae* было замечено, что скорость прохождения разных видов пищи по кишечнику различна. В этом отношении особый интерес представляют заглоченные ракообразные. Само тело рачков переваривается довольно быстро — в течение нескольких часов, а их раковины почти не поддаются перевариванию и надолго остаются в кишечнике личинки.

Для выяснения срока, в течение которого раковины *Cladocera* могут задерживаться в кишечниках, был поставлен ряд опытов. Выловленные из подоема личинки, кишечники которых содержали *Cladocera*, помещались в чашки Петри с профильтрованной водой без добавления пищи. Через каждые два-три дня в течение продолжительного срока из опыта брались несколько личинок и под микроскопом тщательно исследовалось содержимое их кишечников. У многих личинок даже на десятый и пятнадцатый день в кишечниках обнаруживались раковины *Alona affinis*, *Bosmina coregoni* и *Chydorus sphaericus*. В отдельных случаях опыт длился до двух месяцев, пока личинка не погибала от голода. И даже тогда в кишечниках погибших личинок оставались раковинки *Cladocera*. Несколько опытов ставилось при низкой температуре ($+5^{\circ}\text{C}$). В этом случае раковины *Cladocera* задерживались у личинок *Procladius nigriventris*, *P. choreus* и *P. ferrugineus* до трех месяцев. Личинки *Ablabesmia monilis*, выживавшие без пищи при пятиградусной температуре до тридцати дней, также сохраняли в кишечниках пустые панцири рачков. Таким образом, зимой в водоеме, когда температура бывает еще более низкой и личинки не питаются, рачки, заглоченные осенью, могут сохраняться в кишечнике до нескольких месяцев и, может быть, даже до будущей весны.

В некоторых случаях в одном кишечнике сохранялось до шести раковин *Cladocera*. Обычно они не заполняют просвета кишечника. Снабжаясь, как правило, в задней кишке, раковины, раскрываясь, плотно облегают ее стенки и, таким образом, образуют внутри кишечника короткую хитинизированную трубку, через которую проходит переваренная пища. Иногда эта трубка многослойна, так как состоит из нескольких раковин. При дефекации они не выходят наружу. Освобождение личинки от панцирей мы неоднократно наблюдали при линьке, когда одновременно с наружными покровами сбрасывается и эктодермальная выстилка задней кишки.

На длительность задерживания раковин в кишечниках, видимо, влияет интенсивность питания личинок. В тех опытах, когда личинки *Procladius* с заглоченными *Cladocera* питались тендипедами, панцири рачков выходили быстрее, задерживаясь в кишечниках не более месяца. Видимо, присутствие раковин в кишечнике влияет на скорость прохождения другой пищи и, в частности, тендипедид. Это подтверждается следующим опытом. Личинки *P. nigriventris*, сутки голодавшие, помещались в чашки Петри. В течение часа личинки кормились молодью тендипедид и затем переносились в чашку Петри без пищи. Через сутки личинки вскрывались. В результате вскрытий было установлено, что у личинок, в кишечниках которых были рачки, еще сохранились остатки тендипедид, напротив, в случаях отсутствия рачков не было и тендипедид. Таким обра-

ном, панцири рачков в какой-то мере снижают скорость прохождения пищи и кишечнике.

Задерживаться в кишечниках могут, видимо, не только панцири рачков, но и головные капсулы тендипедид. Так, например, в кишечниках *Procladius nigriventris* и *P. choreus* из Белого озера в октябре 1955 и 1956 гг. было обнаружено большое количество головных капсул личинок первого и частично второго возраста *Polypedium*, *Procladius* и *Tanytarsus*. Питание новорожденными тендипедидами в октябре невозможно, потому что их в бентосе в это время уже нет. Кроме того, в октябре температура воды падает до 5—7°. При такой температуре *Procladius* почти не питается и поэтому не может иметь высоких индексов наполнения. Тот факт, что во всех вскрытых кишечниках *Procladius* обнаружены только головные капсулы тендипедид без остатков тела, также свидетельствует, что личинки были заглочены давно и уже переварены. То же самое наблюдалось у личинок *P. nigriventris*, выловленных в октябре 1955 г. в Угличском водохранилище.

Все приведенные материалы говорят о том, что расчисление пищевых индексов на основании остатков заглоченных кормовых объектов дает далеко не точные результаты, вследствие чего их использование должно быть очень ограничено.

ВЫНОСЛИВОСТЬ PELOPIINAE К ГОЛОДАНИЮ

Определение стойкости к голоданию различных возрастных стадий хищных личинок тендипедид производилось при разных температурах. Личинки по одному экземпляру рассаживались в небольшие сосуды с водой и помещались в политермостат, где за ними ежедневно велись наблюдения. Результаты опытов представлены в табл. 6. Из данных этой таблицы

Таблица 6

Наивысшая продолжительность выживания (в сутках)
голодающих личинок *Procladius* и *Ablabesmyia*

Виды	Воз- раст	10°	20°	25°	27°
<i>Procladius nigriventris</i>	I	6	4	2	—
	II	18	12	7	—
	III	42	30	24	—
	IV	78	62	31	—
<i>Procladius choreus</i>	IV	71	66	27	—
<i>Procladius ferrugineus</i>	IV	77	58	32	—
<i>Ablabesmyia monilis</i>	I	5	4	—	3
	II	23	19	—	9
	III	30	27	—	16
	IV	11	8	—	6

видно, что стойкость к голоданию последовательно повышается у личинок *Procladius* от младших возрастов к старшим, что, несомненно, связано с накоплением жировых запасов по мере роста личинок. Повышение температуры, усиливающее активность личинок, а следовательно и расходование этих запасов, естественно сокращает срок жизни голодающих

личинки. У *Ablabesmyia* стойкость личинок к голоданию с первого по третий возраст также возрастает, но в четвертом возрасте неожиданно понижается. При температуре 27°, когда обмен у новорожденных личинок повышен, зерна эмбрионального желтка исчезают на второй день, и личинки тут же погибают от голода. При более низких температурах желток исчезает медленнее и личинки могут жить без пищи более продолжительный срок. У нормально питающихся новорожденных личинок эмбриональный желток сохраняется гораздо дольше, чем у голодающих.

ОТНОСИТЕЛЬНЫЕ СРЕДНЕСУТОЧНЫЕ РАЦИОНЫ ЛИЧИНОК *PROCLADIUS* и *ABLABESMYIA*

Среднесуточный рацион устанавливался экспериментально. Так как температура сильно влияет на интенсивность питания организма, мы устанавливали среднесуточный рацион личинок при разных температурах. Опыты с личинками длиной 8—9 мм ставились в политермостате. В одних

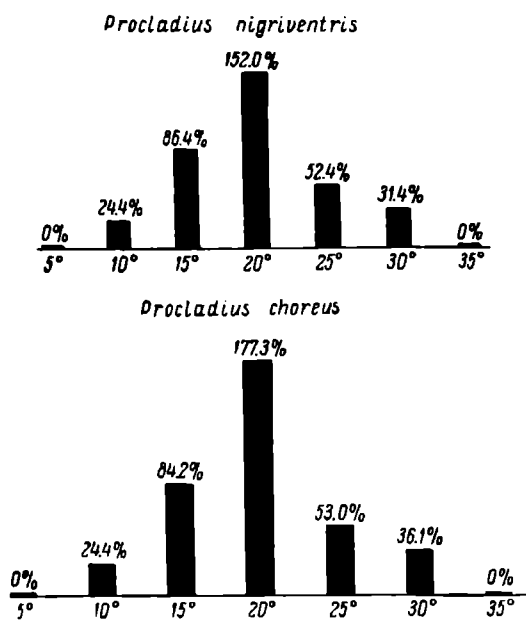


Рис. 1. Среднесуточные рационы личинок *Procladius* при разной температуре (кормление мелким мотылем).

суточные рационы были отмечены при 20 и 25°, а наименьшие — при 10 и 30°. При 5 и 35° потребление пищи личинками прекращается.¹

Как видно из рис. 3, суточный рацион личинок *Ablabesmyia* при оптимальных температурах почти в два раза выше, чем у *Procladius*.

¹ В опубликованной ранее работе (Луферов, 1957) величины среднесуточного рациона личинок *A. monilis* отличаются от приводимых здесь. Это объясняется тем, что раньше при определении веса аблабесмий и съеденной ими пищи мы пользовались методом восстановленных весов. В дальнейшем вес личинок *A. monilis* и скормливаемого им мотыля до опыта и после него мы начали определять более точно непосредственным взвешиванием на аналитических весах.

опытах в качестве пищи предлагался сравнительно мелкий мотыль (*Tendipes plumosus*) размером 6—7 мм, а в других — крупный, размером 13—15 мм. Кормление крупными мотылями производилось при 5, 10, 20 и 27°, а мелкими — при 5, 10, 15, 20, 25, 30 и 35°.

Характер потребления крупных и мелких тендипедид обоими видами *Procladius* (*nigriventris* и *choreus*) при разных температурах был почти одинаков (рис. 1—2).

При всех температурах в значительно большем количестве поспались мелкие тендипеды.

Наибольший среднесуточный рацион у *Procladius* был при температуре 20°, а наименьший — при 10 и 30°. При 5 и 35° личинки не питались. Личинки *Ablabesmyia* кормились исключительно мелким мотылем. Наибольшие среднесуточные рационы были отмечены при 20 и 25°, а наименьшие — при 10 и 30°.

Как следует из опытов с личинками *Procladius*, на среднесуточный рацион влияет не только температура, но и размер жертвы. Л. И. Белявская и А. С. Константинов (1957) для *Procladius choreus* показали, что с увеличением размера жертвы количество съеденных личинок падает. Среднесуточный рацион *P. nigriventris* и *P. choreus* даже при оптимальных температурах при кормлении крупным мотылем оказался в три раза меньшим, чем при кормлении мелким. Кроме того, как нами было установлено, при 10° личинки *Procladius* крупную пищу потреблять не могут. Очевидно, при этой температуре они недостаточно активны и не в состоянии справиться с круп-

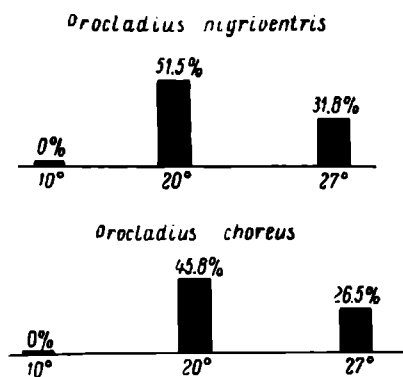


Рис. 2. Среднесуточные рационы личинок *Procladius* при разной температуре (кормление крупным мотылем).

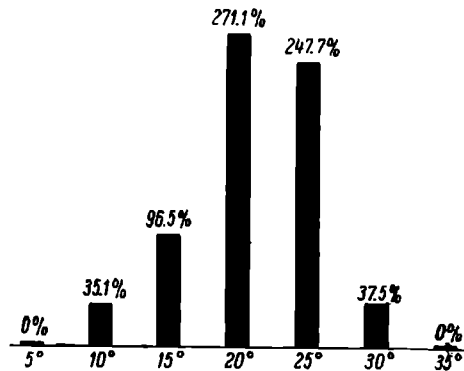


Рис. 3. Среднесуточные рационы личинок *Ablabesmyia monilis* при разной температуре.

ной добычей, но мелких мотылей они пожирают. При кормлении крупным мотылем *Procladius* питается далеко не каждый день. Отмечались случаи, когда личинки не питались до пяти дней, но, как правило, крупным мотылем *Procladius* питался через один-два дня.

Поскольку при 5° личинки не питаются, в естественных условиях они должны голодать всю зиму. Это подтверждают и результаты вскрытий кипечников личинок.

СУТОЧНЫЕ РИТМЫ ПИТАНИЯ ЛИЧИНОК ABLABESMYIA MONILIS ПРИ РАЗНЫХ ТЕМПЕРАТУРАХ

Методика исследования суточных ритмов питания личинок заключалась в следующем. В чашку Петри помещались одна-две личинки *A. monilis*, предварительно взвешенные на аналитических весах. Затем в сосуд вводились предварительно взвешенные личинки тендипедид. Через каждые два-три часа взвешивались оставшиеся несъеденными личинки и добавлялись новые. По разнице весов определялся вес съеденной пищи. За 100% принимался вес аблабесмий. Далее вычислялся процент съеденной за час пищи от общего веса личинки. Опыты велись круглые сутки.

Таким способом была обнаружена суточная ритмичность питания личинок *A. monilis*. Особенно примечательно, что эта ритмичность возникает лишь при оптимальных температурах (20—25°). При этих температурах аблабесмии имеют в течение суток два максимума и два минимума интенсивности питания (рис. 4—5). Наиболее интенсивно личинки питались утром с 7 до 10 час. и в первой половине ночи с 20 до 23 час., а наименее интенсивно — с 14 по 18 час. Очень ослаблено питание ночью с 24 до 2 час.

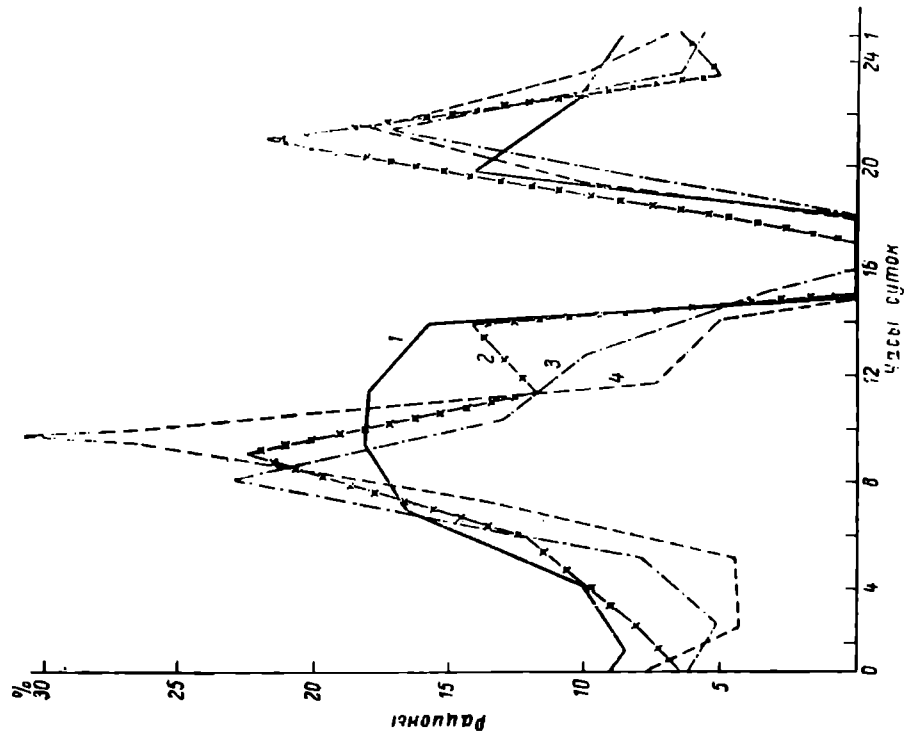


Рис. 5. Суточные ритмы питания личинок Ablabesmyia monilis при 25°.

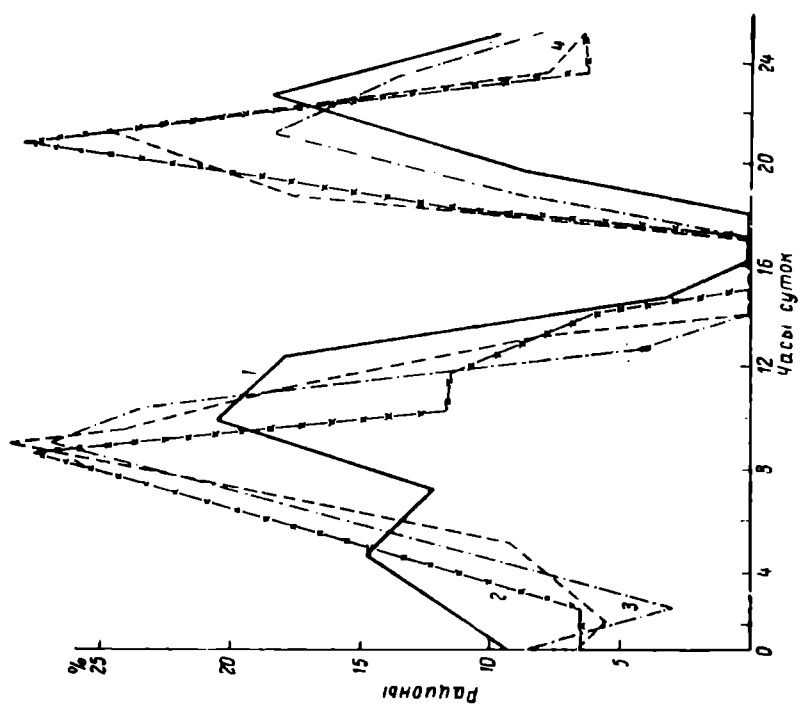


Рис. 4. Суточные ритмы питания личинок Ablabesmyia monilis при 20°

1 - опыт № 1; 2 - опыт № 2; 3 - опыт № 3; 4 - опыт № 4

При прочих температурах суточный ритм питания *A. monilis* нарушается. У личинок *Procladius* суточные ритмы питания не были обнаружены.

ЛИТЕРАТУРА

- Белявская Л. И. и И. А. Константинов. 1957. Питание личинок *Procladius choreus* и ущерб, наносимый ими кормовой базе рыб. Вопросы ихтиол., вып. 7.
- Гаевская Н. С. 1955. Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем биологических основ рыбного хозяйства. Тр. совещ. по методике изуч. корм. базы и питания рыб. Изд. АН СССР, М.
- Плел В. С. 1955. Выступление в прениях на Совещании по методике изучения кормовой базы и питания рыб. Тр. совещ. по методике изуч. корм. базы и питания рыб. Изд. АН СССР, М.
- Коренева Т. А. 1957. Систематика и биология *Pelopiinae* (Diptera Tendipedidae) Учинского водохранилища. Автореферат диссертации. М.
- Ласточкин Д. А. 1949. Динамика донного населения равнинных водохранилищ. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. 1.
- Луферов В. П. 1956. Некоторые данные о хищном питании личинок *Tendipedidae*. ДАН СССР, т. 111, № 2.
- Луферов В. П. 1957. Питание личинок *Ablabesmyia monilis* (Diptera Tendipedidae). ДАН СССР, т. 116, № 6.
- Луферов В. П. 1958а. Влияние температуры на газообмен личинок некоторых *Pelopiinae* (Tendipedidae, Diptera). ДАН СССР, т. 119, № 6.
- Луферов В. П. 1958б. О пищевых связях хищных тендипедид в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2.
- Марголина Г. Л. 1958. Сравнительная характеристика животного населения зарослей макрофитов Рыбинского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1954. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна Дона. Тр. пробл. и темат. совещ. Инст. зоол. АН СССР, вып. 2.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1958. Первые этапы формирования бентоса в Куйбышевском водохранилище. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4).
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Э. Д. Мордухай-Болтовская и Г. Я. Яновская. 1958. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 3.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. и А. Ф. Гуляко. 1959. Донная фауна Горьковского водохранилища в первый год существования водоема. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5).
- Поддубная Т. Л. 1958. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953—1955 гг. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 3.
- Сорокин Ю. И. 1955. О бактериальном хемосинтезе в иловых отложениях. Микробиология, т. XXIV, вып. 4.
- Сорокин Ю. И. 1958. Микрофлора и химический состав грунтов Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 3.
- Степанова Н. А. 1955. Бентос Катта-Курганского водохранилища. Тр. Инст. зоол. и паразитол. АН УзССР, т. IV.
- Фенюк В. Ф. 1958. Материалы по фауне отмирающей водной растительности в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- Шаронов И. В. 1955. Бентос озера Арпа-Лич до поднятия его уровня. Тр. Севанск. гидробиол. ст., т. XIV.
- Шилова А. И. 1958. Материалы по биологии (*Tendipes* Mg.) Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 3.
- Шорыгин А. А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. Пищепромиздат, М.
- Цветков Л. 1957. Зообентос на Белославском озере. Изв. зоол. инст. 6. Българска Академия Науките. София.
- Grundin L. 1949. Chironomiden und andere Bodentiere der Südschwedischen Urgebirgsseen. Reports from the Institute of freshwater research, № 30.
- Kubiček F. 1956. K hydrobiologii Bystrické přehrady u Vsetína. Přír. sborn. Ostrovs. kraje., т. XVII, в. 1.]

Г. Л. Марголина

К ВОПРОСУ О ПИТАНИИ *TENDIPES PLUMOSUS* В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Изучение питания *Tendipes plumosus* в Рыбинском водохранилище было предпринято в связи с выяснением причин его крайне неравномерного распределения по водоему. Основная масса мотыля приурочена к прибрежной зоне водохранилища и к устьевым участкам рек, тогда как в открытых частях мотыль встречается в незначительном количестве и имеются даже зоны, совсем не обитаемые им (Мордухай-Болтовской, 1955; Поддубная, 1958). Как выяснила А. И. Шилова (1958), распределение мотыля в водохранилище определяется в основном условиями питания его личинок. Поэтому изучение питания мотыля приобретает особо важное значение.

Мы начали изучение питания мотыля с анализа содержимого его кишечника из различных районов водохранилища. С этой целью были исследованы личинки во время майской бентосной съемки 1958 г.¹ и регулярно в период с ноября 1957 по ноябрь 1958 г. собирался материал с бывшего русла Волги на разрезе Борок—Коприно (ст. 1 стандартной бентосной съемки). На каждой станции исследовалось 3—5 личинок 4-го возраста размером 18—20 мм. Личинки вскрывались живыми сразу же после взятия пробы. Все содержимое кишечника размазывалось на площади 4—8 см² предметного стекла с добавлением 0.02—0.04% агаризованной ультрафильтрованной воды. Дальнейшая окраска 5% карболовым эритрозином позволила подсчитывать общее количество бактерий в кишечнике.²

Просмотр этих препаратов показал, что содержимое кишечника состоит из более или менее однородных частиц, которые можно дифференцировать на следующие группы: органические частицы, минеральные частицы, водоросли и бактерии. Процентное соотношение этих компонентов определялось на глаз в 30 полях зрения с наиболее характерным расположением частиц. Подобный просмотр принят в практике изучения состава торфа (Короткина, 1939) и при изучении питания рыб и беспозвоночных (Sadler, 1935; Стройкина, 1957; Смирнов, 1959).³ Подсчет бактерий производился в 20 полях зрения.

Рис. 1 и таблица дают представление об общей картине содержимого кишечника мотыля Рыбинского водохранилища. Бактерии в них встречались самые разнообразные. Ведущее место принадлежало коккам. Не-

¹ Короткий срок съемки (10 дней) позволил получить сравнимые результаты.

² При разработке методики учета бактерий и дальнейшем просмотре препаратов автор пользовался ценными указаниями С. И. Кузнецова, которому приносит свою глубокую благодарность.

³ Опыт просмотра одного препарата разными лицами убедил нас, что ошибка при подсчете не превышает 5%.

которую часть (до 10%) составляли палочки различных размеров. Иногда попадались микроорганизмы в виде извитых нитей или же в виде разветвленных палочек (нечто вроде микобактерий, по определению И. Н. Дзюбан). Довольно часто встречались и дрожжи. Но бактерии, как видно из таблицы и рис. 1, составляют лишь незначительную часть пищевого комка. В летний период их доля редко превышает 5%. Зимой она доходит до 25%. Но зимой вообще питается лишь небольшая часть личинок (20—30%), и кипечники у питающихся наполнены очень слабо, часто они содержат лишь несколько комочков (по 5-балльной шкале наполнение в этот период можно выразить как 0—1).

Сравнительно невелика и роль водорослей. На протяжении всего периода исследования в течение года на ст. 1 доля водорослей никогда не превышала 50%, составляя в среднем 20—30% (рис. 1). Сходную картину мы видим и в других участках водохранилища (см. таблицу), где лишь на одной станции водоросли составляли большую часть пищевого комка (78%). На всех остальных они не превышали 50%, а в среднем также 30%. Летом роль водорослей в питании мотыля возрастает (рис. 1). В их процентном содержании наблюдаются два подъема, совпадающих с пиками развития

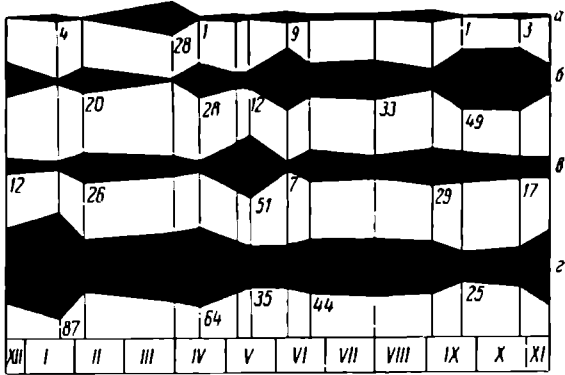


Рис. 1. Сезонные изменения компонентов содержимого кишечника *T. plumosus* на ст. 1.

Цифры обозначают процент отдельных компонентов от общего содержимого кишечника. а — бактерии; б — водоросли; в — минеральные частицы; г — органические частицы.

Состав содержимого кишечника *Tendipes plumosus* в различных районах водохранилища

Характер грунта	Бактерии, млн. лич.	Процентное содержание			
		органических частиц	минеральных частиц	водорослей	бактерий
Торфянистый ил { ст. 32	7.5	61	23	15	1
{ ст. 75	6.3	50	21	28	1
Закисленный песок					
а) сильно закисленный, ст. 28	17.5	56	32	10	2
б) незначительный наилот, ст. 17	5.3	44	20	35	1
в) закисленный { ст. 1	10.6	35	7	49	9
{ ст. 21	17.5	28	23	47	2
Песок					
а) с глиной, ст. 47	9.9	23	12	64	1
б) с грунтом переходного типа, ст. 60	7.0	20	1	78	1
Сапропелевый ил, ст. 4	13.5	32	36	30	2
Сапропелевый ил с примесью торфяных частиц, ст. 2а	10.8	43	27	29	1

Melosira в толще воды. Мелозира обнаружена во всех кишечниках вскрытых личинок. Около 90% всех водорослей приходится на ее долю. Второе место занимает *Asterionella*. Таким образом, водоросли представлены в основном диатомовыми. В некоторые периоды (в сентябре) встречались сине-зеленые, преимущественно *Microcystis*, иногда *Aphanizomenon*. *Scenedesmus* попадался почти всегда, но в совершенно ничтожном количестве.

Основную массу пищевого комка составляли органические и минеральные частицы, первые в среднем 40%, а вторые — 30%. Органические частицы преобладали в зимний период (58—87%), доля минеральных частиц была высока в майских сборах (43—51%), что, вероятно, связано с паводком. В основном же сезонные изменения незначительны и касаются главным образом количества водорослей и бактерий.

Органические частицы отличаются от минеральных непрозрачностью и более темной окраской. Их происхождение определить трудно, но они составляют основную массу детрита. Кроме них, в детрит, вероятно, входят и бактерии, и остатки водорослей.

Таким образом, в составе пищи *T. plumosus* в Рыбинском водохранилище преобладает детрит.

В других водоемах картина содержимого кишечника может быть иной. В сборах Н. Д. Бородич (1956) из небольших прудов Тимирязевского парка неоформленные частицы составляли лишь незначительную часть пищевого комка мотыля, и поэтому она ограничивалась учетом только водорослей. По данным А. С. Константинова (1958), в прудах рыбхоза «Тепловка» Саратовской области на долю грунта и детрита в кишечниках мотыля (по весу) приходится 51%, на долю водорослей — 20% — цифры, более близкие к нашим. Наряду с растительной пищей в кишечниках этих мотылей «регулярно и в заметных количествах встречается животная» (частота встречаемости ветвистоусых 33%, их значение по весу — 8%), причем рачки передко с признаками жизни, что, по утверждению автора, «говорит об активном захвате их личинками». На этом основании А. С. Константинов относит личинок *p. Tendipes* к формам всеядным. По данным наших вскрытий, в Рыбинском водохранилище мотыль не питается животной пищей. Возможно, Сэдлер (Sadler, 1935) был прав, говоря, что остатки животных, найденные в кишечниках *Tendipes tentans*, были взяты с материалом, на котором личинки питались, и не свидетельствуют о тенденции к хищничеству. По-видимому, справедливо и его утверждение, что «местообитание личинок определяет разнообразие состава пищи, но там, где водоросли имеются в достаточных количествах, они составляют большую часть пищи».

В различных биотопах Рыбинского водохранилища процентное соотношение отдельных компонентов весьма различно (см. таблицу). Процент минеральных частиц у личинок со всех грунтов в большинстве случаев колеблется в незначительных пределах — от 20 до 36, но на отдельных станциях бывает значительно меньшим (ст. 1, 60, 47). Доля водорослей колеблется у личинок на разных станциях от 10 до 78%, органических частиц — от 20 до 61%. По всей вероятности, в большой степени это зависит от их количества в грунте и придонном слое воды.

Самая большая доля органических частиц в кишечнике обнаружена у личинок с торфянистого ила (50—61%), на заиленных песках 28—56%, в среднем 40%, на незаиленных песках еще меньше — 20—23%. Но органические частицы разных грунтов, очевидно, отличаются друг от друга и поэтому по большому или меньшему процентному содержанию их у личинок еще нельзя судить об их значении. Органические частицы торфяни-

стых грунтов плохо усвояемы. Их большой процент в кишечниках в соединении с неусвояемыми минеральными частицами свидетельствует о плохих условиях питания личинок.

Полученные данные об общем количестве бактерий в кишечниках могут расцениваться только как предварительные. Общее число бактерий в одном кишечнике колеблется от 300 тыс. зимой у почти не питающихся личинок до 32 млн (у отдельных особей) летом, в период интенсивного питания. Ясно видно возрастание количества бактерий к лету (рис. 2). Это, видимо, связано как с общим увеличением их в грунте, так и с более интенсивным поглощением пищи мотылем. Об интенсивности его питания можно судить по наполнению кишечника, которое в этот период было максимальным (5 по 5-балльной шкале). Вообще от зимы к лету степень наполнения кишечника постепенно возрастает. Зимой личинки почти не питаются и степень наполнения кишечника, как уже отмечалось, не превышает 0—1, весной в начале питания она возрастает до 3 и 3—4, а в летние месяцы достигает 5.

В разных биотопах водохранилища количество бактерий в кишечниках различно: от 5 до 18 млн (см. таблицу). Наибольшее количество их наблюдается у личинок с заиленного песка (ст. 28, 21 — 17.5 млн); чем

меньше заилен песок, тем меньше и бактерий. На песке с незначительным наплком их совсем мало (5.3 млн). Невелико количество бактерий у личинок с торфянистого ила (ст. 32, 75 — 6.3 и 7.5 млн) и с других илов, содержащих примесь торфяных частиц.

Так, на ст. 4 на сапропелевом иле количество бактерий довольно велико (13.5 млн), на ст. 2а, где к этому илу примешиваются торфяные частицы, их уже меньше, и еще меньше на ст. 60 (7 млн).

Несмотря на огромные абсолютные количества бактерий в кишечниках, доля их в общем содержимом незначительна. Если судить по процентному соотношению различных компонентов, то основную роль в питании мотыля в Рыбинском водохранилище играет детрит. Однако в литературе имеются убедительные данные, свидетельствующие о важной роли бактерий в питании личинок тендипедид (Горбунов, 1946; Родина, 1949). Для того чтобы выяснить, какие из компонентов потребляемой пищи имеют наибольшее значение для нормального питания и развития мотыля, необходимо изучить их усвоение экспериментальным путем.

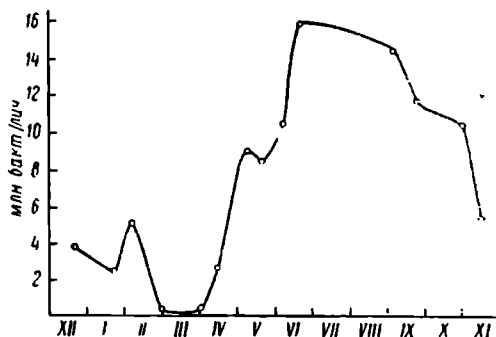


Рис. 2. Количество бактерий в кишечниках *T. plumosus* (ст. 1).

ЛИТЕРАТУРА

- Б о р о д и ч Н. Д. 1956. О питании личинок *Chironomus f. l. plumosus* и о зимовке их в грунтах спущенных рыбоводных прудов. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. VII.
- Г о р б у н о в К. В. 1946. Целлюлозные бактерии как звено в пищевой цепи пресных водоемов. Микробиология, т. 15, вып. 2.
- К о н с т а н т и н о в А. С. 1958. Биология хирономид и их разведение. Тр. Саратовск. отд. ВНИОРХ, т. 5.

- К о р о т к и н а М. Я. 1939. Ботанический анализ торфа. Тр. Центр. торф. опытн. ст., т. VI. Методы исследования торфяных болот, ч. II.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1955. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 2.
- П о д д у б н а я Т. Л. 1958. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953—1955 гг. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3.
- Р о д и н а А. Г. 1949. Роль бактерий в питании личинок тендипедид. ДАН СССР, т. LXVII, № 6.
- С м и р н о в Н. Н. 1960. О приближенном количественном исследовании состава пищи водных беспозвоночных при вскрытиях. Бюлл. Инст. биол. водохр., № 5.
- С т р о й к и н а В. Г. 1957. Питание гаммарусов в озере Севан. Тр. Севанск. гидро-биол. ст., т. XV.
- Ш и л о в а А. И. 1958. Материалы по биологии мотыля (*Tendipes Mg.*) Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3.
- S a d l e r. 1935. Biology of the midge *Chironomus tentans* Fabr. and methods for its propagation. Cornell Univ. Agricult. Exp. St. Memoirs, 173.
-

А. В. Монаков и Ю. И. Сорокин

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ДАННЫЕ О ПИТАНИИ ДАФИЙ

Изучение особенностей питания водных организмов входит в задачи современной гидробиологии. В связи с этим в последнее время появилось много работ по питанию морских и пресноводных каланид (Gauld, 1951; Кожова, 1953; Беклемишев, 1954, 1955; Marshall a. Orr, 1955; Nauwerck, 1959, и др.).

Питание пресноводных ветвистоусых изучалось в различных аспектах. Подвергался исследованию механизм питания фильтраторов, скорость фильтрации, избирательное потребление различных кормов и т. д. (Скадовский, 1941; Гаевская, 1945, 1949; Васильева, 1953; Ryther, 1954; Сушня, 1958а, 1958б, 1959; Richman, 1958; Беляцкая, 1959). Внедрение в практику гидробиологических исследований изотопных методов позволило с большей точностью разрешить вопросы качественной и количественной стороны питания фильтраторов (Родина и Трошин, 1954; Родина, 1957; Сорокин и Мешков, 1958; Монаков и Сорокин, 1959а; Marshall a. Orr, 1955; Nauwerck, 1959).

Наши исследования были направлены главным образом на выяснение оптимальных для питания дафний (*Daphnia longispina* и *D. pulex*), концентраций бактерий и водорослей. Одновременно ставились эксперименты по определению скорости фильтрации, величины суточного потребления и усвоения корма при различных концентрациях пищевых частиц. Все эти задачи решались с применением радиоуглерода C^{14} . Работа производилась летом 1959 г. на полевой базе, созданной в Черемшанском заливе Куйбышевского водохранилища.

МЕТОДИКА

Применявшаяся нами радиоуглеродная методика подробно описана в работе Л. М. Маловицкой и Ю. И. Сорокина (1961), поэтому здесь мы излагаем ее лишь в общих чертах.

В качестве корма использовались протококковые водоросли *Chlorella*, средний объем клеток которых был равен $125 \mu^3$, а также водородные бактерии *Hydrogenomonas flava* из сем. *Pseudomonadaceae*. Средний объем их клеток был равен $0.8 \mu^3$. Водоросли метились C^{14} в культурах в процессе фотосинтеза, при усвоении ими меченой углекислоты. Водородные бактерии метились, усваивая радиоактивную углекислоту при хемосинтезе.

Опыты ставились с естественной водой, профильтрованной через «предварительные» мембранные фильтры. В опытах с бактериями вода очищалась от микрофлоры фильтрацией через мембранный фильтр № 4, задерживающий бактерии.

Высокая чувствительность радиоуглеродного метода позволяла ставить кратковременные опыты, продолжительностью 2—4—6 часов, что гарантировало хорошее физиологическое состояние животных во время эксперимента.

Количество корма, усвоенного за время опыта (Cy), рассчитывалось по формуле:

$$Cy = \frac{r \cdot Cr \cdot 24}{t} \gamma C / 1 \text{ экз./сутки,}$$

где r — радиоактивность 1 рачка с поправкой на адсорбцию и самопоглощение; Cr — количество органического вещества в γC , приходящееся на 1 импульс его активности, t — время опыта в часах (Монаков и Сорокин, 1959а, 1959б).

Об интенсивности питания мы судили по величине суточного возобновления веществ тела рачков за счет усвоения ими меченого корма. В сущности эта величина, выраженная в процентах, соответствует индексу усвоения (отношение веса усвоенного корма к весу тела рачка). Так она и будет именоваться в дальнейшем.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ РАЗМЕРОВ ПОТЕРИ УСВОЕННОГО РАЧКАМИ C^{14} В ПРОЦЕССЕ ДЫХАНИЯ И ВЫДЕЛЕНИЯ

При определении количества корма, усвоенного рачками за сутки (Cy), и индекса усвоения (P) по приведенной выше формуле не учитываются потери C^{14} в процессе дыхания и выделения. С тем чтобы определить размеры допускаемой за счет этого ошибки, были поставлены специальные опыты. Дафнии в количестве до 1000 особей помещались в аквариумы и кормились мечеными водорослями или бактериями в течение разных промежутков времени — от 12 часов до 7 суток. Затем рачки отмывались от радиоактивной взвеси и помещались в фильтрованную воду на 2—3 часа для освобождения их кишечника от остатков меченого корма. После этого часть рачков (70—100 особей) переносилась на препараты (по 10 особей на препарат) и под счетчиком определялась их исходная радиоактивность. Остальная масса дафний отсаживалась в просторный аквариум и подкармливалась неактивными водорослями, что обеспечивало нормальный уровень обмена. Из этой партии рачков каждые последующие сутки отбиралось по 70 особей, которые также переносились на препараты для определения их радиоактивности. Размеры потерь C^{14} за счет дыхания и выделения дафний можно было учесть по разности радиоактивности рачков в начале и в конце опыта.

Определения показали, что рачки, метившиеся от 0.5 до 3 суток, за первые сутки инкубации в присутствии неактивного корма теряют 14—16% C^{14} (табл. 1). У рачков, метившихся в течение 7 суток, потери возрастают до 25—36%. Это, очевидно, связано с тем, что при продолжительном сроке мечения большая часть тела рачков замещается веществом, содержащим C^{14} , и дыхание в значительной степени идет за счет меченого материала. На вторые сутки инкубации потери C^{14} несколько снижаются вследствие разведения метки в теле рачков за счет поступления немеченого органического вещества (табл. 1).

Результаты этих опытов показывают, что потери C^{14} на дыхание и выделение в кратковременных опытах по изучению питания планктонных рачков не вносят существенной ошибки в получающиеся при этом величины

Cy и *P*. Для более точных расчетов этих величин, при сведении баланса обмена, следует вносить поправку на потери C^{14} , которая, согласно приведенным данным, для кратковременного опыта равна 14%.

Таблица 1

Потери C^{14} за счет дыхания и выделения *D. pulex*

№ опыта	Продолжительность мечения, в сутках	Радиоактивность 1 экз.			Процент падения метки	
		начальная	на 1-е сутки	на 2-е сутки	на 1-е сутки	на 2-е сутки
1 {	1	167.9	143.4	126.2	14.6	12
	3	376.1	312.2	—	17.0	—
	7	846.6	535.3	—	36.8	—
2 {	0.5	305.4	256.6	254.4	16.0	0.9
	1	356.2	305.4	278.2	14.0	9.0
	3	650.0	562.0	532.5	13.6	5.3
	7	937.4	714.4	—	23.8	—

ВЛИЯНИЕ КОНЦЕНТРАЦИИ ПИЩИ НА СТЕПЕНЬ ЕЕ УСВОЕНИЯ

Выяснение концентраций бактерио- и фитопланктона, при которых животные фильтраторы находят оптимальные условия питания, необходимо для выявления факторов динамики численности водных беспозвоночных. Данные, полученные на основании наблюдений в природе, не всегда дают четкие результаты. При постановке длительных опытов (когда показателями оптимальных условий служат плодовитость, темп роста, продолжительность развития и т. д.) неизбежно возникает ряд трудностей прежде всего методического характера, например, поддержание в течение длительного времени определенной концентрации пищевых объектов. С другой стороны, помещая животных в сосуд с определенной концентрацией корма, следует учитывать, что, если данная концентрация пищи в настоящий момент обеспечивает их нормальную жизнедеятельность, то через несколько дней в результате роста и развития, они будут нуждаться в совершенно других условиях содержания.

Концентрацию пищи, обеспечивающую нормальное питание животных различных возрастных групп, можно установить в кратковременных опытах путем определения индекса усвоения корма. Очевидно, что максимальная величина этого индекса должна соответствовать оптимальным условиям питания.

Мы провели несколько серий кратковременных опытов по выяснению оптимальных концентраций водорослей и бактерий. Опыты ставились в колбах емкостью от 0.2 до 1 литра. Объем воды, приходящийся на одного рачка в опытах с низкими концентрациями корма, составлял 25—30 мл. Вода для опытов бралась из водоема и профильтровывалась вначале через плотный бумажный фильтр, а затем через мембранный фильтр № 4, задерживающий все частицы пищи, которые могли содержаться в исходной воде. В серию колб, заполненных водой, подсаживались отловленные из водоема рачки, предварительно выдержанные в течение часа в фильтрованной воде. В опытные сосуды вносились разные объемы гомогенной

завеси меченых бактерий или водорослей с таким расчетом, чтобы их концентрация, выраженная в биомассе, колебалась в тех же пределах, которые встречаются в водоемах — от 0.1 до 30—60 г/м³. Опыты длились 6—7 часов.

В начале и в конце опыта из колб отбирались небольшие объемы воды и отфильтровывались на мембранных фильтрах для определения концентрации водорослей и бактерий. Подсчеты радиоактивности этих фильтров показали, что за время опыта концентрация корма почти не менялась.

Таблица 2

Зависимость между индексом усвоения и концентрацией бактерий у *D. longispina* (продолжительность опыта 7 часов; $Cr = 0.0267C$, $t = 15^\circ C$)

Концентрация бактерий		Число рачков в опыте	Радиоактивность 1 рачка с поправками	Усвоено организмом в % от радиоактивности в 1 мл опыта	Р % за сутки
млн кл/мл	г/м ³				
0.132	0.105	38	0.4	0.010	0.3
0.265	0.21	40	1.9	0.040	2.4
0.390	0.31	40	2.7	0.070	3.6
0.530	0.42	50	2.9	0.075	4.1
0.840	0.67	40	3.9	0.101	5.2
1.330	1.05	50	5.6	0.145	7.9
1.580	1.26	40	6.1	0.158	8.4
1.980	1.58	50	7.9	0.205	11.3
2.700	2.16	40	6.4	0.166	8.8
4.200	3.30	40	9.9	0.257	13.9
6.300	5.01	40	11.1	0.288	14.8
10.200	8.2	40	9.3	0.241	12.9
21.000	16.8	44	11.1	0.288	14.8
42.000	33.5	40	8.4	0.218	12.0
84.000	67.0	40	9.2	0.239	12.9

По окончании опыта рачки отлавливались, помещались на препараты и под счетчиком определялась их радиоактивность. В дальнейшем по приведенной выше формуле вычислялось количество усвоенного корма и индекс его усвоения.

Табл. 2 содержит результаты нескольких опытов со взрослыми особями *Daphnia longispina*. В качестве корма им предлагались водородные бактерии различных концентраций от 100 тыс. до 84 млн кл/мл. В последнем столбце таблицы приведены индексы усвоения (Р%).

При концентрации бактерий порядка 100 тыс. кл/мл дафнии почти не способны питаться. Индекс усвоения при такой концентрации в 40 раз ниже оптимального. С увеличением концентрации бактерий до 1 млн кл/мл индекс усвоения возрастает пропорционально росту концентрации и достигает 50% от оптимума. При численности бактериальных клеток 2—5 млн/мл величина Р достигает 12 % и продолжает колебаться в этих пределах, несмотря

на то, что концентрация бактерий продолжает возрастать. Отсюда оптимальными концентрациями бактерий для питания *Daphnia longispina* Куйбышевского водохранилища следует считать величины порядка 2—4 млн кл/мл. Именно такая численность клеток в 1 мл была характерна для Черемшанского залива Куйбышевского водохранилища в период проведения наших опытов.

В опытах, когда дафниям предлагались различные концентрации водорослей, рачки начинали их потреблять при концентрации ниже 1 тыс. кл/мл (табл. 3). С увеличением концентрации водорослей наблюдалось пропорциональное возрастание интенсивности питания до тех пор, пока биомасса клеток не достигала 1.73 г/м³. Дальнейшее увеличение концентрации вызвало лишь небольшое возрастание индекса усвоения. Таким образом, оптимальные условия для питания *Daphnia longispina* создаются начиная с биомассы протококковых водорослей 1.73 г/м³; для *Daphnia pulex* — при 1.6 г/м³ (табл. 4). Биомасса водорослей в Куйбышевском водохранилище в первые годы его существования была значи-

Таблица 3

Зависимость между индексом усвоения и концентрацией водорослей у *D. longispina* (продолжительность опыта 6 часов; $C_r = 0.00183 \gamma C$)

Концентрация водорослей		Число рачков в опыте	Радиоактивность 1 рачка с поправками	Усвоено органического вещества в ТС за время опыта	Р % за сутки
тыс. кл/1 мл	г/м ³				
0.45	0.051	40	11.3	0.020	1.2
1.7	0.153	40	31.5	0.056	3.6
1.83	0.231	40	42.8	0.077	4.8
3.01	0.37	36	62.3	0.112	7.2
7.8	0.97	36	88.9	0.160	10.0
13.9	1.73	39	130.1	0.234	14.8
22.2	2.75	40	149.1	0.268	17.2
36.0	4.49	40	150.6	0.271	17.2
58.0	7.2	40	171.4	0.308	19.6
156.0	19.6	40	184.5	0.332	21.2

Таблица 4

Зависимость между индексом усвоения и концентрацией водорослей у *D. pulch* (продолжительность опыта 7 часов; $C_r = 0.00315 \gamma C$)

Концентрация водорослей		Число рачков в опыте	Радиоактивность 1 рачка с поправками	Усвоено органического вещества в ТС за время опыта	Р % за сутки
тыс. кл/1 мл	г/м ³				
0.41	0.05	30	15.2	0.047	0.4
1.55	0.20	28	53.7	0.166	3.3
3.15	0.38	30	107.5	0.333	6.7
5.70	0.71	30	186.7	0.578	12.2
6.60	0.81	30	172.8	0.535	11.2
13.0	1.62	29	374.4	1.160	24.4
22.20	2.74	30	388.4	1.204	25.6
25.9	3.25	30	312.9	0.969	20.4
34.6	4.36	30	368.3	1.141	24.2
61.2	7.70	29	392.5	1.216	25.9
78.1	9.70	30	369.8	1.146	24.2
103.0	13.20	30	368.8	1.143	24.2

тельно выше этой величины и колебалась в пределах 3—7 г/м³. Однако ее основную массу составляли малоценные в пищевом отношении синезеленые водоросли *Aphanizomenon*, *Microcystis* и крупные диатомовые.

СКОРОСТЬ ФИЛЬТРАЦИИ И ВЕЛИЧИНА СУТОЧНОГО ПОТРЕБЛЕНИЯ КОРМА

Под скоростью фильтрации у планктонных животных следует понимать объем воды, освобожденный от пищи (водоросли, бактерии) за определенный промежуток времени (Gauld, 1951; Сущеня, 1958а). Скорость фильтрации можно рассчитать, определив изменение концентрации пищевых частиц в присутствии фильтраторов. Изменение концентрации учитывается либо методом прямого счета пищевых объектов на фильтрах или в счетной камере, либо при применении радиоизотопного метода — подсчетом радиоактивности кормовой взвеси в начале и в конце опыта (Marshall a. Ogg, 1955; Nauwerk, 1959; Маловицкая и Сорокин, 1961).

Скорость фильтрации и ее зависимость от концентрации пищи изучались многими авторами, однако их взгляды по этим вопросам расходятся. Одни (Fuller, 1937; Fleming, 1939; Gauld, 1951; Richman, 1958; Беклемишев, 1955) считают, что скорость фильтрации не зависит от концентрации водорослей. В других работах мы встречаем данные, указывающие на обратную зависимость между скоростью фильтрации и концентрацией клеток водорослей (Ryther, 1954; Сущеня, 1958а). Таким образом, исследования по этому вопросу с применением более надежной радиоуглеродной методики были особенно желательны.

В своих опытах мы применяли колбы объемом от 50 до 500 мл, которые заполнялись водой, взятой из водоема и предварительно профильтрованной через мембранный фильтр. В колбы вносилось определенное количество взвеси меченых C^{14} клеток хлорококка или водородных бактерий. В опытах с водорослями их концентрация в разных колбах колебалась в пределах

от 2.4 до 116 тыс. кл/мл (в пересчете на биомассу от 0.3 до 14.3 г/м³). При кормлении дафний культурой бактерий применялись концентрации от 2.4 до 79.0 млн кл/мл. Концентрации водорослей и бактерий брались также близкие к максимальному и минимальному количеству их в водоеме. Продолжительность опытов с водорослевым кормом составляла 4 часа, с бактериальным — 12 часов. В начале и в конце опыта для определения радиоактивности корма из сосудов отбирались определенные объемы воды и профильтровывались через мембранный фильтр № 5. В конце опыта отлавливались все рачки, которые в дальнейшем использовались для определения величины усвоения (C_y). Скорость фильтрации рассчитывалась по формуле Голда (Gauld, 1951)

$$F = V \cdot \frac{\lg C_0 - \lg C_t}{\lg e} \text{ см}^3/\text{1 экз.},$$

где V — объем воды, приходящийся на 1 рачка в см³; C_0 — радиоактивность 1 мл кормовой взвеси в начале опыта; C_t — радиоактивность 1 мл взвеси в конце опыта с поправками на убыль радиоактивности за счет осаждения и дыхания водорослей или бактерий.

Зная снижение радиоактивности за время опыта, можно рассчитать величину суточного потребления корма (R), выраженную в γ углерода органического вещества, по формуле

$$R = \frac{C_0 - C_t \cdot V \cdot Cr \cdot 24}{t} \gamma C/\text{1 экз.},$$

где Cr — количество органического вещества в γC , приходящееся на 1 импульс активности; V — объем воды на одного рачка в см³; t — время опыта.

Определение радиоактивности рачков на высушенных препаратах позволило рассчитать количество корма, усвоенного за время опыта (C_y).

Вычислив отношение усвоенного корма к потребленному ($\frac{C_y}{R}$), мы получали коэффициент его использования (в %).

Результаты опытов показали, что скорость фильтрации у обоих видов дафний обратно пропорциональна концентрации водорослей (табл. 5—7). Ее максимальная величина (64 мл экз./сутки) наблюдалась при минимальной концентрации клеток водорослей (табл. 5). При концентрации водорослей от 2 до 7 г/м³ (в пересчете на биомассу), близкой к их концентрации в Куйбышевском водохранилище, скорость фильтрации у обоих видов рачков колеблется от 4 до 15 мл экз./сутки (табл. 5—7). При сравнении скорости фильтрации у *D. pulex* двух размерных групп оказалось, что у более мелких особей эта величина значительно ниже в расчете как на 1 экз., так и на 1 мг сухого веса. Так, например, при концентрации клеток водорослей в 15—16 тыс./мл (табл. 5) скорость фильтрации у дафний размером 1.7—1.9 мм в 5 раз выше, чем у дафний размером 1.1—1.2 мм, тогда как вес крупных особей всего в 2.5 раза превосходит вес мелких. Подобные данные получил и Ричман (Richman, 1958).

В опытах по питанию дафний бактериями скорость фильтрации также обратно пропорциональна концентрации клеток и колеблется от 0.2 до 5.4 мл экз./сутки (табл. 8). Ю. С. Беляцкая (1959) в опытах с *D. cucullata* при более низких концентрациях бактерий (850 тыс. кл/мл) получила скорость фильтрации в 30.8 мл экз./сутки.

Полученные нами величины скорости фильтрации близки к данным одних авторов и сильно отличаются от величин, приводимых другими (табл. 9). В опытах с *D. pulex* близкие цифры получены Ричманом (Richman, 1958), в опытах с *D. longispina* — Науверком (Nauwerck, 1959). И тот,

Таблица 5

Зависимость между скоростью фильтрации, усвоением, величиной суточного рациона и концентрацией водорослей у *D. pulex* (*t* воды опыта — 15°; продолжительность опыта — 4 часа; содержание углерода в 1 экв. дафнии размером 1.7—1.9 мм — 16 γ, размером 1.1—1.2 мм — 6.7 γ; *Cr* в опыте с крупными дафниями — 0.00315 γ, с мелкими — 0.0049 γ)

Размер рачков, в мм	Концентрация водорослей		Число рачков в опыте	Объем воды на 1 рачка, в мл	Радиоактивность 1 рачка, в импр/мин.	Усвоено органического вещества в 1 сутки с поправкой на дыхание (C _u)	Радиоактивность водорослей, импр/мин.		Скорость фильтрации, в мл/сутки	Радиоактивность водорослей, потребленных 1 рачком за время опыта	Суточный рацион		
	тыс. кл/л мл	г/м ³					начальная	конечная			в 1С	в % от веса тела	коэффициент использования, в %
1.7—1.9	2.4	0.3	42	9.5	76.0	1.63	40.6	13.0	64.0	262	4.9	30.6	33.2
	6.3	0.79	42	4.7	131.8	2.84	117.7	50.4	24.0	317	6.0	37.5	47.5
	15.4	1.92	41	2.4	181.4	3.90	290.0	97.0	15.8	463	8.8	55.0	44.2
	33.0	4.12	46	2.1	198.8	4.27	620.0	292.0	9.5	690	13.1	81.0	32.6
	53.0	6.6	41	1.2	189.5	4.08	1022.0	480.2	5.4	642	12.2	76.0	33.5
	116.0	14.3	50	1.0	167.6	3.60	2190.0	1332.4	3.0	1058	20.2	126.0	17.8
1.1—1.2	9.4	1.1	80	2.5	5.8	0.18	77.0	50.9	6.3	65.1	1.91	28.5	9.4
	16.0	2.0	80	1.2	12.2	0.40	240.4	158.6	3.1	98.0	2.88	43.0	13.9
	43.0	5.3	82	0.6	19.4	0.65	456.6	283.8	1.68	162.0	4.75	71.0	13.7
	78.0	9.7	81	0.6	21.5	0.72	972.1	489.2	2.4	288.0	8.41	126.0	8.56

Таблица 6

Зависимость между скоростью фильтрации, усвоением, величиной суточного рациона и концентрацией водорослей у *D. longispina* (*Cr* = 0.0049; *t* опыта — 15°; продолжительность опыта 4 часа)

Концентрация водорослей		Число рачков в опыте	Объем воды на 1 рачка, в мл	Радиоактивность 1 рачка, в импр/мин	Усвоено органического вещества в 1 сутки с поправкой на дыхание (C _u)	Радиоактивность водорослей, в импр/мин		Скорость фильтрации, в мл/сутки	Радиоактивность водорослей, потребленных 1 рачком за время опыта	Суточный рацион		
тыс. кл/мл	г/м ³					начальная	конечная			в 1С	в % от веса тела	коэффициент использования, в %
8.4	1.2	43	4.6	29.8	1.0	75.1	45.0	14.0	139	4.08	66.0	24.5
25.0	3.1	48	2.0	34.8	1.18	226.5	125.9	7.0	212	6.20	100.0	19.0
59.0	7.4	46	1.0	44.8	1.5	622.8	310.2	4.1	312	9.20	149.0	16.3
92.0	11.2	48	1.0	35.4	1.2	1096.6	681.4	2.88	414	12.20	197.0	9.8

и другой использовали концентрации водорослей, близкие к тем, с какими имели дело мы. Другие авторы (Скадовский, 1941; Сущеня, 1958а; Ryther, 1954) брали очень высокие концентрации водорослей, редко встречающиеся в водоемах (табл. 9), и получили при этом скорости фильтрации, значительно более высокие, чем установленные нами при тех же или даже более низких концентрациях корма. Наиболее достоверными величинами скорости фильтрации следует считать те, которые наблюдались при концентрациях водорослей от 0.01 до 0.15 млн кл/мл. При таких концентрациях водорослей Л. М. Сущеня (1958а) нашел, что для рачков *Bosmina longirostris*

Таблица 7

Зависимость между скоростью фильтрации и концентрацией водорослей у *D. longispina* (*t* воды опыта — 15°; продолжительность опыта — 2 часа)

Концентрация водорослей		Число рачков в опыте	Объем воды на 1 рачка, в мл	Радиоактивность водорослей, в шпр/мл		Скорость фильтрации, в мл/сутки
тыс. кл/мл	г/м³			начальная	конечная	
5.5	0.69	16	3.7	109.3	75.1	16.7
10.8	1.35	17	2.9	199.6	121.7	17.2
22.5	2.8	16	2.5	448.6	356.3	7.05
42.1	5.2	18	1.6	837.3	687.1	3.7

Таблица 8

Зависимость между скоростью фильтрации у *D. longispina* и концентрацией бактерий (*t* воды опыта — 15°; продолжительность опыта — 12 часов)

Концентрация бактерий		Число рачков в опыте	Объем воды на 1 рачка, в мл	Радиоактивность бактерий, в шпр/мин.		Скорость фильтрации, в мл/сутки	Радиоактивность бактерий, потребляемых 1 рачком за сутки	Суточный рацион	
млн кл/1 мл	г/м³			начальная	конечная			в %	в % от веса тела
2.4	1.9	40	5.0	19.6	8.8	5.4	108	5.6	91.0
4.8	3.9	40	2.5	40.0	15.1	4.05	224	11.4	184.0
9.6	7.7	40	2.5	41.9	20.7	2.8	106	5.5	89.0
79.0	63.0	40	0.7	474.0	408.0	0.2	141	7.3	118.0

gispina и *Diaphanosoma brachyurum* скорость фильтрации колеблется от 2.3 до 9.8 мл/сутки. Эти величины близки к полученным нами в опытах с дафниями.

Как уже отмечалось, на основании полученных цифр можно вычислить размер суточного потребления корма и коэффициент его использования (табл. 5 и 6). Мы можем проследить изменение этих величин в зависимости от концентрации водорослей и скорости фильтрации рачков. Суточный рацион в процентах от веса тела колеблется от 30.6 до 126% для *D. pulex* и от 66 до 197% для *D. longispina*. Приведенные цифры во много раз выше тех, которые приводит Сущеня (19586, 1959) — 2.4—6.4% у *D. magna* и 17.4% у *D. longispina*. По Г. А. Васильевой (1953), суточный рацион у *D. pulex* колеблется от 6.5 до 315%.

Если мы проследим, как изменяется в наших опытах величина суточного потребления корма в зависимости от концентрации водорослей, то окажется, что с увеличением концентрации хлорококка от 2.4 до 116 тыс. кл/мл суточный рацион *D. pulex* возрастает от 30.6 до 126% (табл. 5). То же самое происходит и в опытах с *D. longispina* (табл. 6). Однако возрастанию величины суточного потребления происходит непропорционально увеличению концентрации водорослей. Так, в опытах с *D. pulex* (табл. 5) концентрация водорослей увеличилась почти в 50 раз, а суточный рацион в 4 раза;

Т а б л и ц а 9

Данные по скорости фильтрации у дафний

Вид рачка	Вид корма	Концентрация, в млн кл/мл	Скорость фильтрации, в мл анз./сутки	Автор
D. pulex	Scenedesmus	1—2	10.7	Скадовский, 1941
	Chlamydomonas	0.025—0.1	5.1—4.8	Richman, 1958
	Chlorococcus	0.033—0.1	9.5—3.0	Наши данные
	Scenedesmus	0.4—3.0	0.8—0.4	Васильева, 1953; Сущеня, 1958а, 1958б
D. magna	Chlorella	0.4—2.3	7.2—3.3	Сущеня, 1958б
	»	0.1—0.5	72—24	Ryther, 1954
D. longispina	Естественный фитопланктон	0.2—4.5		Nauwerck, 1959
	Chlorococcus	0.025—0.092	7.0—2.8	Наши данные

в опытах с *D. longispina* (табл. 6) концентрация корма возросла более чем в 10 раз, а суточный рацион — в 3 раза.

Таким образом, с повышением концентрации водорослей суточный рацион рачков возрастает. Посмотрим, что происходит при этом с усвоением корма. Оказывается, что величина его достигает своего максимального значения при концентрациях водорослей, близких к естественным, а затем начинает колебаться в незначительных пределах. Дальнейшее увеличение концентрации пищи и суточного рациона не сопровождаются ростом количества усвоенного корма (Cy). Следствием этого является падение коэффициента использования (табл. 5, 6).

Приведенные данные показывают, что фильтраторы несомненно обладают приспособлениями, регулирующими интенсивность фильтрации в зависимости от концентрации пищи. Биологический смысл такого приспособления очевиден: при большей концентрации пищи животные снижают скорость фильтрации и уменьшают затраты энергии на добывание необходимого количества корма. Это приспособление наиболее эффективно действует, как это и следует ожидать, в пределах тех концентраций пищи, с которыми животным приходится сталкиваться в водоеме, в нашем случае не выше 8 г/м^3 (в пересчете на биомассу). При дальнейшем повышении концентрации пищи выше этого предела механизм, регулирующий работу фильтрационного аппарата, оказывается недостаточно приспособленным для выполнения своей функции. Снижение скорости фильтрации приостанавливается, рацион продолжает возрастать, но его рост идет не за счет увеличения усвоения (Cy), как при более низких концентрациях, а за счет падения коэффициента использования.

При необычно высоких концентрациях водорослей, к которым дафнии не приспособлены, рачки не могут снизить скорость фильтрации до такого низкого уровня, который обеспечил бы им захватывание количества пищи, соответствующего нормальному рациону (около 100% от веса тела). В этих условиях начинается «избыточное» потребление — увеличение рациона за счет снижения коэффициента использования пищи. Рачки не успевают переваривать избыток корма. Таким образом, в пределах концентрации пищи, близкой к естественной, животные обладают приспособ-

лением, позволяющим им избежать избыточного потребления корма. Это достигается снижением скорости фильтрации.

Величина «избыточного» питания равна приросту рациона от его уровня (принимаемого за 100%), характерного для оптимальной концентрации корма, которой соответствует наибольший индекс усвоения.

Таким образом, избыточное питание у фильтраторов существует, но в естественных условиях оно проявляется, по-видимому, крайне редко и не играет большой роли, поскольку в пределах нормальных концентраций пищи рачки способны регулировать величину потребления корма, изменяя скорость фильтрации. Аналогичную точку зрения высказывает и Л. М. Суценья (1958а).

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

1. В кратковременных опытах потери усвоенного дафниями C^{14} за счет дыхания и выделения невелики и составляют в среднем 10—14%.

2. Оптимальные условия для питания дафний создаются при биомассе протококковых водорослей 1.6—1.7 г/м³ и при численности бактерий 1.9 млн кл/мл. Снижение концентрации пищевых частиц приводит к ухудшению условий питания.

3. Скорость фильтрации у дафний обратно пропорциональна концентрации водорослей и бактерий и в оптимальных условиях питания составляет 4.1—9.5 мл экз./сутки. Суточный рацион возрастал с увеличением концентрации водорослей и колебался от 30 до 197% от веса тела рачка.

Однако его возрастание идет гораздо медленнее, чем увеличение концентрации водорослей. Коэффициент использования корма дафниями при оптимальной концентрации водорослей составлял 20—40% и снижался при повышении концентрации пищи.

4. У фильтраторов дафний имеется физиологический механизм, регулирующий фильтрацию при избыточно высоких концентрациях корма.

ЛИТЕРАТУРА

- Б е к л е м и ш е в К. В. 1954. Питание некоторых массовых видов копепод в дальневосточных морях. Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 6.
- Б е к л е м и ш е в К. В. 1955. О влиянии выедания копеподами диатомей на ход численности последних на примере дальневосточных морей. Тр. Инст. океанол., т. XIII.
- Б е л я ц к а я Ю. С. 1959. Бактериопланктон озер Нарочь, Мясстро, Баторин и его значение в питании зоопланктона. Автореф. дисс., Белорусск. гос. ун-та, Минск.
- В а с и л ь е в а Г. А. 1953. Экология некоторых ветвистоусых как объекта разведения живого корма для рыб. Автореф. дисс., Мосрыбвуз, М.
- Г а е в с к а я Н. С. 1945. Опыт установления кормового коэффициента водорослевого корма для *Daphnia magna* в полевых условиях. Зоол. журн., т. XXIV, вып. 2.
- Г а е в с к а я Н. С. 1949. О пищевой селективности у животных фильтраторов. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. I.
- К о ж о в а О. М. 1953. Питание *Epischura baicalensis* на оз. Байкал. ДАН СССР, т. XV, вып. 2.
- М а л о в и ц к а я Л. М. и Ю. И. С о р о к и н. 1961. Экспериментальное исследование питания *Diaptomidae* (Crustacea, Copepoda) с помощью C^{14} . Настоящий сборник.
- М о н а к о в А. В. и Ю. И. С о р о к и н. 1959а. К вопросу об усвоении циклопами протококковых водорослей. Бюлл. Инст. биол. водохр., № 3.
- М о н а к о в А. В. и Ю. И. С о р о к и н. 1959б. Опыты изучения пищевого питания циклопов с помощью изотопной методики. ДАН СССР, т. 125, № 1.

- Родина А. Г. 1957. Возможность использования метода меченых атомов для решения вопроса о выборности пищи у водных животных. Зоол. журн., т. XXXVI, вып. 3.
- Родина А. Г. и А. С. Трошин. 1954. Применение меченых атомов в изучении питания водных животных. ДАН СССР, т. ХСVIII, № 2.
- Скадовский С. Н. 1941. Дафнии в качестве седиментаторов. Тр. Лабор. генезиса сапропеля, вып. 2, М.—Л.
- Сорокин Ю. И. и А. Н. Мешков. 1958. Применение радиоактивного углерода для определения усвояемости протококковых водорослей мотылями *Tendipes plumosus*. ДАН СССР, т. 118, № 1.
- Суцень Л. М. 1958а. Зависимость скорости фильтрации у планктонных ракообразных от концентрации пищевых частиц. Тр. Биол. ст. на оз. Нарочь, № 1, Минск.
- Суцень Л. М. 1958б. Количественные данные о фильтрационном питании планктонных рачков. Научн. докл. высшей школы. Биол. науки, № 1, М.
- Суцень Л. М. 1959. Исследование пищевой избирательности у планктонных ракообразных. Научн. докл. высшей школы. Биол. науки, № 4, М.
- Fleming R. H. 1939. The control of diatom populations by grazing. Journ. Cons. Int. Expl. Mer, 14 (2).
- Fuller J. L. 1937. Feeding rate of *Calanus finmarchicus* in relation to environmental conditions. Biol. Bull., 72.
- Gauld D. T. 1951. The grazing rate of planctonic Copepods. Journ. Mar. Biol. Ass. Unit. Kingd., vol. 29, № 3.
- Marshall S. M. a. O. P. Orr. 1955. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VIII, Food uptake, assimilation and excretion in adult and stage V *Calanus*. Journ. Marine Biol. Assoc., vol. 34, № 3.
- Nauwerck A. 1959. Zur Bestimmung der Filtrierate limnischer Planctontiere. Arch. f. Hydrob. suppl. Bd. XXV, B. IV, H. 1.
- Richman S. 1958. The Transformation of Energy by *Daphnia pulex*. Ecological monographs, vol. 28, № 3.
- Ryther J. 1954. Inhibitory effects of phytoplankton upon the feeding of *Daphnia magna* with reference to growth, reproduction, and survival. Ecology, vol. 35, № 4.
-

Л. М. Маловицкая и Ю. И. Сорокин

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПИТАНИЯ *DIAPTOMUS*
(CRUSTACEA, COPEPODA) С ПОМОЩЬЮ C^{14}

ВВЕДЕНИЕ

Метод меченых атомов, открывающий большие возможности для изучения питания водных животных (Родина и Трошин, 1954; Сорокин, 1957; Сорокин и Мешков, 1958; Nauwerck, 1959), был применен нами для исследования питания *Diaptomus gracilis* Sars и *D. graciloides* Lill. Эти виды входят в пелагический комплекс копепод, характерный для водоемов северной части и севера средней части СССР (Рылов, 1927).

Питание пресноводных диаптомид изучено еще очень мало. Имеется большая литература по питанию морских Calanoida, сводка которой приводится в монографии Маршалла и Орра (Marshall a. Orr, 1955a) и в работах К. В. Беклемишева (1953, 1954, 1955). Согласно этим авторам, основной пищей морских Calanoida служат диатомовые водоросли. Имеются указания на то, что пресноводные каланиды также питаются преимущественно водорослями (Vetter, 1937; Fryer, 1954; Сушня, 1958a; Nauwerck, 1959). Некоторые авторы полагают, что каланиды могут потреблять и бактерий (Naumann, 1923; Родина, 1949; Беляцкая, 1959), по другим данным они являются лишь дополнительным источником питания (Кожова, 1953).

МЕТОДИКА

Опыты по изучению питания рачков с помощью C^{14} ставились по схеме А. В. Монакова и Ю. И. Сорокина (1959). В качестве корма испытывались протококковые, синезеленые и диатомовые водоросли, а также водород-окисляющие бактерии. Водоросли метились C^{14} выращиванием их на среде, в которую вносился радиоактивный карбонат. Протококковые и синезеленые водоросли выращивались и метились в культурах. Диатомовые использовались из естественной популяции во время их цветения в водохранилище. Автотрофные водородоокисляющие бактерии метились за счет хемосинтеза при росте их на твердом минеральном агаре, содержащем радиоактивный карбонат, в атмосфере, состоящей из смеси водорода с воздухом.

Опыты проводились на полевой базе в Черемшанском заливе Куйбышевского водохранилища в июне—августе 1959 г.

Рачки, выловленные в водохранилище, отсаживались по 20 шт. в сосуды, содержащие по 100 мл воды, взятой из водоема и профильтрованной через мембранный фильтр. Туда же добавлялась взвесь испытуемого меченого корма. Длительность опытов колебалась от 4 часов до 1 суток.

Параллельно для сравнения ставились опыты с *Daphnia longispina*. В конце опыта рачки отмывались от кормовой взвеси и отсаживались на 2—3 часа в неактивную среду для освобождения их кишечника от пищи. Затем они фиксировались, помещались на предметные стекла в каплю слабого раствора агара и равномерно распределялись по площади круга диаметром 2 см. Препараты подсушивались и под счетчиком на них определялась радиоактивность тел рачков. В качестве контроля на адсорбцию меченых водорослей и бактерий поверхностью тел рачков ставился параллельный опыт с фиксированными рачками. Количество усвоенного рачками вещества корма за сутки (Ca) рассчитывалось по следующей формуле

$$Ca = \frac{r \cdot Cr \cdot S \cdot 24}{t} \gamma C \text{ 1 экз./сутки,}$$

где r — радиоактивность 1 рачка за вычетом поправки на адсорбцию, в имп./мин.; Cr — количество органического вещества корма, в γC , приходящееся на 1 имп. радиоактивности; s — поправочный коэффициент на самопоглощение излучения в высушенных телах рачков — для *Diaptomus* $s=1.88$, для *Daphnia* $s=1.54$ (Сорокин, 1960); t — время опыта, в часах.

Для определения Cr анализировалась радиоактивность определенного объема корма, отфильтрованного мембранным фильтром диаметром 20 мм, и подсчитывалось содержание в нем органического углерода (мокрым сжиганием) (Сорокин, 1959).

Для определения интенсивности питания мы вычисляли процент суточного возобновления (P), равный процентному отношению количества усвоенного за сутки корма, выраженного в γC к среднему содержанию углерода в теле рачка. Это среднее, полученное мокрым сжиганием, было равно для диаптомусов 6.9 γ /экз., для дафний 6.2 γ /экз. Содержание углерода в телах науплиусов рассчитывалось из сырого веса их тел, найденного по таблицам Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1954). Переходные коэффициенты для пересчета биомассы на органический углерод и обратно были взяты из работы Кашинга и др. (Cushing a. oth., 1958).

ВЛИЯНИЕ ПОТЕРИ C^{14} ЗА СЧЕТ ДЫХАНИЯ И ВЫДЕЛЕНИЯ НА ВЕЛИЧИНЫ P И Ca

Рассчитывая величину P и Ca по степени радиоактивности рачков в конце опытов, мы не учитываем активности углерода органического вещества корма, ранее усвоенного, а затем выброшенного в виде CO_2 в процессе дыха-

ния и выделенного с конечными продуктами обмена. Для установления допускаемой при этом ошибки мы определили размеры потерь C^{14} , усвоенного рачками, на дыхание и выделение. Рачки метились в течение 3 суток скармливанием водорослей, содержащих C^{14} . После этого они отмывались от активной взвеси и помещались сначала в чистую воду для освобождения кишечника от корма, а затем в воду, содержащую неактивные водоросли, с тем, чтобы обеспечить питание и нормальный уровень обмена. Через каждые сутки 70—80 рачков отсаживались на стекла для

Таблица 1

Потери C^{14} диаптомусами в процессе дыхания		
Продолжительность опыта, в сут- ках	Количество рачков в опыте	Радиоактив- ность 1 рачка, в имп./мин.
Начало опыта	80	38.7
1	70	37.0
2	70	31.9
4	80	29.1

определения радиоактивности. Убыль радиоактивности являлась в данном случае показателем возможных размеров потерь C^{14} . Как видно из табл. 1, эти потери составляют у диатомид в среднем не более 10 % в сутки. Расчет потерь вещества на дыхание по величине потребления O_2 (Щербаков, 1935) дает близкую величину, около 11 %. Таким образом, величины Ca , вычисленные по приведенной выше формуле, а также P имеют вполне реальное значение.

УСВОЕНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ КОРМА

Известно, что водоросли служат важным компонентом пищи различных видов животных фильтраторов (Гаевская, 1941, 1945, 1953; Родина, 1948). Однако не все они в одинаковой степени могут потребляться и усваиваться последними. Относительно пищевой ценности водорослей в литературе имеются указания, что наиболее полноценным кормом для *Copepoda* являются диатомовые (Wesenberg-Lund, 1939; Беклемишев, 1954; Гейнрих, 1956). Синезеленые же водоросли считаются менее ценным компонентом пищи (Vetter, 1937).

В наших опытах в качестве корма были предложены следующие водоросли: синезеленые (*Aphanizomenon*), диатомовые (смесь *Melosira* и *Asterionella*) и протоккокковые (*Scenedesmus*).

Наиболее полноценным кормом для диапомусов оказались диатомовые и протоккокковые (табл. 2). Величина P при питании ими в опытах, где концентрация клеток была близкой к их концентрации в водоеме (5–6 г/м³ в пересчете на биомассу), составляет 6–7 %. Максимальная же величина P , отмечавшаяся в наших опытах при кормлении рачков протоккокковыми водорослями при большей их концентрации, составляла 10 %. У дафний при особо благоприятных условиях питания величина P достигала 20–25 %. Это свидетельствует о большей общей интенсивности питания и обмена у дафний, чем у диапомусов.

В опытах с диатомовыми разрыв между величиной P у дафний и диапомусов нивелировался вследствие того, что диатомовые, по-видимому, в меньшей степени потребляются дафниями, чем протоккокковые, и в то же время являются хорошим кормом для диапомусов.

При кормлении диапомусов синезелеными величина P снижается в 6–7 раз и составляет 1.3 %. Такая интенсивность питания явно недостаточна для нормальной жизнедеятельности рачков, и, следовательно, *Aphanizomenon* не может служить для них полноценной пищей.

В отличие от дафний диапомусы плохо потребляют пищу, находящуюся в осадке на дне сосуда. Об этом свидетельствуют результаты опыта с кормлением их водорослями, убитыми кипячением, быстро оседающими на дно. Дафнии в этих условиях питаются нормально, питание же диапомусов угнетается (табл. 2).

Опыты по выяснению способности диапомусов питаться бактериальным кормом велись в двух направлениях. С одной стороны, рачкам предлагались бактерии, дисперсно распределенные в воде, с тем, чтобы выяснить, способны ли они отфильтровывать столь мелкие частицы, как тела бактерий. Тем самым можно было бы решить, являются ли они тонкими или грубыми фильтраторами. С другой стороны, для выяснения способности диапомусов переваривать бактерии ставились опыты с бактериями, находящимися в виде пленок, что облегчало их отфильтровывание рачками. Такой корм был получен смыванием с минерального агара старых культур водородных бактерий. Взвесь, приготовленная из подобной культуры,

Интенсивность усвоения планктонными рачками различных видов корма

Вид корма	Концентрация корма		Вид рачка	Количество эвиземплуров в опыте	Общая радиоактивность в имп./мин.	Радиоактивность 1 рачка с поправкой на самопоглощение, в имп./мин.	Усвоено органического корма, в апа.	% суточного возобновления (P)
	клеток в 1 мл	г/мл ³						
Синезелень	7.9 · 10 ³	7.1	Daphnia longispina	16	818	75.9	0.66	10.3
			Diaptomus gracilis	14	127	10.7	0.094	1.3
			D. graciloides	12	65	10.0	0.087	1.1
Диатомовые	6.3 · 10 ³	6.9	Daphnia longispina	26	1019	58.0	0.44	7.0
			Diaptomus gracilis	18	630	62.1	0.47	6.8
			D. graciloides	13	416	55.1	0.42	6.0
Протококковые, живые	13 · 10 ³	5.6	Daphnia longispina	37	12949	532.0	1.02	16.4
			Diaptomus gracilis	23	3366	270.0	0.51	7.4
			D. graciloides	60	7752	240.0	0.46	6.7
Протококковые, убитые	13 · 10 ³	5.6	Daphnia longispina	32	8048	386.0	0.74	11.9
			Diaptomus gracilis	16	374	42.0	0.08	1.16
			D. graciloides	47	434	15.8	0.03	0.46
Бактерии, дисперсно распределенные	0.9 · 10 ⁶	1.1	Daphnia longispina	44	574	19.0	0.51	8.2
			Diaptomus gracilis	29	21	0.75	0.02	0.29
			D. graciloides	52	26	0.37	0.0097	0.14
Бактериальные пленки	5.4 · 10 ⁶	6.5	Daphnia longispina	45	1736	60.0	1.60	26.0
			Diaptomus gracilis	30	35	1.5	0.040	0.58
			D. graciloides	59	59	1.3	0.034	0.49
Инфузории, выращенные на взвеси бактерий	3.6 · 10 ⁶	4.3	Daphnia longispina	24	1074	68.5	1.37	22.2
			Diaptomus gracilis	20	107	10.1	0.2	2.9
			D. graciloides	54	309	10.6	0.2	2.9
	3.6 · 10 ⁶	1.6	Daphnia longispina	22	44	3.1	0.061	0.9
			Diaptomus gracilis	21	54	4.9	0.097	1.3
			D. graciloides	9	20	4.1	0.081	1.1

отстаивалась в пробирках, причем на дне пробирок скапливался осадок, состоящий из бактериальных пленок.

Результаты опытов (табл. 2) показывают, что диаптомусы неспособны, подобно дафниям, питаться дисперсно распределенными бактериями не только при концентрации, близкой к естественной (0.9 млн/мл), но и при значительно превышающей последнюю (в 5 раз). Величина P у диаптомусов в этих условиях составляет 0.2—0.6%, тогда как у дафний достигает 25%, т. е. в 20—40 раз больше. Гораздо лучше рачки потребляют бактерии, находящиеся в виде хлопьев и пленочек, а также инфузорий, развившихся в бактериальной взвеси. Однако и в этом случае величина P ниже, чем при питании водорослями.

Эти данные показывают, что диаптомусы способны в какой-то степени усваивать бактериальный белок. Следовательно, их неспособность питаться дисперсно распределенными бактериями объясняется неприспособленностью их ротового аппарата к улавливанию отдельных бактериальных клеток, и, таким образом, по способу фильтрации диаптомусы относятся к категории грубых фильтраторов. В присутствии инфузорий, развившихся во взвеси меченых бактерий, диаптомусы питаются интенсивнее дафний, что также характеризует их как грубых фильтраторов.

По нашему мнению, свойства фильтрационного аппарата диаптомид ограничивают их спектр питания в водоеме водорослями. В какой-то мере могут использоваться также бактерии, находящиеся на частицах детрита. Основная же масса дисперсно распределенного бактериопланктона недоступна для этих рачков и остается пищевой нишей для тонких фильтраторов (*Cladocera*).

При сравнении усвоения различных кормов двумя видами — *Diaptomus gracilis* и *D. graciloides* — мы не обнаружили какой-либо существенной разницы между ними.

ПИТАНИЕ НАУПЛИУСОВ

Способ и механизм питания науплиусов диаптомид подробно исследован Шторхом (Storch, 1928). По мнению этого автора, науплии обладают автоматически неизбирательным фильтрационным аппаратом. Работы, касающиеся состава пищи науплиусов диаптомид, нам неизвестны.

Мы провели опыты по кормлению личинок диаптомусов бактериями и протококковыми водорослями. Эти опыты показали, что науплиусы, так же как и взрослые рачки, хорошо потребляют и усваивают протококковые водоросли. Величина P даже у науплиусов ранних стадий достигает при этом 6—8% и с возрастом несколько увеличивается (до 12% у взрослых рачков).

Науплиусы потребляют бактерии лучше, чем взрослые рачки. Можно полагать, что у личиночных стадий фильтрационный аппарат тоньше, чем у взрослых, что помогает им улавливать наряду с водорослями также и более мелкие пищевые частицы.

ЗАВИСИМОСТЬ ИНТЕНСИВНОСТИ ПИТАНИЯ ОТ КОНЦЕНТРАЦИИ ВОДОРосЛЕЙ

Для установления оптимальной и минимальной концентрации водорослей, при которых идет нормальное питание диаптомид, были поставлены специальные опыты. В сосуды с водой, профильтрованной через плотный бумажный фильтр «синяя лента», вносились разные объемы взвеси меченых водорослей. Объем воды в сосудах и объем добавляемой взвеси

были подобраны так, что концентрация водорослей (*Chlorococcus*) изменялась от 0.08 до 25 г/м³, т. е. в тех же пределах, в которых она колеблется во внутренних водоемах. По данным К. А. Гусевой (1955), средняя величина биомассы фитопланктона в Рыбинском водохранилище составляет около 2 г/м³, изменяясь в течение вегетационного периода от десятых долей до 4—5 г/м³. Такие же величины биомассы фитопланктона отмечены для Белого озера (Гусева, 1959). В Куйбышевском водохранилище биомасса фитопланктона в 1957 г. достигала величины 5.6 г/м³ (Мороховец, 1959). В прудах при интенсивном развитии фитопланктона отмечена величина биомассы до 30 г/м³ (Жищенко и Соколова, 1958). Сосуды с низкой концентрацией корма содержали наибольший объем воды (600—800 см³). В этих условиях сводилось до минимума снижение концентрации корма за время опыта за счет выедания его рачками, поскольку на 1 рачка приходилось 20 мл воды. Радиоактивность корма за счет дыхания фитопланктона и выедания снижалась за время опыта (8 часов) на 3—10% (табл. 3).

Таблица 3

Интенсивность усвоения протококковых водорослей диаптомусами в зависимости от концентрации корма

Количество водорослей, в тыс. клеток на 1 мл	Биомасса, в г/м ³	Объем воды в опытном сосуде, в см ³	Количество рачков в опыте	Общая радиоактивность рачков, в имп./мин.	% суточного возобновления (P)	Изменение активности водорослей за время опыта		
						в начале опыта, в имп./мин.	в конце опыта, в имп./мин.	убыль, в %
0.78	0.08	800	37	37	0.27	—	—	—
3.10	0.32	800	39	207	1.44	139	130	6.4
4.13	0.43	600	42	296	1.98	—	—	—
10.15	1.03	600	39	700	5.0	438	393	10.2
20.50	2.12	400	42	841	5.2	—	—	—
46.20	4.84	400	36	826	6.8	1610	1450	9.9
72.40	7.45	200	43	942	5.9	—	—	—
241.10	25.0	200	40	1042	7.4	10420	10150	3.0

В течение опыта вода в сосудах осторожно перемешивалась, чтобы не допустить изменения концентрации водорослей за счет их оседания.

Результаты опытов показали, что нормальная интенсивность питания диаптомусов наблюдается при величине биомассы водорослей 1 г/м³ и достигает оптимума при 4.84 г/м³. Дальнейшее повышение концентрации корма оказывается малоэффективным. Оптимальное значение P при данных условиях опыта (T=16°) составляет 6—7%. Поэтому величину P, равную 5%, следует считать показателем нормальной интенсивности питания. При биомассе водорослей 0.3—0.4 г/м³ интенсивность питания снижается более чем вдвое по сравнению с нормальным уровнем. При такой концентрации корма рачки, очевидно, еще могут существовать, хотя рост их, по-видимому, замедляется. Наконец, при концентрации 0.1 г/м³ рачки почти полностью теряют способность питаться.

Изложенное дает представление о том, какие средние уровни биомассы фитопланктона могут обеспечить нормальное питание рачков. Однако, используя наши данные для изучения биологии рачков в водоеме, следует учитывать разнородный характер фитопланктона и различную его пищевую ценность. В этом направлении необходимы дальнейшие исследования.

Скорость фильтрации и суточный рацион при разных концентрациях водорослей

Скорость фильтрации у планктонных рачков принято измерять как объем воды, освобожденный от пищи (водоросли, бактерии) за определенный промежуток времени (Gauld, 1951; Суцения, 1958б). Объем же воды, освобожденный от пищи, вычисляется косвенным путем, по изменению концентрации пищи в присутствии рачков. Это изменение учитывается прямым счетом на фильтрах или в счетных камерах, либо подсчетом радиоактивности на фильтрах при применении изотопной методики (Marshall a. Orr, 1955a). Науверк (Nauwerck, 1959) рассчитывал скорость фильтрации по величине радиоактивности меченых C^{14} водорослей, захваченных рачками в кратковременном опыте.

Большинство работ по определению скорости фильтрации у планктонных рачков было выполнено для морских копепод (Fleming, 1939; Gauld, 1951; Marshall a. Orr, 1955b) и для дафний (Скадовский, 1941; Васильева, 1953; Суцения, 1958a; Richman, 1958). Согласно этим определениям, скорость фильтрации у *Calanus finmarchicus*, например, составляет от 1 до 24 мл/сутки, в зависимости от размеров и вида водорослей. У *Daphnia pulex* и *D. magna* скорость фильтрации колеблется, по определениям разных авторов, изучавших различные виды и применявших различные концентрации корма, от 0.3—0.8 мл/сутки (Васильева, 1953) до 3—7—10 мл/сутки (Скадовский, 1941; Richman, 1958; Суцения, 1958a). По определению Райтера (Ryther, 1954), она может достигать 24 мл/сутки. По Науверку (Nauwerck, 1959), величина фильтрации колеблется у *Daphnia longispina* от 0.2 до 4.5 мл/сутки, а у *Diaptomus graciloides* — 0.3—2.8 мл/сутки в зависимости от условий среды (освещенность, температура).

Относительно влияния концентрации на скорость фильтрации существуют две противоположные точки зрения. Одни считают, что скорость фильтрации не зависит от концентрации водорослей (Fuller, 1937; Fleming, 1939; Gauld, 1951; Richman, 1958) и что при высокой концентрации начинается избыточное потребление водорослей (Гаевская, 1948; Беклемишев, 1955). В работах других авторов приводятся данные, указывающие на обратную зависимость между скоростью фильтрации и концентрацией водорослей (Ryther, 1954; Суцения, 1958a). Эти авторы считают, что с возрастанием концентрации рачки снижают активность фильтрации и берут из среды только потребное им количество пищи.

Мы выполнили определения скорости фильтрации у диаптомусов в зависимости от концентрации пищи. Изменения концентрации водорослей в присутствии рачков учитывались с помощью радиоуглеродного метода, который позволяет выполнить эти определения с большей точностью и с меньшими затратами времени, чем при использовании для той же цели метода прямого счета под микроскопом.

Опыты ставились следующим образом. В колбочки или в пробирки наливалась профильтрованная природная вода, в которую в различных концентрациях вносилась взвесь клеток хлорококка, помеченных C^{14} . Концентрации были выбраны так, чтобы самая низкая из них в пересчете на биомассу была несколько ниже средней величины биомассы водорослей в волжских водохранилищах (2 г/м³), а самая высокая значительно ее превосходила (20 г/м³). Затем в сосуды подсаживались диаптомусы. Параллельно такой же опыт ставился без рачков, с тем чтобы учесть осаждение водорослей и потери C^{14} на дыхание. Опыт длился 4 часа. В начале и

в конце опыта из сосудов отбирались пробы воды, которые затем профильтровывались через мембранный фильтр № 5 для определения радиоактивности водорослей. Убыль концентрации водорослей за время опыта рассчитывалась как разность радиоактивности водорослей в начале (C_0) и конце (C_t) опыта с поправкой на убыль радиоактивности за счет осаждения и дыхания водорослей, которая вычиталась из величины C_0 . Скорость фильтрации (F) рассчитывалась по формуле Голда (Gauld, 1951).

$$F = V \frac{\lg C_0 - \lg C_t}{t \cdot \lg e},$$

где V — объем воды на 1 рачка.

Таблица 4

Зависимость скорости фильтрации у диаптомусов от концентрации водорослей

Количество водорослей, в тыс. клеток на 1 мл	Биомасса, в г/м ³	Количество рачков в опыте	Объем воды на 1 рачка, в см ³	Радиоактивность водорослей, в имп./мин.		Скорость фильтрации за сутки	
				начальная	конечная	в мл/экз.	мл/мг сухого веса
13.6	1.41	27	1.8	60.8	41.8	4.1	371
24.2	2.52	30	1.3	108.0	85.1	1.92	174
52.0	5.40	28	1.2	230.0	175.0	1.96	178
198.0	20.50	26	0.7	865.0	735.0	0.68	62

Результаты опытов показали (табл. 4), что скорость фильтрации у диаптомусов в общем обратно пропорциональна концентрации пищи, хотя при колебаниях в пределах концентраций, соответствующих биомассе водорослей в Рыбинском водохранилище (2.5—5 г/м³) (Гусева, 1955, 1959), она остается постоянной (1.9 мл/экз. в сутки). При более низкой концентрации (1.41 г/м³) скорость фильтрации повышается до 4.1 мл/экз., а при более высокой снижается до 0.7 мл/экз. в сутки. Скорость фильтрации у диаптомусов при средней концентрации водорослей в пересчете на 1 мг сухого веса (170 мл) значительно меньше, чем у дафний того же размера [260 мл по Ричману (Richman, 1958)].

Это, по-видимому, следствие пониженной скорости обмена у диаптомусов по сравнению с дафниями. В пользу такого предположения говорят результаты определения P (суточного возобновления), которые у дафний при равных условиях питания, как правило, в 1.5—2 раза выше, чем у диаптомусов (табл. 2).

Ю. С. Беляцкая (1959) приводит данные о скорости фильтрации у диаптомусов, полученные путем анализа интенсивности выедания ими естественного бактериопланктона прямым счетом на мембранных фильтрах. Согласно этим данным, скорость фильтрации *Diaptomus graciloides* равна 35 мл/экз. в сутки, т. е. она намного превышает величину скорости фильтрации, полученную в наших опытах (2—4 мл/экз.) и в опытах Науверка (2.8 мл/экз.). В отношении других рачков в работе Ю. С. Беляцкой также приведены очень высокие величины скорости фильтрации. В то же время из наших данных (табл. 2) следует, что диаптомусы вообще неспособны отфильтровывать бактерии, находящиеся во взвешенном состоянии. По-видимому, метод прямого счета бактерий в естественной воде мало приме-

ним для выполнения подобных определений ввиду недостаточной его точности.

Определение с помощью изотопного метода снижения концентрации водорослей при выедании их рачками позволяет вычислить величину суточного потребления (рацион). Для этого необходимо определить в исходной взвеси меченых водорослей количество клеток водорослей и количество углерода, приходящееся на 1 импульс активности, чтобы иметь возможность по получаемым в опытах величинам радиоактивности водорослей рассчитать их истинную концентрацию и содержание в них углерода.

Наши опыты по выяснению зависимости величины рациона от концентрации водорослей проводились с меченой культурой хлорококка. Количество водорослей, потребляемых рачками за время опыта, рассчитывалось по разности концентрации их в начале и в конце опыта, с поправкой на дыхание и осаждение. Определение радиоактивности самих рачков в конце опыта дало возможность рассчитать отношение усвоенного корма к потребленному и определить процент усвоения.

Таблица 5

Суточный рацион диаптомусов при различных концентрациях водорослей

Количество водорослей, в тыс. клеток на 1 мл	Биомасса, в г/м ³	Количество рачков в опыте	Радиоактивность 1 рачка с поправкой на самопоглощение, в имп./мин.	Радиоактивность водорослей, потребленных в расчете на 1 рачка в сутки, в имп./мин.	Отношение усвоенного корма к потребленному, в %	Суточный рацион		
						в г С	в % от веса тела	в мг/биомассы на 1 тыс. экз. рачков
13.6	1.4	27	15.4	53	29	0.15	2.2	2.7
63.0	6.5	28	39.0	144	27	0.40	5.9	7.3
97.0	10.1	24	56.5	180	30.1	0.51	7.4	9.0
198	20.5	26	57.0	300	19.2	0.85	12.5	15.1
350	36.4	27	47.5	244	19.5	0.68	10.0	10.2

Как показали результаты определений (табл. 5), суточный рацион диаптомусов с увеличением концентрации водорослей возрастает от 2.7 до 15.1 мг на 1 тыс. экз. рачков в пересчете на сырую биомассу. Соответственно растет и отношение веса потребляемой пищи к весу рачков: от 2.2 до 12.5 %. Однако этот рост не пропорционален росту концентрации водорослей, которая увеличивается в это же время не в 6, а в 25 раз. В условиях, когда концентрация клеток водорослей ниже средней концентрации, характерной для водохранилища, рацион рачков ниже средней величины. При избыточных концентрациях корма, начиная от биомассы 20.5 г/м³, количество его, усвоенное рачками (радиоактивность 1 рачка), практически не меняется. Однако рацион при этом возрастает вследствие падения процента усвоения корма. Это является следствием избыточного потребления корма. Но поскольку при более высоких концентрациях пищи скорость фильтрации снижается (табл. 5), нарастание величины избыточного потребления идет медленнее, чем увеличение концентрации водорослей.

Таким образом, наши данные показывают, что было бы неправильно отрицать возможность избыточного потребления корма. Оно безусловно имеет место, но начинается при концентрациях водорослей, значительно превышающих обычно наблюдаемые в водоемах. С другой стороны, при повышении концентрации водорослей скорость фильтрации сильно падает.

Поэтому размеры избыточного потребления даже при высокой концентрации водорослей невелики. В наших опытах максимальное избыточное потребление составляло всего 35% от нормального.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

1. По способу питания рачков *Diaptomus gracilis* Sars и *D. graciloides* Lill. следует отнести к грубым фильтраторам. Наиболее благоприятным кормом для них служат протококковые и диатомовые водоросли. Синезеленые (*Aphanizomenon*) потребляются хуже. Диатомусы в отличие от дафний не могут отфильтровывать дисперсно распределенные бактериальные клетки, хотя и способны переваривать бактериальный белок.

2. Науплиусы диатомусов, так же как и взрослые, питаются водорослями более интенсивно, чем бактериями.

3. Максимальная величина суточного обновления вещества тела за счет усвоения меченого корма (P) составляет у диатомусов при поедании протококковых водорослей 8—10% от веса тела. У дафний эта величина достигает при поедании бактерий 26%. Потери C^{14} за счет дыхания и выделения продуктов обмена составляют около 10% от веса тела в сутки.

4. Нормальное питание рачков (величина $P=5-6\%$) происходит в пределах концентрации протококковых водорослей 1—4 г/м³ в пересчете на биомассу.

5. Скорость фильтрации находится в обратной зависимости от концентрации водорослей. При средней концентрации водорослей (4—10 г/м³) она равна 1.9 мл/экз., или 170 мл/мг сухого веса в сутки. При высоких концентрациях скорость фильтрации и процент усвоения снижается. Суточный рацион также зависит от концентрации и составляет от 2.2 до 12.5% от веса тела.

ЛИТЕРАТУРА

- Б е к л е м и ш е в К. В. 1953. О взаимоотношениях морского зоо- и фитопланктона. Автореф. дисс. Инст. океанол. АН СССР.
- Б е к л е м и ш е в К. В. 1954. Питание некоторых массовых планктонных копепод в дальневосточных морях. Зоол. журн., т. XXIII, вып. 6.
- Б е к л е м и ш е в К. В. 1955. О влиянии выедания копеподами диатомей на ход численности последних на примере дальневосточных морей. Тр. Инст. океанол. АН СССР, т. XIII.
- Б е л я ц к а я Ю. С. 1959. Бактериопланктон озер Нарочь, Мясстро, Баторин и его значение в питании зоопланктона. Автореф. дисс. Белорусск. гос. ун-в., Минск.
- В а с и л ь е в а Г. А. 1953. Экология некоторых видов *Cladocera* как объекта разведения живого корма. Автореф. дисс. Мосрыбвтуз, вып. 3.
- Г а е в с к а я Н. С. 1941. О методах выращивания живого корма для рыб. Тр. Мосрыбвтуза, вып. 3.
- Г а е в с к а я Н. С. 1945. Опыт установления кормового коэффициента подорослевого корма для *Daphnia magna* в полевых условиях. Зоол. журн., т. XXIV, вып. 2.
- Г а е в с к а я Н. С. 1948. Трофологическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные проблемы и задачи. Изд. АН СССР, сб.: Памяти академика С. А. Зернова.
- Г а е в с к а я Н. С. 1953. Выращивание массовых культур протококковых водорослей для рыбного хозяйства. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. V.
- Г е й н р и х А. К. 1956. О продукции копепод в Беринговом море. ДАН СССР, т. III, № 1.
- Г у с е в а К. А. 1955. Фитопланктон Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 2.
- Г у с е в а К. А. 1959. Роль Белого озера в формировании фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5).
- К и щ е н к о Л. В. и Т. А. С о к о л о в а. 1958. Исследования по эффективности минеральных удобрений на опытных прудах прудхоза «Шеметово». Тр. Биол. ст. на оз. Нарочь, № 1, Минск.

- Кожова О. М. 1953. Питание *Epischura baicalensis* на оз. Байкал. ДАН СССР, т. ХС, № 2.
- Монаков А. В. и Ю. И. Сорокин. 1959. К вопросу об усвоении циклопами протококковых водорослей. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 3.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1954. Материалы по среднему весу донных беспозвоночных бассейна Дона. Тр. пробл. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, вып. 2.
- Мороховец Л. В. 1959. Фитопланктон Куйбышевского водохранилища в год его заполнения. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4).
- Родина А. Г. 1948. Растворенные органические вещества в питании *Cladocera*. Зоол. журн., т. XXVII, вып. 5.
- Родина А. Г. 1949. Бактерии как пища водных животных. Журн. «Природа», № 10.
- Родина А. Г. и А. С. Трошин. 1954. Применение меченых атомов в изучении питания подных животных. ДАН СССР, т. ХCVIII, № 2.
- Рылов В. М. 1927. К познанию фауны Енисейского водоема Олонецкого края. Тр. Олонецк. научн. экспед., ч. VI, Зоология, вып. 3, Изд. ГГИ, Л.
- Скадовский С. М. 1941. Дафнии в качестве седиментаторов. Тр. Лабор. генезиса сапрон., вып. 2, М.—Л.
- Сорокин Ю. И. 1957. Результаты и перспективы применения C^{14} для изучения круговорота углерода в водоемах. Тр. Всесоюз. совещ. по применению радиоизотопов, М.
- Сорокин Ю. И. 1959. Методика определения карбонатов, свободной углекислоты и органического углерода в грунтах. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 5.
- Сорокин Ю. И. 1960. Самопоглощение излучения C^{14} в препаратах беспозвоночных. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6).
- Сорокин Ю. И. и А. Н. Мешков. 1958. Применение радиоактивного углерода для определения усвояемости протококковых водорослей мотыльями *Tendipes plumosus*. ДАН СССР, т. 118, № 1.
- Суцения Л. М. 1958а. Количественные исследования трофических взаимоотношений пресноводного зоо- и фитопланктона. Автореф. дисс. Белорусск. гос. ун-в., Минск.
- Суцения Л. М. 1958б. Зависимость скорости фильтрации у планктонных ракообразных от концентрации пищевых частиц. Тр. Биол. ст. на оз. Нарочь, № 1, Минск.
- Щербаков А. П. 1935. О потреблении кислорода планктонными ракообразными. Тр. Лимн. ст. в Косине, № 19, М.
- Cushing D., G. Humphrey, K. Banse. 1958. Report of the Committee on Terms and Equivalents. Reports et proces verbaux des reunions, v. 144, Copenhagen.
- Fleming K. 1939. The control of Diatom populations by grazing. Journ. Cons. Int. Expl. Mer., 14 (2).
- Fryer B. 1954. Contributions to our knowledge of the biology and systematics of the freshwater Copepoda. Schweizerische Ztschr. f. Hydrob., Bd. 16, № 1.
- Fuller J., 1937. Feeding rate of *Calanus finmarchicus* in relation to environmental conditions. Biol. Bull., № 72.
- Gauld D. 1951. The grazing rate of planktonic Copepods. Journ. Mar. Biol. Ass. of United Kingdom, v. 29, № 3.
- Marshall S. M. a. O. P. Orr. 1955a. The biology of a Marine Copepod. London.
- Marshall S. M. a. O. P. Orr. 1955b. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VIII. Food, uptake, assimilation and excretion in adult and stage V *Calanus*. Journ. Mar. Biol. Ass., v. 34, № 3.
- Naumann E. 1923. Über den Nahrungserwerb und die natürliche Nahrung der Copepoden und Rotiferen des Limnoplanktons. Lunds Univ. Arsskrift.
- Nauwerck A. 1959. Zur Bestimmung der Filtrierate limnischer Planktontiere. Arch. f. Hydrob., Bd. XXV, Suppl. Bd. IV, № 1.
- Richman S. 1958. The transformation of energy by *Daphnia pulex*. Ecological monogr., v. 28, № 3.
- Ryther J. 1954. Inhibitory effects of phytoplankton upon the feeding of *Daphnia magna* with relations to growth reproduction and survival. Ecology, v. 35, № 4.
- Storch O. 1928. Der Nahrungserwerb zweier Copepodennauplien (*Diaptomus gracilis* und *Cyclops strenus*). Zool. Jahrb., Bd. 45.
- Vetter H. 1937. Limnologische Untersuchungen über das phytoplankton und seine Beziehungen zur Ernährung des Zooplanktons im Schleisee. Int. Rev. Hydrob., № 34.
- Wesenberg-Lund C. 1939. Biologie der Süßwassertiere, wirbellose Tiere. Jena.

И. К. Болдина

О ПИТАНИИ СТЕРЛЯДИ В ГОРЬКОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

В Верхней Волге до образования водохранилищ стерлядь была многочисленна только выше Рыбинска. На участке Рыбинск—Ярославль уловы стерляди никогда не были значительными (Кулемин, 1944). Однако на участке Рыбинск—Чкаловск стерлядь отличалась более высоким темпом роста и более высокой численностью старших поколений, чем в Каме, Иртыше и Средней Волге.

После зарегулирования стока Волги на участке Горьковского водохранилища условия существования стерляди значительно ухудшились. В 1957—1958 гг. в траловых уловах стерлядь здесь составляла всего 5.8% от общего количества рыб, причем не было поймано ни одного сеголетка. На чрезвычайно слабый нерест стерляди в 1956—1957 гг. указывает и Г. П. Кожевников (1957). В распределении стерляди после образования водохранилища также произошли большие изменения. Так, в нижнем расширенном участке стерлядь уже выпала из уловов.

Настоящая работа была выполнена с целью выяснения характера питания стерляди и его изменений на отдельных участках Горьковского водохранилища в связи с новыми условиями, сложившимися после зарегулирования стока реки.

Материал по питанию стерляди собирался из траловых и сетных уловов. Всего просмотрено 168 кишечников (35, собранных в 1956 г., 19 — в 1957 г. и 114 — в 1958 г.).

Исследование содержимого пищеварительного тракта производилось по методике, общепринятой при изучении питания бентосоядных рыб. При вскрытии содержимое желудка и кишечника рассматривалось отдельно, так как пища в этих отделах находится на разных стадиях переваривания. Вес заглоченных организмов, находящихся в желудке, обычно соответствует их истинному весу. Тем не менее для однородности получаемых данных нами определялся восстановленный вес организмов как из кишечника, так и из желудка. Для получения восстановленных весов личинок *Hydropsyche ornatula* и *Neureclipsis bimaculata* нами составлены таблицы соотношения между их весом и диаметром головной капсулы (табл. 1).

ВЕРХНИЙ УЧАСТОК

Вопросы питания стерляди на участке Волги от Рыбинска до Чкаловска в литературе не освещены. Имеются лишь некоторые данные, относящиеся к району Волги выше Рыбинска и к реке Мологе (Кулемин, 1944).

Верхний участок Горьковского водохранилища на протяжении от

Т а б л и ц а 1
Соотношение между весом личинок *Hydropsyche ornata* и *Neureclipsis bimaculata* и диаметром голой капсулы

Диаметр в мм	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9	1.0	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	1.6	1.7	1.8	1.9	2.0
Вес <i>Hydropsyche ornata</i> , в мг . . .	0.1	0.3	0.4	0.5	0.7	1.0	1.5	2.4	3.6	5.2	7.4	10.0	13.6	17.4	21.6	25.8	31.0	35.8	40.0	45.0
Вес <i>Neureclipsis bimaculata</i> , в мг . . .	0.1	0.2	0.4	0.5	1.0	1.4	2.2	3.2	4.4	6.2	8.8	15.4	26.2							

Рыбинска до Костромы имеет типичный речной характер. Скорости течения здесь не изменились, заиления не происходит. По нашим наблюдениям, количество стерляди здесь за годы существования водохранилища несколько возросло, что связано, по-видимому, с миграцией рыбы из нижних районов. Так, в 1956 и 1957 гг. на 56 тралений в этом участке были пойманы 2 стерляди; осенью 1957 г. и в 1958 г. на 24 траления — 29. Наибольшее количество стерляди ловилось в районе Савинского и Тутаева. Вероятно, на этом участке держится небольшое местное стадо, имеющее свои нагульные площади. Стерлядь поедает здесь типичных обитателей твердых грунтов и хорошо проточных вод — личинок *Hydropsyche ornata* — и в меньшем количестве *Neureclipsis bimaculata* (табл. 2). Весь пищеварительный тракт рыб, выловленных здесь в сентябре 1958 г. буквально набит взрослыми крупными личинками гидрпсихе. Количество этих личинок, заглоченных стерлядью весом около 500—600 гр, доходило до 950 штук. В июле, во время массового окукливания и лёта гидрпсихе, стерлядь охотно поедает и ее куколок. Некоторую роль в питании стерляди играла здесь *Heptagenia* и, хотя весовое значение ее невелико, все же она встречается в 50% вскрытых желудков. *Heptagenia* — обитатель хорошо проточных вод. Она отличается чрезвычайной подвижностью и не образует больших скоплений.

Вниз от Ярославля приблизительно до Сапелова тянется зона сильного загрязнения сточными водами. На протяжении десятков километров большое количество мазута выносится волной на берег, оседает и пропитывает на несколько сантиметров в глубину прибрежные грунты. Мельчайшие капельки мазута связываются с частицами ила и оседают по всему ложу реки. Так, в районе о. Туношенского и р. Великой грунты сплошь покрыты слоем ила, пропитанного мазутом. Такое сильное загрязнение, несомненно, губительно влияет на все живое. Стерлядь здесь ловится единичными экземплярами. В 1956, 1957 и 1959 гг. на участке Ярославль—Кострома не было поймано ни одной стерлядки. Лишь в сентябре 1958 г. в районе Сапелова поймано 5 крупных стерлядей, из которых у четырех кишечники были совершенно пустыми. Вероятно, это была стерлядь не обитающая здесь постоянно, а мигрирующая в поисках более благоприятных условий обитания.

В районе Турова, где кончается влияние сточных вод, стерлядь хорошо питается, — крупные экземпляры поедают в большом количестве

Таблица 2

Состав пищи стерляди в верхнем участке Горьковского
водохранилища (% от веса пищи)

Пищевые организмы	От Рыбинска до Ярославля		От Ярославля до Костромы		
	июль 1958 г.	сентябрь 1958 г.	июль 1958 г.		
Количество рыб	2	11	4	2	
	Размер рыб, в мм				
	300—400	300—400	300—400	400—500	
	Acanthocyclops	—	—	0.5	—
	Limnochironomus	—	—	45.5	—
	Endochironomus	1.6	—	54.0	—
	Cryptochironomus	—	0.1	—	—
	Hydropsyche (личинка)	—	98.7	—	—
	Hydropsyche (куколка)	98.4	—	—	—
	Neureclipsis	—	0.9	—	—
Sphaeriidae	—	—	—	100	
Heptagenia	—	0.3	—	—	

сфериид, в желудке трехгодовика были найдены тендипедиды (Limnochironomus, Endochironomus).

Приросты стерляди в верхнем участке водохранилища за последние два года несколько уменьшились, но это не связано с ухудшением здесь условий питания, а, возможно, является результатом неблагоприятных условий температуры, колебаний уровня и загрязнения сточными водами.

СРЕДНИЙ УЧАСТОК

От Костромы до Юрьевца тянется участок водохранилища, благоприятный для обитания стерляди. Каких-либо значительных промышленных загрязнений на этом участке нет. Течение сохраняется, хотя скорость его здесь меньшая по сравнению с верхним участком. В районе Плеса, Семигорья и Кинешмы имеются большие площади с песчано-галечными грунтами. Летом 1958 г. в этих районах наблюдалось некоторое заиливание грунтов. Так, в районе Плеса ила на галечнике достигал 1.5—2 мм, а в районе Кинешмы уже 5—7 мм. Тем не менее нерест стерляди здесь возможен, так как зимой в связи с возрастанием скоростей течения такой ила частично или полностью сносится.¹

В среднем участке водохранилища в течение 1956—1959 гг. удалось выявить два местных скопления стерляди: первое в районе Плеса, второе несколько ниже Кинешмы. При этом в районе Плеса уловы стерляди были значительны и постоянны: в 1957 г. было поймано 59 экз. в 8 тралениях, в 1958 г. — 49 — в 7 тралениях.

Условия питания стерляди на этом участке благоприятны. Желудки всех пойманных здесь рыб в течение весны, лета и осени 1956—1958 гг.

¹ По данным, любезно предоставленным нам В. П. Курдиным.

Состав пищи стерляди в среднем и нижнем участке.

Пищевые организмы	1956 г.				1957 г.					
	июль		сентябрь		октябрь		июль			
	Количество									
	8	2	9	2	11	2	28	11	3	
	Размер									
	300— —400	400— —450	300— —400	400— —450	300— —400	400— 450—	300— —400	400— —450	450 и выше	
Bosmina	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Daphnia	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Bythotrephes	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Eurycercus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Acanthocyclops	8.1	—	74.5	—	50.0	1.0	10.9	1.4	—	
Leptodora	—	—	—	—	—	—	0.2	—	—	
Куколки тендипедид	—	—	—	—	—	—	16.7	3.1	—	
Limnochironomus	1.1	0.4	0.4	—	1.4	—	1.6	2.1	—	
Tendipes	—	—	—	—	—	—	0.6	1.6	—	
Procladius	—	—	—	—	—	—	0.3	0.2	—	
Ablabesmyia	0.3	—	—	—	0.1	—	—	—	—	
Endochironomus	—	—	—	—	—	—	0.3	—	—	
Cryptochironomus	0.1	—	—	—	—	—	0.5	0.1	—	
Polypetillum	—	—	—	—	0.2	—	—	—	—	
Glyptotendipes	—	—	—	—	—	—	0.2	0.1	—	
Diamesa	—	—	—	—	1.2	—	—	—	—	
Culicidae	—	—	0.1	—	0.1	—	—	—	—	
Heptagenia	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Neureclipsis	89.0	88.8	24.9	—	16.3	—	66.5	60.2	—	
Hirudinea	—	—	0.1	25.3	30.7	99.0	—	0.2	—	
Sphaeriidae	0.1	10.8	—	74.0	—	—	2.2	24.2	—	
Viviparus	1.3	—	—	0.7	—	—	—	6.8	100	
Asellus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Растительные остатки	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

были хорошо наполнены. В этом районе водохранилища *Hydropsyche ornatula* полностью выпала из бентоса. В пище стерляди ее заменили личинки *Neureclipsis bimaculata*, по-видимому, менее реагирующие на снижение скоростей течения. Районы обитания местных группировок стерляди характеризуются весьма сходным составом донной фауны и в питании этих группировок не наблюдалось никаких существенных различий (табл. 3). Основную пищу здесь составляли личинки *Neureclipsis bimaculata* и *Acanthocyclops viridis* летом, *Acanthocyclops* и *Neureclipsis* осенью. В июле 1958 г. сбор материала совпал с летом тендипедид, и в кишечниках стерляди было обнаружено много куколок, в том числе и куколок мотыля (табл. 3). Осенью количество циклопов в пище стерляди в 5—8 раз возросло по сравнению с летом, так как в период осеннего похолодания массы *Acanthocyclops* скапливаются в придонных слоях воды и легко становятся добычей стерляди. Так, в сентябре—октябре 1956—1958 гг. этот рачок составлял основу питания стерляди на участке Чернопенье—Вапкино. В районе Плеса в октябре 1959 г. количество циклопов в желудке стер-

Таблица 3

рыбного водохранилища (% от веса пищи)

1958 г.	1956 г.	1957 г.	1958 г.	
сентябрь	июль	май	июль	сентябрь

мб

3 | 12 | 3 | 6 | 8 | 4 | 2 | 13 | 6 | 9 | 3

мб, в мм

до 300	300—400	450 и выше	300—400	450 и выше	300—400	400—450	300—400	400—450	450 и выше	400—450
—	—	—	0.5	—	—	—	26.1	0.3	—	—
—	—	—	—	—	—	—	2.2	0.3	—	—
—	—	—	0.5	0.6	—	—	0.1	0.5	—	—
—	—	—	10.2	98.8	—	—	—	—	—	—
4.9	57.6	—	46.5	0.5	—	—	0.2	0.1	0.1	15.8
—	—	—	0.6	—	—	—	0.2	1.6	0.1	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
36.1	1.2	—	—	—	1.7	Икра ерша и растительные остатки	1.8	0.1	—	0.6
—	1.8	—	—	—	1.7		—	—	0.8	2.1
—	0.2	0.1	0.1	—	1.5		—	0.3	0.2	—
—	—	—	—	—	1.1		0.4	—	—	—
4.1	0.1	—	—	—	—		—	—	—	—
4.5	0.3	0.2	0.1	—	0.3	—	—	—	0.1	—
—	—	—	—	—	2.5	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.8
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0.1	0.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
47.9	30.0	—	41.5	0.1	81.7	—	53.8	6.8	—	1.5
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	0.2	99.7	—	—	—	—	14.8	80.0	57.7	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	41.0	—
—	8.4	—	—	—	—	—	0.1	—	—	—
—	—	—	—	—	9.5	—	—	—	—	79.2

ляди весом 315 гр. составляло 7.5 тыс. экз. Всего на участке от Чернопен ья до Вашкино Acanthocyclops обнаружен в 56 из 101 вскрытого желудка, что свидетельствует о его серьезном кормовом значении. В литературе до сих пор не отмечены случаи питания стерляди циклопами. Роль тенди- педид в пище стерляди в этом районе ничтожна, они составляют по весу лишь доли процента. Исключением является Limnochironomus, количество которого в сентябре 1958 г. достигло у мелких стерлядей 36.1 % от общего веса пищи, хотя эта величина получена по очень незначительному ма- териалу. Обычно же весовое значение Limnochironomus не превышает 2% (табл. 2 и 3).

На значительном материале, собранном в среднем участке, удалось проследить ясно выраженное увеличение роли моллюсков в питание стер- ляди в связи с увеличением ее возраста (табл. 3, рис. 1). Удельный вес мол- люсков (Sphaeriidae) в пище рыб размером от 300 до 400 мм (возраст 4—6 лет) еще сравнительно невелик. Весовое количество их не превышает 15 %. С ростом рыба начинает заглатывать и более крупных виvipар. У рыб раз-

мером более 450 мм (старше 10 лет) в желудке обнаружены почти исключительно моллюски, вес прочих кормовых объектов не превышал в сумме и 2%.

Темп роста стерляди из среднего участка не претерпел никаких значительных изменений и остался таким же, как был до образования водохранилища (по данным Г. В. Антоновой, 1958 г.).

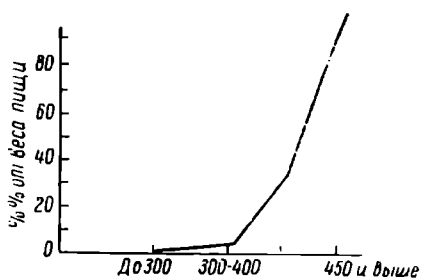


Рис. Зависимость между размерами стерляди и потреблением моллюсков.

нижний участок

Полное разрушение реофильных биоценозов ниже Юрьевца произошло уже к осени 1956 г. (Мордухай-Болтовской и Гунько, 1959). В период с 1956 по 1958 г. продолжается прогрессивное заиление ложа и заселение его фитофильными формами. Летом 1958 г. в районе Чкаловска наилок на галечнике достиг уже 20—30 мм.

В июле 1956 г. стерлядь еще держалась в районе Чкаловска. Здесь сетями было поймано 8 крупных рыб, желудки которых были наполнены эврицерком (табл. 3). При вскрытии одной рыбы весом 790 гр. было насчитано около 6.5 тыс. крупных рачков, размером от 2.2. до 3.2 мм. В дальнейшем питания стерляди этим рачком не наблюдалось. Приведенный случай следует рассматривать как единственный, вызванный чрезвычайным своеобразием условий, сложившихся в водохранилище в первый год его существования.

С осени 1956 г. ниже Юрьевца стерлядь перестала встречаться в уловах. За период 1956—1958 гг. при 48 тралениях, проведенных ниже Юрьевца, не было поймано ни одной стерлядки. Против Юрьевца в мае 1957 г. сетями было поймано шесть стерлядей размером от 300 до 400 мм. В желудках рыб оказались личинки ручейников (*Neureclipsis binaclata* — 81.7% от общего веса) и тендипедид (составлявших в сумме 18.3%). У двух наиболее крупных рыб в желудках была обнаружена лишь икра ерша. Случаи поедания стерлядью икры карповых рыб отмечены в литературе (Аристовская, 1954). В период с 1957 по 1959 г. стерлядь в районе Юрьевца более не встречалась.

Участок водохранилища вверх от Юрьевца до устья Елнати отличается своеобразными гидрологическими и гидробиологическими условиями, вследствие чего питание выловленных здесь стерлядей рассматривается особо. Впадение трех рек — Елнати, Немды и Уньки — создает здесь сложные течения, благодаря которым какое-то количество бентоса (в основном тендипедиды), видимо, сносится ниже района Юрьевца (по данным Ф. Д. Мордухай-Болтовского, 1961). В 1956 г. изменения в бентосе здесь еще не были достаточно выражены, и питание стерляди было таким же, как на среднем участке. В 1958 г. в желудках стерляди из района Елнати были обнаружены в значительном количестве (до 29.1% от общего веса) крупные и мелкие типичные планктические ракообразные: *Bosmina coregoni*, *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus* и *Daphnia hyalina*, причем наполнение желудков было очень слабым. Описаний случаев питания крупной стерляди подобными ракообразными нами в литературе не встречено. Даже молодь осетровых питается планктоном только в самые

первые дни своей жизни (Остроумов, 1911; Лукин, 1949; Зарянова, 1953; Аристовская 1954; Эпштейн, 1954). Такое питание взрослой стерляди, несомненно, должно рассматриваться как вынужденное. Плохое питание сразу же отразилось на росте рыб этого района. Средние приросты за 1958 г. снизились в два с лишним раза против 1956 г. (Антонова, 1958).

В литературе распространено мнение о чрезвычайно широкой пищевой пластичности стерляди (Лукин, 1949; Аристовская, 1954).

Согласно литературным данным, стерлядь предпочитает кормиться на участках с твердым каменистым грунтом и хорошей проточностью (Кулемин, 1944; Лукин, 1949; Аристовская, 1954). Наши уловы стерляди в Горьковском водохранилище также были приурочены к местам с галечным грунтом. Случаев попадания стерляди в невод в течение 1956—1959 гг. вообще не наблюдалось.

По имеющимся данным, биомасса бентоса нижнего участка Горьковского водохранилища к осени 1956 г. составляла 12 г/м². В 1957 и 1958 гг. биомасса тендипедид снизилась, но продолжала оставаться более высокой, чем в реке, что, несомненно, создало благоприятные условия питания бентофагов. Тем не менее стерлядь ушла из нижнего участка и продолжает постепенно покидать те районы, где происходит разрушение речных биоценозов.

Относительно состава поедаемых стерлядью организмов в литературе существует мнение о ее питании малоподвижными формами (Остроумов, 1911; Лукин и Ляхов, 1937; Лукин, 1949). Однако наши данные показывают, что даже такие чрезвычайно подвижные формы как *Acanthocyclops* легко могут становиться добычей стерляди. Весовое количество этого рачка в питании стерляди, по нашим материалам, колебалось от 4.9 до 74.5% (табл. 2, 3). Анализируя состав поедаемых стерлядью животных, нужно отметить, что подавляющее большинство их — обитатели придонных слоев воды и поверхности дна. По-видимому, стерлядь в отличие от леща, густеры и плотвы не роется в поверхностном слое грунта в поисках пищи. Так, нами не отмечено ни одного случая питания стерляди олигохетами. При нахождении в желудке стерляди тендипедид обращает внимание, что пищевой комок характерно отличается от такового из желудков леща. Лещ вместе с тендипедами заглатывает то или иное количество детрита. Стерлядь же поедает лишь личинок, обитающих на поверхности дна, затопленных деревьях, корягах, в самом поверхностном слое грунта (*Limnochironomus*, *Procladius*, *Ablabesmyia*), либо личинок, вымываемых течением.

Таким образом, слабое использование стерлядью кормовых участков водохранилища — ее приуроченность к районам с твердым грунтом и хорошей проточностью, а также неполное использование кормовых возможностей нагульных участков, — питание только формами, обитающими на поверхности дна, — все это не позволяет характеризовать стерлядь как вид, обладающий широкой пищевой пластичностью. Это подтверждается составом кормовых объектов стерляди, насчитывающим всего 30 видов, тогда как, например, в кишечниках густеры из Горьковского водохранилища обнаружено 88 видов, леща — 42 вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В связи с образованием Горьковского водохранилища ареал стерляди сократился. В настоящее время стерлядь исчезла из нижнего расширенного участка и встречается теперь лишь выше устья реки Елнати.

Исчезновение стерляди из нижнего участка связано со сложившимися здесь неблагоприятными условиями нереста и нагула: с разрушением реофильных биоценозов.

В верхнем участке основным кормовым объектом стерляди являются личинки ручейников *Hydropsyche ornata*.

В среднем участке стерлядь питается личинками ручейника *Neureclipsis bimaculata*. Существенным компонентом питания стерляди на среднем участке является *Acanthocyclops viridis*. Количество этого рачка в осеннем питании резко возрастает.

Несмотря на вспышку численности и увеличение биомассы мотыля в 1956—1957 гг. на расширенном участке, в питании стерляди роль *Tendipes* была ничтожна.

На участке впадения реки Елнати летом 1958 г. наблюдались случаи питания взрослой стерляди планктонными ракообразными, которые следует рассматривать как вынужденные.

Стерлядь в возрасте старше 8 лет размером более 450 мм переходит на питание моллюсками (*Sphaeriidae*, *Viviparus*).

В Горьковском водохранилище стерлядь придерживается участков русла реки с твердыми грунтами и проточностью и не выходит на вновь затопленные участки.

На местах нагула стерлядь поедает малоподвижных и достаточно быстрых животных, обитающих в придонных слоях воды или на поверхности дна и различных затонувших предметах.

Слабая пищевая пластичность стерляди является одним из важных факторов, вызывающих постепенное сокращение численности этого ценного вида в Горьковском водохранилище. Небольшие запасы ее сохраняются лишь выше Ярославля, а также в верхних районах среднего участка.

ЛИТЕРАТУРА

- Аристовская Г. В. 1935. К вопросу о питании некоторых волжско-камских рыб. Тр. Тат. отд. ВНИОРХ, вып. II, Казань.
- Аристовская Г. В. 1954. Питание рыб бентофагов Средней Волги и их пищевые взаимоотношения. Тр. Тат. отд. ВНИОРХ, вып. 7, Казань.
- Зарянова Е. Б. 1953. Результаты выращивания молоди осетровых комбинированным методом с применением бассейнов ВНИРО. Тр. Саратов. отд. Каспийск. филиала ВНИРО, т. II.
- Кожевников Г. П. 1957. О ходе формирования ихтиофауны Горьковского водохранилища в первый год его существования. Рыбн. хоз., № 7.
- Кулемин А. А. 1944. Промысловая ихтиофауна бассейна Верхней Волги в связи с проблемой рыбохозяйственного освоения Рыбинского водохранилища. Уч. зап. Ярослав. пед. инст., т. XXV, вып. II, Ярославль.
- Лукьян А. В. 1949. Основные черты экологии осетровых в Средней Волге. Тр. общ. естествоисп. при Казан. унив., т. 57, вып. 3—4.
- Лукьян А. В. и С. М. Ляхов. 1937. Биологический анализ промысловых уловов налима. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. унив., т. IV, вып. 1—2.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. и А. Ф. Гунько. 1959. Донная фауна Горьковского водохранилища в первый год существования водоема. Тр. инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5).
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1961. Процесс формирования бентоса в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Наст. выпуск.
- Остроумов А. А. 1911. Периодичность роста стерляди. Тр. общ. естествоисп. при Казанск. унив., т. 43, вып. 4.
- Эпштейн Б. М. 1954. Питание молоди осетровых р. Куры. Тр. Конф. по вопросам рыбн. запасов р. Куры в связи со строительством мингечаурск. гидроузла г. Баку.

Л. Ф. Шентякова

ПРИМЕНЕНИЕ СПОСОБА ЧЕБЫШЕВА К МЕТОДИКЕ РЕКОНСТРУКЦИИ РОСТА РЫБ ПО ЧЕШУЕ

В связи с расширением работ по изучению динамики численности рыб и прогнозированию уловов возросла необходимость усовершенствования методов расчисления роста рыб за прожитые годы.

Нами критически пересмотрены существующие способы реконструкции роста рыб по чешуе, причем особое внимание уделено тем из них, которые до сих пор не были подробно проанализированы: способ К. Сегерстрёля (Segersträl, 1933), Ф. И. Вовка (1955), Э. Шиндовского и Ф. Теша (Schindowski und Tesch, 1957), отчасти способ Г. Н. Монастырского (1926, 1930). На основании этого анализа мы пришли к выводу, что главные недостатки существующих методов заключаются в несовершенной технике математической обработки результатов наблюдений и неизученности внутривидовых особенностей соотношения роста тела и чешуи рыб. Этот недостаток выявился в связи с необходимостью унифицировать методику обратного расчисления роста рыб, т. е. сделать ее пригодной для каждого вида рыб из разных водоемов.

В данной работе предлагается усовершенствование техники интерполяции при обработке экспериментальных (наблюденных) данных. Вопрос о внутривидовой специфичности линии регрессии по рассматриваемым признакам остается пока открытым.

Наличие корреляции между ростом тела рыбы и ее чешуи доказано многочисленными исследованиями, начатыми еще в 1900 году Э. Вальтером (Walter, 1900). Подгонка диаграммы распределения эмпирических точек к прямой линии, как это делал Э. Леа (Lea, 1910), не увенчалась успехом. Последующая разработка целого ряда поправок к способу Леа (Терещенко, 1913; Meek, 1916; Molander, 1918; Lee, 1920; Segersträl, 1933) не исправила главного недостатка метода, так как линия регрессии в виде прямой не совпадает для большинства рыб с расположением точек на диаграмме распределения. Эмпирические точки, отражающие корреляционную связь между ростом тела рыбы и ее чешуи, распределяются на диаграмме разбросанно вокруг линии регрессии, которую можно найти различными способами, отличающимися степенью приближения построенной линии ко всем точкам диаграммы распределения, т. е. величиной основного отклонения (σ). Существует три основных способа выведения эмпирической кривой: графический, среднего арифметического и способ наименьших квадратов. Наиболее примитивный прием, графический, в упрощенном виде и был применен Леа. К применению этого способа свел свои построения и Ф. И. Вовк (1955), другие исследователи применяли прием замены индивидуальных данных средне-арифметическими — К. Сегерстрёль (Segersträl, 1933), третьи выражали зависимость роста чешуи от роста тела

рыбы функциональной формулой — Шиндовский и Теш (Schindowski и. Tesch, 1957). Наконец, Г. Н. Монастырский (1930) предложил применить логарифмическую анаморфозу линии регрессии. Последняя, если бы она имела вид прямой, давала бы возможность рассчитывать непосредственно, пользуясь специальным прибором, разработанным Г. Н. Монастырским (1930).

Справедливо установив, что логарифмическая анаморфоза эмпирической кривой, отражающей соотношение роста чешуи и тела рыб непрямолинейна, А. В. Лукин (1951) и Ф. И. Вовк (1955) не показали математическую природу этого явления. Преобразование эмпирической кривой на логарифмической сетке в прямую линию может иметь место только в случае, если в обычном масштабе эмпирическая кривая имела форму параболы или гиперболы. Анализ существовавших тогда диаграмм распределения эмпирических точек давал уже право Г. Н. Монастырскому (1930) сделать правильный вывод, что указанные точки не укладываются в параболу. Поэтому и логарифмическая анаморфоза такой кривой не должна иметь форму прямой, что и подтвердили дальнейшие исследования. Большинство исследователей, пользовавшихся методом Монастырского, имело дело со старшими возрастными группами рыб, а если метод применялся для молоди, то всегда отмечались большие расхождения рассчитанных размеров с наблюдаемыми (Штейнфельд, 1949; Лукин, 1951; Вовк, 1955).

Сегерстрёл (1933) на основании так называемых «нормальных радиусов чешуй», т. е. средних для определенной размерной группы, строит «поправочную кривую» которая дает возможность исправлять рассчитанные по Леа длины рыб. Номограмма состоит из двух шкал (рис. 1) — левая вдвое короче правой, и на ней отложены длины рыб, на второй — радиусы чешуи, характерные для определенных классов длин рыб. Правая шкала и концы радиусов измеряемой чешуи (y_1, y_2, \dots) соединены радиусами-векторами, выходящими из произвольно выбранной точки на оси абсцисс. На пересечении радиусов с линиями, изображающими длины рыб, отложенными на ординатах, получаются точки, совокупность которых дает «поправочную кривую».

Сегерстрёл строит свою коррекционную кривую, пользуясь только способом среднего арифметического, что снижает ценность метода.

По другому пути пошел Ф. Теш (Schindowski и. Tesch, 1957). Используя эмпирическую кривую Сегерстрёля, он со своим соавтором, математиком Шиндовским, предложил способ выравнивания этой кривой с помощью полинома Лоренца. Полиномы Лоренца, приведенные в специальных таблицах, авторы подставляют в многочлен обычного вида и способом наименьших квадратов определяют коэффициенты многочлена, например

$$a_0 = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N Or_i,$$

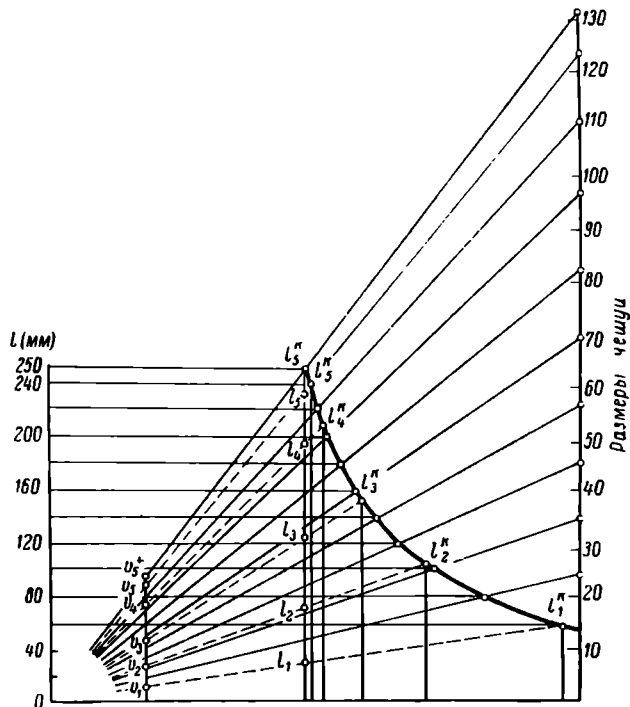
где a_0 — коэффициент многочлена, $Or = y_i$ — радиусы чешуй, средние для определенных классов длин. Длины даются в следующих эквидистантных значениях

$$N \text{ нечетное: } x_i = -\frac{N-1}{2}; -\frac{N-3}{2} \dots -2; -1; 0; +1; \\ +2 \dots \frac{N-3}{2}; \frac{N-1}{2};$$

N четное: $x_i = -(N-1); -(N-3) \dots -3; -2; -1; 0; +1; +2; \dots$
где N — число классов длин, x — длины рыб.

С помощью того же полинома для каждого значения x , рассчитывается соответствующее значение y . Все расчеты весьма усложнены несовершенством метода Лоренца. Отсутствует вычисление основной ошибки, а следовательно, не доказана правильность построения линии регрессии.

Проанализируем способ, предложенный Ф. И. Вовком (1955). Принцип построения эмпирической кривой у него тот же, что и у Сегерстрёля. А именно: линия регрессии строится на основании диаграммы распределения эмпирических точек, нанесенных на оси координат в обычном масштабе. Отличие заключается в технике построения графика: Сегерстрёль



автором симметричности диаграммы распределения эмпирических точек, в форме медианы. Об асимметрии диаграммы распределения эмпирических точек говорит изменение среднего радиуса чешуй в популяциях, в разной степени подверженных влиянию промысла, который, выбирая более крупных рыб, меняет характер эмпирической кривой. Другие факторы, например «компенсационный рост» отставших на первом году жизни особей, тоже может влиять на характер эмпирической кривой. Из математической статистики известно, что диаграмма распределения эмпирических точек в случае отсутствия прямой пропорциональности между x и y вообще редко бывает симметрична.

Следовательно, предложенное Ф. И. Вовком построение линии регрессии как медианы не оправдано. Одним из недостатков этого построения является большой удельный вес элемента графической подгонки. В частности, обводы диаграммы распределения эмпирических точек строятся от руки, т. е. на глаз устанавливаются пределы изменчивости признака, на глаз выравнивается сама медиана.

Вышеприведенный анализ методов реконструкции роста рыб по чешуе подтверждает наше высказывание в начале работы, что одним из основных недостатков методики расчисления роста рыб за прожитые годы является недостаточная разработанность техники интерполяции.

Как анализируются разобранные выше методы в других странах?

Метод Монастырского в Чехословакии сравнивали с методом Леа в последние годы Е. Балон (1955), Л. Хохман (Hochman, 1956) и М. Либосварский (Liboswarski, 1956). Но они свели анализ к сравнению результатов расчисления по обоим методам с фактическими размерами рыб. При этом работы проведены на очень небольшом фактическом материале. Л. Хохман, изучая язя, приходит к выводу, что метод Монастырского более точен. М. Либосварский нашел лучшим метод Леа (изучал на примере голавля). Балон, исследуя плотву, применил три метода: Леа, Монастырского и Сегерстрёля — и пришел к выводу, что, если существует линейная связь, применим первый метод (Леа), а в остальных случаях применимы поправочные кривые, лучшая из которых — коррекционная кривая Сегерстрёля, но для практических целей достаточна точность метода Монастырского. Математического анализа сущности этих методов ни в одной из перечисленных работ нет, одним из наиболее веских аргументов для выбора метода выдвигается большая скорость производства расчислений.

Следовательно, за границей серьезной критики указанных методов не производилось. Поэтому мы предлагаем применить для построения линии регрессии способ Чебышева и графически изображать ее в логарифмическом масштабе. Преимущества логарифмического масштаба выявляются при сравнении диаграммы распределения эмпирических точек для соотношения длины тела и радиуса чешуи рыб в обычном (рис. 2) и логарифмическом (рис. 3, 4) масштабах, в последнем случае показаны диаграммы для леща из разных водоемов. Мы сравнили диаграммы распределения по лещу из Рыбинского, Горьковского, Камского водохранилищ, по судаку и плотве — из Рыбинского водохранилища и убедились, что во всех случаях в логарифмическом масштабе величина рассеяния точек незначительна и явно выступает основное направление диаграммы распределения, которая имеет изогнутую форму. Средне-арифметическая и медиана в логарифмическом масштабе, естественно, близки.

Логарифмическую сетку весьма просто построить способом, описанным Д. И. Опарным (1957).

Однако логарифмирование еще не дает возможности провести на диаграмме распределения эмпирических точек линию регрессии.

Как графическое осреднение, так и способ среднего арифметического не учитывают веса точек на диаграмме. Веса точек можно учесть только способом наименьших квадратов.

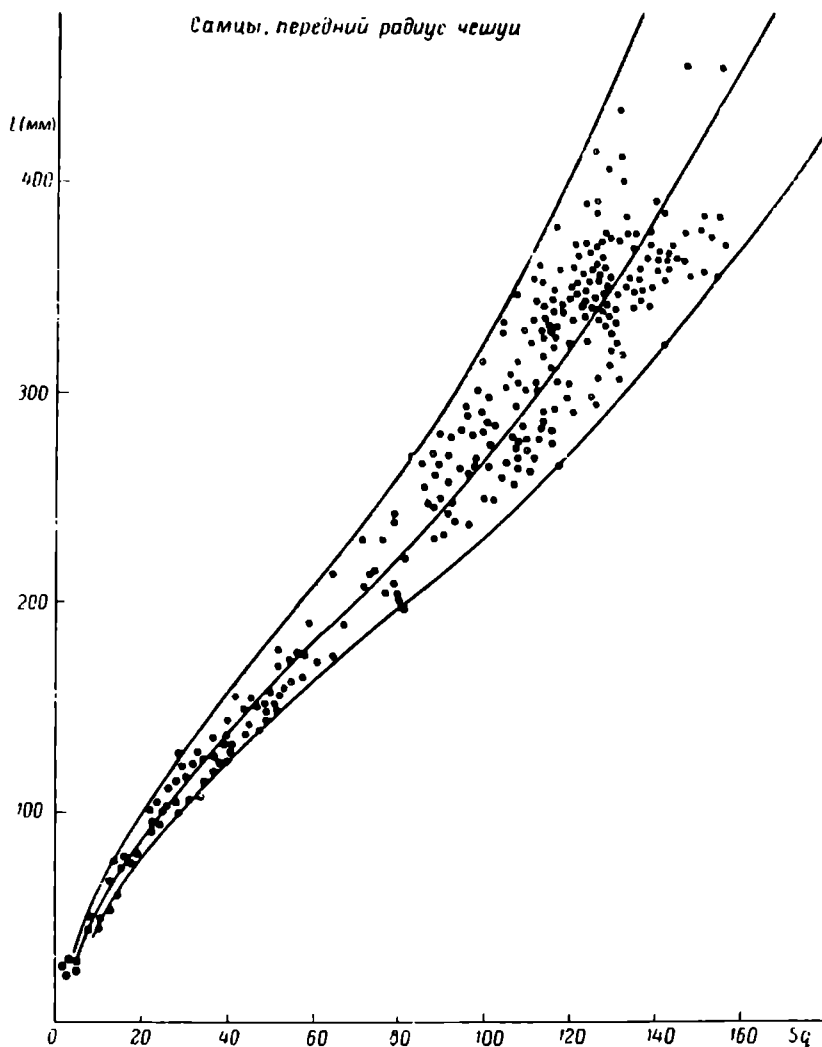


Рис. 2. Лещ Рыбинского водохранилища (диаграмма распределения эмпирических точек в абсолютных величинах — по Вовку).

Способ Чебышева, который применен нами для расчета линии регрессии, является наиболее совершенным из существующих приемов. Его преимущества заключаются в том, что он даст возможность постепенно повышать порядок кривых, причем вычисления для предшествующих степеней полностью используются в дальнейших расчетах. Кроме того, для каждой кривой того или иного порядка сразу вычисляется основная

Корреляционная решетка для леща Рыбинского

Длины рыб, в мм	Радиусы							
	15 10-20	25 21-30	35 31-40	45 41-50	55 51-60	65 61-70	75 71-80	85 81-90
28								
25-30	51		.					
63								
51-75	134	76						
88								
76-100	1	327	183	42	4			
113								
101-125		27	145	28	5			
138								
126-150			50	48	6	12		
163								
151-175			3	59	42	12		
188								
201-225				8	35	30	13	
213								
226-250					2	33	33	10
228								
251-275						4	34	60
263								
276-300							8	23
288								
301-325							1	5
313								
326-350							1	1
338								
351-375								1
363								
376-400								
388								
401-425								
413								
426-450								
463								
451-475								
488								
476-500								
Итого . .	186	430	381	185	94	79	90	100

ошибка, по которой можно определить степень приближения вычисленной кривой к наблюдаемым данным. Наконец, наличие удобных вычисленных вспомогательных таблиц делает все расчеты весьма легкими.

Интерполирование наиболее просто при равноотстоящих значениях аргумента, т. е. когда интервалы между x_0 , x_1 и т. д. равны. Поэтому наши данные скомпонованы по размерным группам радиусов чешуй (факторный признак) с применением для наглядности корреляционной решетки (табл. 1).

Расчет формулы для логарифмической анаморфозы способом Чебышева производится следующим образом: задаемся интерполяционной формулой в виде многочлена « n » степени (вычисление основной ошибки при этом по-

Таблица 1

дохранилища (Всего 2442 экз.)

пуи										
95 91—100	105 101—110	115 111—120	125 121—130	135 131—140	145 141—150	155 151—160	165 161—170	175 171—180	185 181—190	195 191—200
31	2									
53	26									
18	29	16	6							
9	36	53	30	14	4					
	20	57	93	48	14	3	1			
	6	20	43	54	42	12	3			
		6	17	29	30	17	10	7		
				6	14	12	2			1
								1		
								2		
110	119	152	189	151	104	44	16	10		1

кажет, на какой степени нужно остановиться, — последующая ошибка будет в этом случае очень близка предыдущей). Выше третьей степени многочлен встречается редко, а в наших вычислениях оказалось возможным, как увидим ниже, ограничиться второй степенью.

Многочлен будет иметь следующий вид

$$f(x) = k_0 + k_1\psi_1(x) + k_2\psi_2(x) + \dots + k_n\psi_n(x);$$

где $k_0 = \frac{\sum y_n}{n}$; $k_1 = \frac{\sum y_n \psi_1(x_n)}{\sum \psi_1^2(x_n)} \cdot \psi_1(x)$ и т. д.

Следовательно, k равно сумме произведений заданных y на значения соответствующих функций $\psi_n(x)$, деленной на сумму квадратов значе-

ний $\psi_n(x)$. Значения $\psi_n(x)$ и $\sum \psi_n^2(x_n)$ для n членов даны в специальных таблицах (Митропольский, 1931), внизу соответствующих граф даны суммы квадратов $\sum \psi_n^2(x)$, причем $\psi_1(x) = x - \frac{n+1}{2}$; $\psi_2(x) = \left(x - \frac{n+1}{2}\right)^2 - \frac{n^2-1}{12}$; $\psi_3(x) = \left(x - \frac{n+1}{2}\right)^3 - \frac{3n^2-7}{20}\left(x - \frac{n+1}{2}\right)$; основные ошибки для каждой степени многочлена вычисляются по формуле $\sigma = \sqrt{\frac{\sum n}{n - (n+1)}}$, а $\Sigma_n = \Sigma_{n-1} - \frac{(\sum y_n (n\psi_n)^2)}{\sum (C_n \psi_n)^2} = \Sigma_{n-1} - k^2 \sum (C_n \psi_n)^2$; $\Sigma_0 = \sum y_n^2 - \frac{(\sum y_n)^2}{n}$.

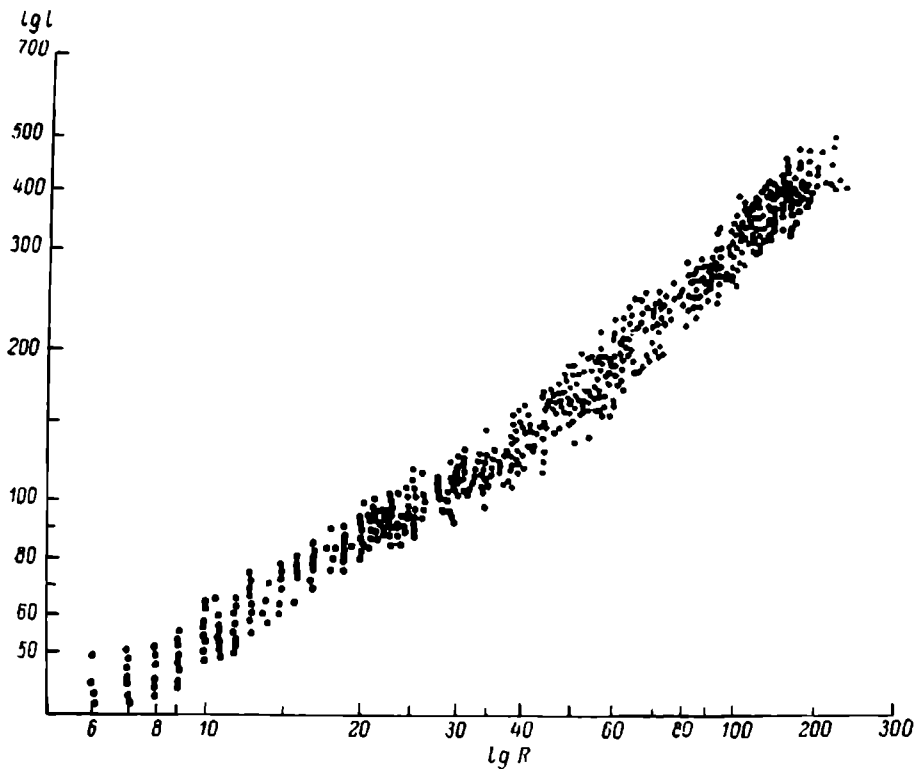


Рис. 3. Лещ Рыбинского водохранилища (диаграмма распределения эмпирических точек в логарифмическом масштабе).

Приводим пример расчета формулы логарифмической анаморфозы линии регрессии для леща Рыбинского водохранилища по способу Чебышева. В табл. 2 приведены эмпирические данные по среднему арифметическому радиусов чешуй и соответствующие им размерные группы рыб. В табл. 3 показаны уменьшенные в десять раз целые средние арифметические длины рыб, взятые из табл. 2 (графа y — результативный признак) и соответствующие им средние арифметические радиусы чешуй (графа x — независимая переменная). Округление в данном случае вполне допустимо, что подтверждается совпадением (см. ниже) рассчитанных и наблюдаемых данных по y . Уменьшением цифр максимально упрощаем расчеты. Данные с недостаточным количеством

исследованных экземпляров рыб (две последние строки в табл. 2) исключаем. Затем составляется остальная часть табл. 3, как это описано для способа Чебышева (Митропольский, 1931).

I. Вычисление параболы нулевого порядка: данные берутся из табл. 3. $\sum y_n = 350$ (1-й столбец); находим $y = \frac{\sum y}{n} = \frac{350}{15} = 23.3$; т. е. уравнение (I): $f(x) = 23.3$ (n — число членов ряда). $\sum y_n^2 = 9906$ (стол-

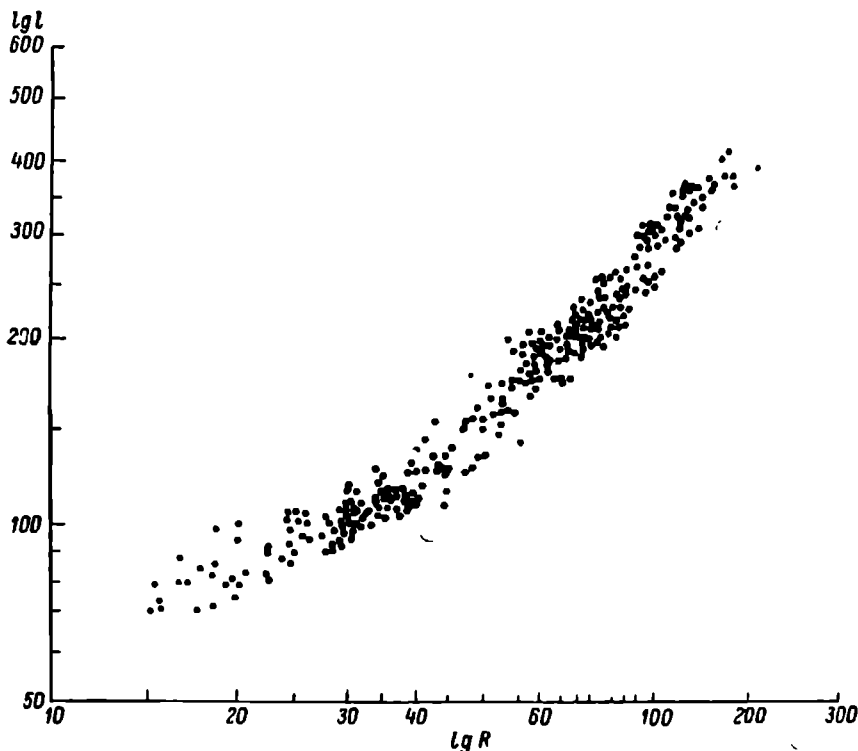


Рис. 4. Лещ Камского водохранилища (диаграмма распределения эмпирических точек в логарифмическом масштабе).

бец 2-й), устанавливаем сумму квадратов разностей между наблюдаемыми значениями нашей функции и определяемыми уравнением параболы первого порядка

$$\Sigma_0 = \sum y_n^2 - \frac{(\sum y_n)^2}{n} = 9906 - \frac{350^2}{15} = 1740;$$

далее вычисляем основную ошибку

$$\sigma_0 = \sqrt{\frac{\Sigma_0}{n-1}} = \sqrt{\frac{1740}{14}} = \sqrt{124.8} \approx 11.15.$$

II. Вычисление параболы первого порядка (прямой)

$$\sum C_1 \psi_1 y_n = 695 \text{ (5 столбец); } \sum (C_1 \psi_1)^2 = 280 \text{ (4 столбец); } \frac{\sum C_1 \psi_1 y_n}{\sum (C_1 \psi_1)^2} = \frac{695}{280} = 2.48;$$

полученное частное умножаем на $C_1 \left(x - \frac{n+1}{2}\right)$, т. е.

$$\frac{\sum C_1 \psi_1 y_n}{\sum (C_1 \psi_1)^2} \cdot C_1 \left(x - \frac{n+1}{2}\right) = 2.48 \left(x - 8\right) = 2.48x - 19.84.$$

Таблица 2

Группировка данных по размерным категориям для леща Рыбинского водохранилища

Размерные группы			Число исследован- ных рыб	Возраст рыб в пробах
радиусы чешуи		длины рыб		
в делениях окулярмикро- метра	среднее арифмети- ческое	среднее арифмети- ческое		
10—20	15.6	53.4	186	0+, 1+, 2+
21—30	25.5	84.2	430	1+, 2+
31—40	33.9	106.1	381	1+, 2+, 3+, 4+
41—50	44.9	135.9	185	1+, 2+, 3+, 4+
51—60	52.5	166.4	94	2+, 3+, 4+, 5+
61—70	65.8	198.4	79	3+, 4+, 5+, 6+
71—80	73.8	221.7	90	3+, 4+, 5+, 6+
81—90	86.0	245.4	100	4+, 5+, 6+ до 9+
91—100	94.6	265.3	110	с 4+ до 10+
101—110	106.8	302.9	119	с 5+ до 12+
111—120	115.7	327.2	152	с 6+ до 12+
121—130	125.5	341.0	189	с 9+ до 14+
131—140	138.0	358.2	151	с 9+ до 14+
141—150	147.2	374.6	104	с 9+ до 14+
151—160	154.8	391.2	44	с 10+ до 14+
161—170	183.4	447.5	16	10+ по 15+
171—180	173.7	405.5	10	11+ по 15+
181—190	200.0	414.0	1	11+
191—200	205.0	512.0	2	16+

Таблица 3

Лещ Рыбинского водохранилища
(Схема вычисления теоретической кривой по методу Чебышева; приняты
выравненные данные)

v	v^2	$C_1\psi_1$	$C_1\psi_1v_n$	$3C_2\psi_2$	$C_2\psi_2v_n$	x	Коли- чество эквива- лентов
5	25	-7	-35	+91	+ 455	1.0	186
8	64	-6	-48	+52	+416	2.0	430
10	100	-5	-50	+19	+ 190	3.0	381
13	169	-4	-52	- 8	- 104	4.0	185
16	256	-3	-48	-29	- 464	5.0	94
19	361	-2	-38	-44	- 836	6.0	79
22	484	-1	-22	-53	-1166	7.0	90
24	576	0	0	-56	-1344	8.0	100
26	676	+1	+26	-53	-1378	9.0	110
30	900	+2	+60	-44	-1320	10.0	119
32	1024	+3	+96	-29	- 928	11.0	152
34	1156	+4	+136	- 8	- 272	12.0	189
35	1225	+5	+175	+19	+ 665	13.0	151
37	1369	+6	+222	+52	+1924	14.0	104
39	1521	+7	+273	+91	+3549	15.0	44
350 Σv_n	9906 Σv^2	280 $\Sigma (C_1\psi_1)^2$	+695 $\Sigma C_1\psi_1v_n$	37128 $\Sigma (C_2\psi_2)^2$	- 613 $\Sigma C_2\psi_2v_n$		

Найденный результат прибавляем к правой части уравнения (I)

$$2.48x - 19.84 + 23.3 = 2.48x + 3.46;$$

т. е. уравнение (II): $f_1(x) = 2.48x + 3.46$; определяем сумму

$$\Sigma_1 = \Sigma_0 - k_1^2 \Sigma(C_1 \psi_1)^2 = 1740 - 2.48^2 \cdot 280 = 1740 - 1722 = 18.$$

Вычисляем основную ошибку

$$\sigma_1 = \sqrt{\frac{\Sigma_1}{n-2}} = \sqrt{\frac{18}{13}} = \sqrt{1.3} \approx 1.14.$$

III. Вычисление параболы второго порядка: сумма в 7 столбце = $\Sigma C_2 f_2 y_n = -613$; а $\Sigma (C_2 \psi_2)^2 = 37128$; делим первую сумму на вторую:

$$\frac{\Sigma C_2 f_2 y_n}{\Sigma (C_2 \psi_2)^2} = \frac{-613}{37128} = -0.016; \text{ полученное частное умножаем на: } C_2 \left[\left(x - \frac{n+1}{2} \right)^2 - \frac{n^2-1}{12} \right]; C_2 = 3;$$

$$\frac{\Sigma C_2 f_2 y_n}{\Sigma (C_2 \psi_2)^2} = C_2 \left[\left(x - \frac{n+1}{2} \right)^2 - \frac{n^2-1}{12} \right] = -0.016 \cdot 3 \left[(x-8)^2 - \frac{15^2-1}{12} \right] =$$

$$= -0.048 [x^2 - 16x + 64 - 18.6] = -0.048x^2 + 0.77x - 2.17.$$

Прибавляем полученный результат к правой части уравнения параболы первого порядка

$$-0.048x^2 + 0.77x - 2.17 + 2.48x + 3.46 = -0.048x^2 + 3.25x + 1.29;$$

т. е. уравнение (III): $f_3(x) = -0.048x^2 + 3.25x + 1.3$. Определяем $\Sigma_2 = \Sigma_1 - k_2^2 \Sigma(C_2 \psi_2)^2 = 18 - 0.048^2 \cdot 37128 = -67.5$.

В этом случае (Митропольский, 1931), как видим, можно остановиться на параболе второго порядка, которая изображается плавной кривой (рис. 5).

Вычисляем y на основании установленной формулы и сопоставим их с наблюдаемыми значениями y . Данные по x из табл. 3 подставляем в формулу (III)

$$y_1 = -0.048 \cdot 1 + 3.25 \cdot 1 + 1.3 = 4.5;$$

$$y_2 = -0.048 \cdot 4 + 3.25 \cdot 2 + 1.3 = 7.6;$$

$$y_3 = -0.048 \cdot 9 + 3.25 \cdot 3 + 1.3 = 10.6;$$

$$y_4 = \text{и т. д. (табл. 4)}.$$

Как видим из табл. 4, наблюдаемые и рассчитанные значения y выражаются цифрами одного порядка. Большого совпадения и не может быть, так как мы упрощали расчеты по x и базировались на средних величинах.

Нужно очень внимательно относиться к группировке эмпирических данных в соответствующее число членов ряда. Все размерные группы должны быть распределены в строгой последовательности. Повторяющиеся или очень близкие, одновременно по x и по y , группы нужно объединить и вычислить их средние. Только после этого можно приступить к нахождению значений $C_1 \psi_1$ и $C_2 \psi_2$ по таблицам Чебышева.

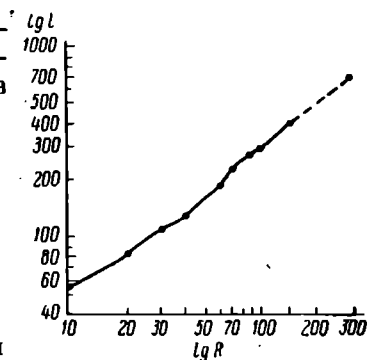


Рис. 5. Лещ Рыбинского водохранилища (теоретическая линия регрессии, вычисленная по способу Чебышева).

Наносим на график (рис. 5) в логарифмическом масштабе расчисленные данные (табл. 4). Вычисленная нами способом Чебышева формула (III) наиболее совершенно отражает зависимость между ростом радиуса чешуи и длины рыбы. Сумма квадратов отклонений всех точек диаграммы распределения от построенной нами линии регрессии наименьшая, это основа данного способа.

Для изучения характера эмпирической кривой соотношения роста тела и чешуи в разном возрасте рыб и удобства техники расчислений строим кривую в логарифмическом масштабе, преимущества которого заключаются не только в перечисленных выше свойствах, но и в более выравненной динамике рассматриваемых признаков. Полученная анаморфоза дает наиболее полное представление о процессе роста тела рыб и, соответственно, роста чешуи.

Таблица 4

Сравнение вычисленных
и наблюдаемых длин рыб

Наблю- денные y	Вычис- ленные y	Наблю- денные y	Вычис- ленные y
5.34	4.5	26.53	26.72
8.42	7.60	30.29	29.07
10.61	10.60	32.72	31.32
13.59	13.64	34.10	33.48
16.64	16.37	35.82	35.54
19.84	19.10	37.46	37.50
22.17	21.74	39.12	39.37
24.54	24.28		

Предложенный метод построения линии регрессии изучаемых признаков может быть использован для построения номограммы любого типа, после чего отпадает необходимость повторять расчеты по способу Чебышева для реконструкции роста рыб данного вида из одной популяции.

В заключение нужно сказать, что в математической статистике способ Чебышева применяется широко, однако для усовершенствования техники интерполяции в ихтиологических исследованиях он еще не употреблялся. Можно рекомендовать его применение и во всех других случаях, когда необходимо интерполировать линию регрессии с соответствующей точностью.

Пользуюсь случаем сердечно поблагодарить за ценные консультации и внимание к моей работе профессоров П. В. Терентьева и Д. И. Опарина, а также других специалистов, оказавших мне помощь в освоении приемов математической статистики.

ЛИТЕРАТУРА

- Б а л о н Е. 1955. Рост плотвы и ревизия главных методов его определения. Брати-
слава.
В о в к Ф. И. 1955. О методике реконструкции роста рыб по чешуе. Тр. биол. ст. «Бо-
рок», в. 2.
К о н о в а л о в а Л. Ф. 1952. Биологические особенности окуня, как компонента
озерной ихтиофауны. Автореферат диссертации. Мосрыбвуз.
К о н о в а л о в а Л. Ф. 1955. Особенности биологии размножения окуня. Тр. биол.
ст. «Борок», в. 2.
П у к и н А. В. 1951. К методике определений темпа роста судака. Тр. Тат. отд.
ВНИОРХ, в. 6.
М о н а с т ы р с к и й Г. Н. 1926. К методике определения темпа роста рыб по изме-
рениям чешуи. Сб. статей по методике определения возраста и роста рыб Сиб.
ихтиол. лаборатории.
М о н а с т ы р с к и й Г. 1930. О методах определения линейного роста рыб по чешуе.
Тр. инст. рыбн. хоз., т. V, в. IV.
М и т р о п о л ь с к и й А. К. 1931. Техника статистического исчисления. М.
М о р о з о в А. В. 1946. Об экспоненциальном и параболическом росте. Уч. зап.
Саратовск. гос. унив., т. XVI, в. 1.

- О п а р и н Д. И. 1957. Корреляционные исчисления в логарифмах в методике ихтиологических исследований. Тр. Мосрыбвтуза, в. 8.
- О п а р и н Д. И. 1957. Применение логарифмических масштабов в рыбохозяйственной и ихтиологической статистике. Тр. Мосрыбвтуза, в. 8.
- О п а р и н Д. И. 1958. Применение корреляционных исчислений в ихтиологических исследованиях. Тр. Мосрыбвтуза, в. 9.
- Т е р е щ е н к о К. К. 1913. Вобла, ее рост и плодовитость. Тр. Астраханск. ихтиол. лаб., т. III, в. 2.
- Т ю р и н П. В. 1927. О зависимости между длиной рыбы и ее весом. Тр. Сибирск. ихтиол. лаб., т. II, в. 3.
- Ч у г у н о в а Н. И. 1959. Методика изучения возраста и роста рыб. Изд. «Сов. Наука», М.
- Ш е н т я к о в а (Коновалова) Л. Ф. 1959. Некоторые особенности роста окуни. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1.
- Ш т е й н ф е л ь д А. А. 1949. Густера Средней Волги и ее значение в рыбном хозяйстве. Тр. Тат. отд. ВНИОРХ, в. 5.
- H o c h m a n L. 1956. O restu jelce jesena (*Leuciscus idus*) v rece Dyji. Zool. listy V, № 4.
- L e a E. 1910. On the methods used in the herring investigations. Publikat. Circonstance du Cons. № 53.
- L e e R. 1920. A review of the methode of age and growth determination in fishes by means of scales. Ministry Agr. and Fish. Fishery Investig., Ser. 2., 4/2, London.
- L i b o s w a r s k i M. 1956. Růst jelce tlouště (*Leuciscus cefalus*) a revise dvou hlavních method jeho zpětného stanovení. Zool. listy, V, № 4.
- M e e k A. 1916. The scales of the herring investigations. Report of the Dove marine laboratory. Culler Coat., vol. V.
- M o l a n d e r A. 1918. Studies in the herring, especially with regard to the examination of the scales for determining its growth. Svenska hydrogr.-biol. Kommis. skrifter 6. Göteborg.
- S e g e r s t r ä l e C. 1933. Über scalimetrische Methoden zur Bestimmung des linearen Wachstums bei Fischen, Acta Zool. Fennika, 15.
- S c h i n d o w s k i E. u. F. Tesch. 1957. Methodisches zur Wachstumsrückberechnung; erläutert am Beispiel von *Lucioperca sandra* C. u. Val., *Perca fluviatilis* Lund, *Salmo trutta fario* L. Zeitschrift für Fischerei, 3/4, Bd. V.
- W a l t e r E. 1900. Altersberechnung des Karpfens nach der Schuppe. Fischerei Zeitung, 3.
-

И. В. Баранов

ТЕРМИЧЕСКИЙ И ГИДРОХИМИЧЕСКИЙ РЕЖИМ ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Термические и гидрохимические исследования до сооружения плотины Горьковской ГЭС проводились нами в 1954—1955 гг. в семи районах, характеризовавших р. Волгу, устьевые районы главнейших притоков и пойменные водоемы. Такими районами являлись: 1) Волга и ее притоки вблизи г. Рыбинска — верхняя граница подпора Горьковского водохранилища; 2) Волга против Константиновки, где и до сего времени производится сброс стоков нефтеперегонным заводом им. Д. И. Менделеева; 3) район Ярославля и Костромы; 4) район Кинешмы; 5) район Юрьевца; 6) район Катунок и 7) район Чкаловска. Последние три разреза в пределах рассматриваемой территории характеризовали участок Волги с наиболее развитой пойменной системой.

После сооружения ГЭС и по мере залития ложа водохранилища в те же сезоны 1956—1959 гг. работы в упомянутых районах были продолжены. К ним прибавились исследования в приплотинном плёсе, на поперечном разрезе против Пучежа и Сокольского, в устьях рр. Елнати и Унжи. Мы считаем, что обозначенными на рис. 1 разрезами охвачены все наиболее разнообразные и характерные участки Волги, ее притоки и само ложе водохранилища.

До зарегулирования стока волжских вод против Городца основной задачей наших исследований являлось выяснение химического состава вод, на основе которого будет происходить формирование гидрохимического режима водохранилища. Такая необходимость диктовалась тем, что предварительное ознакомление с опубликованными по этому вопросу материалами показало их крайнюю фрагментарность, пестроту в методике отбора проб воды и анализов. Почти полностью отсутствовали какие-либо сведения о зимнем режиме Волги, о пойменных водоемах и характере промышленных стоков. Наличие же материалы имеют пятнадцати-двадцатилетнюю давность и, естественно, не отражают современного гидрохимического режима характеризуемого участка Волги, и тем более притоков, в частности устьевых участков, близ которых здесь преимущественно расположены крупные населенные пункты. Кроме того, для выяснения биогидрохимического режима водохранилища на первых и последующих его этапах необходимо было произвести химический анализ подлежащих затоплению почв, а также наземной растительности, так как а priori можно было предположить, что при распаде последней повышаются бактериальные процессы и в первые годы вода в той или иной мере обогащается некоторыми биогенными элементами.

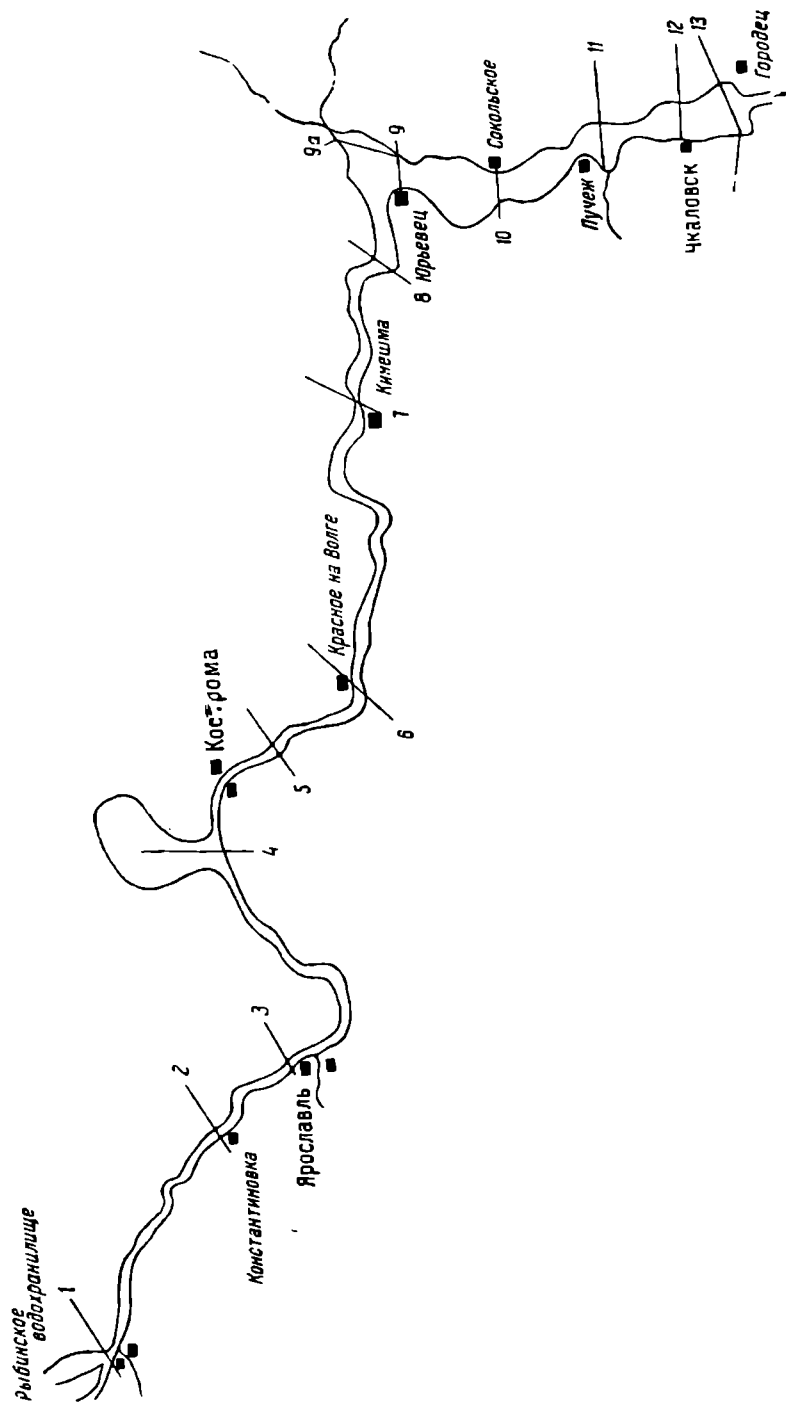


Рис. 1. Схема Горьковского водохранилища с обозначением пунктов, в которых производились комплексные исследования в 1956—1959 гг.

В водах Волги и ее притоков в 1954—1955 гг. определялись температура и pH; содержание O_2 , CO_2 , HCO_3 , P, SiO_2 , NH_4 , NO_2' , NO_3' , Cl' , SO_4'' , Ca'' , Mg'' , Fe, перманганатная окисляемость, прозрачность, в некоторых пунктах биохимическое потребление кислорода и мутность.¹ В бытовых условиях было сделано 55 станций, выполнено 700 анализов, отобрано и обработано 15 образцов грунта.

В 1956—1959 гг., уже при исследовании водохранилища, к перечисленным анализам мы добавили ряд опытов по выяснению интенсивности фотосинтеза планктона в естественных условиях методом Г. Г. Винберга (1934) и с добавочными порциями солей, содержащих минеральный фосфор, нитратный азот и железо (Баранов, 1949). Всего за 1956—1959 гг. сделано 200 станций, выполнено примерно 2800 различных химических анализов вод и грунта.

КРАТКАЯ МОРФОМЕТРИЧЕСКАЯ И ГИДРОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОЛГИ И ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Для создания Горьковского водохранилища Волга была перекрыта во второй половине 1955 г. При проектной отметке в пределах от Рыбинской плотины до Горьковской гидроэлектростанции она оказывается целиком в состоянии подпора. Длина этого участка составляет 434 км. Он расположен в области древнего оледенения среднерусской равнины (Справочник по водным ресурсам СССР, т. III. ч. I, 1936). В долине современной Волги обычно различают три террасы: верхнюю, среднюю и нижнюю, или современную. Образование двух первых террас связано с фазами таяния ледников, а третьей — с эрозионными и аккумулятивными процессами. Долина Волги в пределах преобладающей части Горьковского водохранилища промыта в ледниковых отложениях.

От Рыбинска до Костромы долина Волги развита слабо. Берега крутые и сложены преимущественно коренными породами. Перед Костромой пойма расширяется и местами достигает 4 км, тогда как выше ширина ее всего лишь 100—500 м. В районе Юрьевца русло Волги образует крутой изгиб к югу, ширина поймы достигает здесь 10—12 км.

В упоминаемом справочнике отмечается, что «направление долины Волги продолжает направление Унжи и имеет общий с ее долиной характер, очевидно являясь частью более древней долины Унжи». От Юрьевца до Городца правый берег Волги крутой, местами он достигал 45—55 м высоты. Левый берег отлогий. Почвенный покров в пределах рассматриваемой территории разнообразный. Вся долина Волги и ложе водохранилища покрыты четвертичными отложениями. В верховьях Шексны, Мологи, Волги и Тверды встречаются отложения каменноугольной эпохи в виде морских известняков и сланцевых глин с пластами угля. Четвертичное оледенение оставило в пределах формирующегося ложа водохранилища много глин, песка, галечника и валунов.

В условиях влажного климата в районе подпора поймы Волги от Рыбинска до Юрьевца широкое развитие получили сильно оподзоленные

¹ Автор выражает благодарность О. А. Некрасовой за помощь в работе при исследовании р. Волги и водохранилища в 1954—1959 гг.

почвы. Среди них преобладают суглинистые и супесчаные разновидности. Эти районы подвержены значительному промыванию атмосферными водами и легким скатом вод преимущественно в русловую часть Волги. Болотных массивов, за исключением поймы в окрестностях Костромы, мало.

В пойме от Юрьевца до Городца почвенный покров был представлен преимущественно суглинками, иловато-болотными почвами и илами. В этой широкой части поймы много сфагновых болот, образовавшихся на месте озер вследствие их заболачивания. Широкое распространение имели также пойменные озера, луговая и кустарниковая растительность. Песчаные отложения были развиты преимущественно вблизи левой русловой части Волги.

При нормальном подпорном горизонте длина водохранилища составляет 434 км, площадь водного зеркала 1611 км², средняя глубина 6.4 м, наибольшая 23 м.

В границах такого подпора залито лесокустарника 370 км², пахотных угодий 154 км², сенокосных угодий с выгонами 574 км². Площадь водоемов в бытовых условиях была 394 км². Площадь водосбора, включая Рыбинское водохранилище, огромная, она составляет 228 400 км², без Рыбинского водохранилища 76 800 км². Колебания воды в течение года относительно невелики, измерялись в нижней, озерной части водохранилища примерно в 2.5 м, в верхней речной части в 2 с небольшим метра. При этом в верхней части колебания уровня происходят довольно часто и зависят главным образом от работы Рыбинской ГЭС или вообще от пусков воды из Рыбинского водохранилища. Для нижней части очень характерно длительное стояние уровня на высоте нормального подпорного горизонта, постепенное падение в течение зимы и быстрый подъем весной.

За 1958 и 1959 гг. особенности изменения уровня нижней части Горьковского водохранилища почти полностью совпали. В течение всего лета и осени уровень стоял на высоте нормального подпорного горизонта, давая лишь совсем небольшие изменения в ту и другую сторону. Падение уровня началось в декабре очень постепенно и затем равномерно продолжалось в течение всего периода от замерзания водохранилища до весеннего паводка в апреле и мае, когда уровень быстро восстановился.

В верхней же части водохранилища (от Рыбинска до Ярославля) зимние подъемы уровня, связанные с пусками воды из Рыбинского водохранилища, могут значительно превышать максимальный уровень весеннего половодья.

Осушаемая зона при максимальной сработке уровня составит примерно 290 км². За исключением русловой части Волги Горьковское водохранилище является мелководным водоемом. На глубины от 1 до 10 м приходится 75—77% площади дна, от 10 до 23 м — 20—22%.

По морфометрическим, гидрологическим и гидрохимическим показателям Горьковское водохранилище можно подразделить на три участка или плёса.

1. Первый плёс — верхний, речной, от Рыбинска до устья р. Елнати Судаков ³/₈.
2. Костромской разлив.
3. Нижний, расширенный плёс, от устья р. Елнати до плотины Горьковской ГЭС.]

В верхнем плёсе после сооружения Горьковской ГЭС воды почти всюду остались в старых волжских берегах. Здесь зимою и летом выражен

речной поток воды. В нижнем плёсе залитая пойма расширяется местами до 12—14 км, летом течение очень слабое. По данным Н. В. Буторина (1958), уже в ноябре 1955 г. (через три недели после начала наполнения водохранилища) на Чкаловском створе скорости течения снизились на 73%, а на Пучежском разрезе — на 67%. По тем же данным летом 1956 г. в первом из отмеченных пунктов течение снизилось уже на 90%, во втором на 75%, а против Юрьевца на 80%.

ТЕРМИЧЕСКИЙ РЕЖИМ

Территория местности от Рыбинска до Городца находится в сравнительно большом удалении от крупных водоемов, за исключением Рыбинского водохранилища, не оказывающего существенного влияния на климатические особенности этой местности. В связи с этим температура воздуха изменяется здесь в течение года плавно, что иллюстрируется данными табл. 1.

Таблица 1

Многолетние средние месячные и годовые температуры воздуха в пределах Волги от Ярославля до Горького (Справочник по водным ресурсам СССР, т. III, ч. I, 1936)

Пункт	Месяцы												Средне- годовая
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Ярославль . .	—10.8	—10.4	—5.0	3.4	11.2	15.6	17.8	15.6	10.0	3.4	—2.9	—9.0	3.2
Кострома . .	—11.8	—11.0	—5.2	3.0	11.2	15.4	17.6	15.5	9.7	3.1	—3.4	—9.4	2.9
Горький . . .	—11.9	—10.9	—5.2	3.8	12.1	16.8	18.7	16.8	10.5	3.6	—3.4	—9.7	3.4

Наиболее теплым месяцем является июль, наиболее холодным — январь. Максимальное прогревание воздуха в июле достигает 29—35°, в январе температура может снижаться до —39—42°, следовательно, внутригодовая амплитуда температуры воздуха в этом районе может достигать 68—77°. Переход температуры через 0° весной наступает в период 27 марта—8 апреля, осенью между 24 октября—11 ноября. Зимой часто бывают оттепели. Холодный период длится 150—165 суток. Атмосферные осадки составляют 500—600 мм в год.

Температурный режим Волги в целом в летний период определяется температурой воздуха. Ледостав наступал во второй половине ноября, вскрытие — в середине апреля. Наибольший прогрев толщи воды происходил в конце июня—в июле, кратковременно температура воды в некоторые годы поднималась до 28—29°. Термический градиент между поверхностными и придонными слоями до зарегулирования стока был крайне незначительным, летом всего лишь около 0.1—0.3°, зимой и того меньше. Температурный режим притоков в устьевых районах был примерно таким же, как и в прилегающих районах Волги.

Зимой температура воды Волги на участке от Рыбинска до Городца была очень низкой, именно 0.0—0.1°. Следовательно, термический градиент волжских вод в течение года максимально колебался в пределах 27—28°, в большинстве же случаев, очевидно, был 24—25°.

Зимние исследования водохранилища производились нами в начале марта 1956, 1957, 1958 и 1959 гг. с охватом участка от Ярославля до пло-

тины. Основные работы в это время были сосредоточены в русловой части Волги; залитая пойма обследовалась против Чкаловска и вблизи плотины. Было выяснено, что в придонных и поверхностных горизонтах вода в это время имела очень низкие температуры, всего лишь $0.0-0.1^{\circ}$. Надо полагать, что примерно такие же термические условия были в водохранилище в течение всего подледного периода. Следовательно, термический режим характеризуемого участка Волги до и после зарегулирования стока в зимнее время не изменился. Очевидно, такие низкие температуры во всей толще воды могли поддерживаться зимою сравнительно высоким водообменом.

Лето 1956 г. было аномально прохладным. Часто шли дожди и в водохранилище возникали сильные ветровые волнения. При таких условиях летний термический режим водохранилища оказался в целом очень однообразным. Его аномальные черты выражались в том, что наибольший прогрев воды наблюдался тогда в конце июля, а не в июле и первой половине августа, как этого можно было бы ожидать при характерной для этих широт гидрометеорологической обстановке.

В конце июня 1956 г. температура воды поднималась максимально до $20-21^{\circ}$. Затем до осенних заморозков происходило снижение температуры (рис. 2). В конце сентября и в первой половине октября температура колебалась около $7-8.5^{\circ}$. Термическая стратификация отсутствовала или же была выражена в наиболее глубоких пунктах десятиными долями градуса, редко выше. Следовательно, температура воды летом 1956 г. была ненормально низкой и почти одинаковой в верхних и придонных слоях воды. Иная картина наблюдалась летом 1957 г. По термическим показателям тогда можно было выделить три характерных и сравнительно продолжительных периода. Первый — от начала июня до 15 числа этого месяца, второй от 15 июня до 16 июля, третий от 16 июля примерно до 10—15 августа.

В первой половине июня прогрев верхних горизонтов воды был очень интенсивным. В верхнем плёсе водохранилища (от Рыбинска до начала Костромского расширения) за три дня, с 3 по 6 июня, температура поднялась с 12 до 14° . Отчетливо выраженное в этой части течение препятствовало возникновению термической стратификации. В расширенных участках водохранилища прогрев был более интенсивным.

12 июня против Сокольского в верхних слоях воды температура была $17.5-20.5^{\circ}$, а 14 числа того же месяца вблизи плотины в том же горизонте оказалась 22.0° , у берегов 24.8° . В районах с глубинами $15-20$ м стратификация была выражена отчетливо. По нашим наблюдениям, наибольшая разница между поверхностными и придонными слоями воды 13—14 июня 1957 года достигала 9° . Последнее свидетельствует о том, что у дна температуры в это время были низкими, именно — $13-14^{\circ}$. В ночь на 15 июня подул сильный северо-восточный ветер, прохладная погода удерживалась примерно 30 суток — до 15—17 июля. Вследствие сильных ветровых волнений уже в первые дни характеризуемого периода произошло резкое снижение (на $5-8^{\circ}$) температуры воды в верхних горизонтах. У дна температура несколько повысилась. До 16—17 июля в пределах всего водохранилища удерживалась сравнительно низкая температура воды: в верхних слоях $15-18^{\circ}$, у дна $13.5-16^{\circ}$. Повышение температуры произошло во второй половине июля, когда стояли часто тихие солнечные дни. По нашим наблюдениям, в это время температура воды в мелководных пунктах поднималась до $26-28^{\circ}$. Затем, в первой половине августа, началось предосеннее охлаждение; вначале температура коле-

В целом по придонным температурам Горьковское водохранилище относится к водоемам с высокой прогреваемостью, вследствие чего, а также благодаря часто возникающим ветровым волнениям в нем происходит интенсивный распад автохтонных органических веществ.

ПРОЗРАЧНОСТЬ ВОДЫ

Прозрачность воды Волги на характеризуемом участке до сооружения плотины Горьковской ГЭС, по нашим наблюдениям, в летний период колебалась от 30 до 120 см по белому диску. Наиболее низкой она была весной и осенью.

Таблица 2

Прозрачность воды Горьковского водохранилища
(в см по белому диску)

Пункт и дата	Крайние колебания		Средние показатели
	от	до	
1956 г.			
От Рыбинска до устья р. Елнати, с 26/VI по 6/VII	60	130	98
От устья р. Елнати до Городца, с 7/VII по 11/VII	150	200	166
1957 г.			
От Рыбинской плотины до устья р. Елнати, с 3/VI по 10/VI	30	125	78
От устья р. Елнати до Городца, с 12/VI по 14/VI	60	180	145
В том же районе, с 16/VI по 28/VIII	80	150	121
1959 г.			
От Рыбинской плотины до устья р. Елнати, с 25/VI по 1/VII	40	125	74
От устья р. Елнати до Городца, с 30/VI по 29/VII	85	130	107

Цвет воды Волги и ее левобережных притоков, особенно Унжи, почти в течение всего года был с коричневым оттенком, что указывает на значительное содержание болотного гумуса, попадавшего в эти реки из северных районов водосбора. После дождей весной и осенью коричневые тона явно усиливались. Прозрачность снижалась, а с начала ледостава несколько повышалась, главным образом вследствие меньшего в это время притока болотных вод, так как реки зимою переходят на питание преимущественно грунтовыми водами. После сооружения Горьковской ГЭС прозрачность воды водохранилища в целом несколько повысилась (табл. 2), причем в озерной части во все сезоны года она оказывается выше, чем в речной. Лишь вблизи правого берега вследствие его размыва прибоем волн прозрачность пониженная. То же наблюдается вблизи островов, размыв которых летом 1956—1958 гг. происходил весьма интенсивно. Кстати, здесь следует отметить, что образующиеся от такого размыва мелкие глинистые фракции со временем осаждаются из толщи воды, вследствие чего преобладающая часть залитых угодий в расширенной части водохранилища в 1956—1959 гг. оказалась покрытой глинистым наилком.

Вблизи размывающихся возвышенностей и на расстоянии 100—150 м от правого берега Волги наилок достигал 5—8 см¹ в толщину.

По осредненным показателям прозрачность воды Волги на участке от Рыбинска до Городца летом 1954—1955 гг. была 62 см, в водохранилище летом 1956 г. — 120 см, а летом 1957—1959 гг. — 105—115 см. В некоторых пунктах она достигала 200 см. В целом во втором и третьем плёсах после зарегулирования стока прозрачность воды возросла в 2 раза, а на отдельных участках в 3 раза.

МИНЕРАЛИЗАЦИЯ ВОДЫ ВОЛГИ, НЕКОТОРЫХ ЕЕ ПРИТОКОВ И ВОДОХРАНИЛИЩА ПО ПРЕОБЛАДАЮЩИМ КАТИОНАМ И АНИОНАМ

Волга в пределах характеризуемого участка принимала свыше 600 различных по величине и расходу воды рек, небольших речек и ручьев, но главнейшими притоками и в настоящее время являются следующие:

Величина бассейна

1. Которосль	5760 км ²
2. Соловица	1620 »
3. Кострома	19340 »
4. Немда	5210 »
5. Унжа	27250 »

Отношение площади водосбора к площади водохранилища представляет собою так называемый удельный водосбор. В данном случае он очень велик. С учетом воды, поступающей из Рыбинского водохранилища, эта величина оказывается равной 141. До сооружения Горьковской ГЭС удельный водосбор Волги от Рыбинска до Городца был выше в 3.5—4 раза. Отсюда очевидно, что гидрохимический режим Горьковского водохранилища, тем более Волги до зарегулирования стока, в значительной мере определялся и определяется в настоящее время характером приточных вод. Это и находит отражение прежде всего в содержании, динамике и соотношении компонентов ионного состава.

Летом 1954—1955 гг. минерализация воды Волги от Рыбинска до Городца составила 150—210 мг/л, в конце зимы 1955 г. возросла до 220—230 мг/л. Разница на этом участке в течение года была равна 60—75 мг/л. Колебание минерализации в основном связано с двумя факторами. Летом она снижалась после сильных дождей, зимою несколько повышалась вследствие перехода реки на грунтовое питание.

Среди компонентов ионного состава имело место значительное преобладание ионов HCO_3' и Ca'' . В эквивалентном выражении в сумме они составляли 60—74%. В этом отношении существенных различий между летними и зимними данными не наблюдалось. Последнее характерно для вод, ионный состав которых формируется среди почв подзолистого типа, где, к тому же, обильно развита наземная растительность, при распаде которой выделяется значительное количество углекислоты. Естественно, что жесткость волжских вод преимущественно определялась содержа-

¹ Колодки грунта отбирались комбинированным батометром (Баранов, 1956).

нием HCO_3' , Ca'' и Mg'' . В течение лета и зимы 1954—1955 гг. общая жесткость была 6.1—7.5 Н°, карбонатная — 4.5—6.1 Н°.

После сооружения Горьковской ГЭС минерализация воды водохранилища в открытый период оказалась несколько ниже, чем была в те же сезоны года в водах Волги. По осредненным данным летом 1955 г. сумма ионов в водах Волги была 190 мг/л, в водохранилище летом 1956 г. 170 мг/л, в 1957 г. 150 мг/л, в 1958 г. 120 мг/л, в 1959 г. 140 мг/л (табл. 3,¹ рис. 3).

Снижение минерализации после зарегулирования стока является следствием аккумуляции в водохранилище паводковых вод и вод от таяния льда. На расширенную часть оказывают некоторое влияние и воды Унжи, в бассейн которой входят сильно заболоченные местности. По-

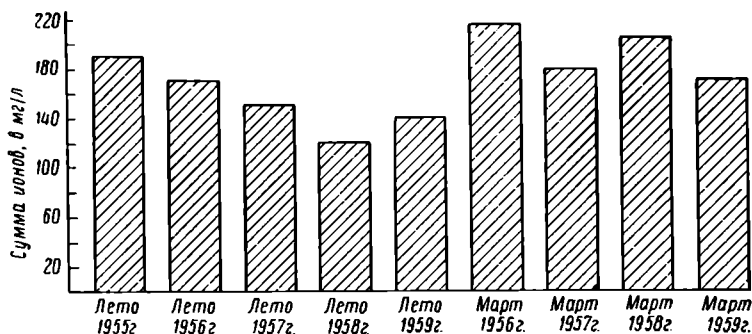


Рис. 3. Минерализация воды Волги и Горьковского водохранилища в 1955—1959 гг. (по осредненным данным).

этому минерализация вод Унжи обычно ниже таковой вод Волги в межливневый период. Наоборот, содержание органических веществ болотного происхождения высокое (табл. 4).

Содержание Na' , Ca'' , Mg'' , Cl' , HCO_3' и SO_4'' в водах Волги, а теперь в водохранилище, в зимний период оказывается тем более высоким, чем меньше выпадало атмосферных осадков в предшествующие зиму, лето и осень. Такое явление связано, как известно, с тем, что зимою реки питаются преимущественно грунтовыми водами, в которых содержание упомянутых компонентов обычно выше, нежели в водах поверхностного стока.

Вторая половина лета и осень 1955 г. были сухими. Роль глубинных грунтовых вод возросла. Это и нашло отражение в том, что в марте 1955 г. сумма ионов была выше, чем в марте 1957 г., примерно на 25—30 мг/л. В целом в 1956—1959 гг. в Горьковском водохранилище минерализация воды колебалась в пределах от 94 мг/л до 230 мг/л. Первая величина наблюдалась в приплотинном участке в июне 1958 г., вторая в русловой части Волги против Костромы в марте того же года.

Эпизодически в течение четырех лет мы производили исследования химического состава вод устьевых районов наиболее крупных рек, впа-

¹ С учетом дополнительных данных.

Содержание Na' , Ca'' , Mg'' , Fe'' , Cl' , HCO_3' и SO_4'' в водах

Пункт и дата	Форма выражения	Na(k)^1	Ca''	Mg''
Против Рыбинска, 26 VI 1956	мг/л	4.6	22.0	6.0
	мг/экв.	0.2	1.10	0.49
	‰ экв.	5.2	28.3	12.7
3—4 км ниже Костромы, 1 VII 1956	мг/л	9.6	23.0	5.4
	мг/экв.	0.42	1.15	0.45
	‰ экв.	10.4	28.5	11.1
Против Чкаловска, 11 VII 1956	мг/л	8.2	25.0	7.6
	мг/экв.	0.36	1.25	0.63
	‰ экв.	8.0	27.8	14.0
Близ Горьковской плотины, 11 VII 1956	мг/л	7.8	22.0	9.6
	мг/экв.	0.34	1.10	0.79
	‰ экв.	7.6	26.8	17.6
Близ Рыбинской плотины, 3 VI 1957	мг/л	2.3	20.6	6.5
	мг/экв.	0.1	1.03	0.53
	‰ экв.	4.0	40.0	20.5
Против Юрьевца, 12 VI 1957	мг/л	4.1	27.5	6.2
	мг/экв.	0.18	1.37	0.51
	‰ экв.	4.3	33.2	12.3
Близ Горьковской плотины, 14 VI 1957	мг/л	6.2	20.6	4.6
	мг/экв.	0.27	1.03	0.24
	‰ экв.	8.4	32.0	7.3
2—3 км выше Ярославля, 22 VI 1958	мг/л	7.0	23.1	5.3
	мг/экв.	0.34	1.16	0.44
	‰ экв.	8.7	29.9	11.2
Близ Горьковской плотины, 16 VI 1958	мг/л	4.8	12.8	4.8
	мг/экв.	0.21	0.64	0.39
	‰ экв.	8.5	25.8	15.7
2 км выше Рыбинска, 26 VI 1959	мг/л	7.1	24.0	5.7
	мг/экв.	0.35	1.2	0.48
	‰ экв.	8.7	30.0	11.9
Пойма против Юрьевца, 7 VII 1959	мг/л	9.2	23.2	7.2
	мг/экв.	0.40	1.16	0.6
	‰ экв.	9.3	27.0	13.8
Пойма против Юрьевца, 9 VIII 1959	мг/л	4.1	26.4	6.2
	мг/экв.	0.18	1.32	0.52
	‰ экв.	4.9	32.7	12.9

дающих в водохранилище. Оказалось, что минерализация воды в таких районах, главным образом вследствие промышленного загрязнения, обычно выше, чем в водах Волги и в водохранилище, причем колеблется она в широких пределах. В водохранилище происходит интенсивное перемешивание.

Среди компонентов ионного состава в воде водохранилища также преобладают ионы Ca'' и HCO_3' . Некоторое колебание щелочных катионов

¹ Na' вычислен по разности между содержанием анионов и катионов.

Т а б л и ц а 3

Горьковского водохранилища в 1956—1959 гг.

Fe	Cl	HCO_3'	SO_4''	Сумма ионов, в мг/л	Жесткость, Н°	Отношение HCO_3 к сумме ионов
0.16	3.0	102.7	14.7	} 153.2 {	Общая 4.5° Карбонаты 4.7	} 0.67
—	0.08	1.70	0.31			
—	2.1	43.6	8.0			
0.30	3.0	102.7	11.5	} 155.5 {	Общая 4.5 Карбонаты 4.7	} 0.66
0.005	0.08	1.70	0.24			
0.10	1.9	42.1	5.9			
0.44	4.1	109.8	16.0	} 171.1	Общая 5.27	} —
0.008	0.12	1.80	0.33			
0.2	2.6	40.0	7.3			
0.42	7.0	109.8	11.5	} 168.1 {	Общая 5.24 Карбонаты 5.0	} 0.65
0.007	0.20	1.80	0.24			
0.20	4.4	40.2	5.3			
0.16	4.2	73.2	16.4	} 123.6 {	Общая 4.27 Карбонаты 3.3	} 0.60
0.003	0.12	1.2	0.34			
0.1	5.0	46.3	13.1			
0.08	4.6	103.7	10.9	} 157.0 {	Общая 5.30 Карбонаты 4.7	} 0.67
—	0.13	1.70	0.23			
—	3.1	41.2	5.6			
0.16	4.8	79.3	11.5	} 127.2 {	Общая 3.98 Карбонаты 3.6	} 0.62
0.003	0.14	1.30	0.24			
—	4.4	40.4	7.4			
0.14	2.1	94.5	16.0	} 138.1 {	Общая 4.4 Карбонаты 4.3	} 0.68
0.003	0.06	1.55	0.33			
—	1.5	40.0	8.5			
—	1.9	57.9	11.7	} 93.9 {	Общая 2.9 Карбонаты 2.6	} 0.62
—	0.05	0.95	0.24			
—	2.02	38.3	9.7			
—	2.6	109.8	5.5	} 154.7 {	Общая 4.7 Карбонаты 5.0	} 0.71
—	0.09	1.8	0.12			
—	1.8	44.8	3.0			
—	4.1	97.6	21.1	} 162.4 {	Общая 4.9 Карбонаты 4.5	} 0.60
—	0.12	1.6	0.44			
—	2.8	37.0	10.2			
—	2.6	106.8	9.6	} 155.7 {	Общая 5.1 Карбонаты 4.8	} 0.68
—	0.07	1.75	0.20			
—	1.7	43.3	4.9			

Т а б л и ц а 4

Химический состав воды Унжи 2 VII 1922 в мг/л²

Сухой остаток при 110°	Ca''	Mg''	SO_4''	HCO_3'	Общая жесткость, Н°	Окисляе- мость, в мг О ₂ /л
108.0	15.2	1.2	7.4	49.8	2.52	30.4

(Na' и K'), очевидно, обусловлено загрязнением водохранилища промышленными стоками. В целом же отмеченное выше колебание минерализации воды свидетельствует о том, что на гидрохимический режим Горьковского водохранилища в весенний и летний периоды оказывают существенное влияние низко минерализованные гумифицированные воды водосборного бассейна, а в конце зимы — воды подземные.

СОДЕРЖАНИЕ ЖЕЛЕЗА И ПЕРМАНГАНАТНАЯ ОКИСЛЯЕМОСТЬ

Содержание общего железа в волжской воде до сооружения Горьковской ГЭС от Рыбинска до Городца колебалось в широких пределах: от 0.04 до 1.2 мг/л. По осредненным данным, в летний период 1954—1955 гг. железа было 0.298 мг/л, зимой 0.20 мг/л.

Сравнительно высокое содержание железа тогда было в озерных и особенно болотных водах поймы Волги от Юрьевца до Чкаловска. Вода некоторых болот, имевших здесь широкое распространение, содержала железа до 3.5—4.0 мг/л.

Содержание общего железа в водах водохранилища летом 1956 и 1957 гг. также колебалось в широких пределах: по нашим наблюдениям, от 0.002 до 0.44 мг/л (табл. 5). По осредненным показателям — в верхних и придонных слоях воды железа было 0.166 мг/л, следовательно, примерно в два раза меньше, чем до зарегулирования стока. В марте 1956 и 1957 гг. железа оказалось еще меньше, а именно в среднем 0.085 мг/л. В 1958 и 1959 гг. каких-либо существенных отклонений в содержании железа по сравнению с таковым в 1956 и 1957 гг. не наблюдалось.

В целом и в новых условиях, т. е. уже в водохранилище, железо не ограничивает интенсивности развития летнего фитопланктона. Такой вывод подтверждают наблюдения над фотосинтезом планктона с добавочными порциями фосфора, нитратного азота и железа. Такие опыты мы проводим систематически в разные сезоны года по одной и той же методике (Баранов, 1949). С этой стороны остается слабо охарактеризованным лишь зимний период. Но для восполнения этого пробела требуются специальные исследования.

Перманганатная окисляемость в июне 1955 г. в пойменных болотных водах была от 17 до 128 мг O_2 на л. Некоторое влияние на гидрохимический режим водохранилища болотные воды оказывают и в настоящее время. В районах затопленных болот в конце зимнего периода возникает значительный дефицит кислорода, низкие рН и высокая окисляемость. Последнее, в частности, наблюдается в пойме против Юрьевца.

Перманганатная окисляемость воды Волги в 1954 и 1955 гг. была, естественно, ниже, нежели в болотных водах, тогда она колебалась от 6.00 до 17.0 мг O_2 на л.

Летом, по осредненным показателям, окисляемость была 11.13, зимой 11.25 мг O_2 на л, т. е. практически оказалась одинаковой. Необходимо отметить, что в воде Волги до зарегулирования стока органические вещества по своему генезису были преимущественно аллохтонного, болотного происхождения. Значительное влияние болотные воды оказывают на притоки, которые к тому же во многих пунктах постоянно загрязняются промышленными стоками, вследствие чего окисляемость в притоках возрастала иногда до 22—68 мг O_2 на л.

Лето и осень 1956 г. были, как отмечалось выше, необычно прохладными и дождливыми. Распределение гидрохимических показателей почти по всему водохранилищу оказалось однообразным не только вследствие

интенсивного перемешивания воды ветром, а также и потому, что при таких условиях развитие фитопланктона было сравнительно слабым.

Перманганатная окисляемость в водах водохранилища в конце июня, в июле и осенью 1956 г. колебалась около средних величин, 6.60—12.00 мг O_2 на л, причем в июле она была несколько выше, чем осенью, очевидно, потому, что в это время происходило интенсивное вымывание и окисление затопленной в пределах ложа водохранилища наземной растительности — луговой и кустарниковой. К осени значительная часть растительности разложилась, частично же к этому времени она покрылась глинистым наилом вследствие размывания высокого правого берега русла Волги.

В 1957, 1958 и в 1959 гг. с количественной стороны в содержании органических веществ существенных изменений не произошло. В притоках, которые подвергаются загрязнению промышленными стоками, перманганатная окисляемость обычно оказывается высокой. Например, в устье р. Черемухи в конце июня 1957 г. окисляемость была 23.2 мг O_2 на л, в устье р. Костромы 29.0 мг O_2 на л. Однако в водохранилище происходит сильное разбавление и окисление промышленных стоков, поэтому практически влияние стоков на баланс природных органических веществ в Горьковском водохранилище незначительно. Такой вывод подкрепляется данными по биохимическому потреблению кислорода в 1958 г.

СОДЕРЖАНИЕ СОЕДИНЕНИЙ ФОСФОРА И АЗОТА В ВОДАХ ВОЛГИ И В ВОДОХРАНИЛИЩЕ

До зарегулирования стока содержание минерального фосфора в воде Волги в течение года колебалось, примерно, в границах от 0.020 до 0.060 мг/л. В преобладающем числе случаев нитритный азот был обнаружен в крайне незначительном количестве. Последнее свидетельствовало о том, что в русловой части Волги в 1954—1955 гг. протекал интенсивный процесс минерализации поступавших туда бытовых и промышленных загрязнений. Низкое содержание аммонийного азота согласуется с этими выводами.

Нитраты (NO_3') были обнаружены в значительно больших количествах, от 0.0 до 4.0 мг/л.

По опубликованным материалам (Щербаков, 1941) и нашим наблюдениям известно, что содержание биогенных веществ, главным образом минерального фосфора и нитратного азота, в первые два года существования того или иного водохранилища обычно оказывается более высоким, чем до зарегулирования стока. По этой причине, а также в связи со снижением скорости течения в водохранилищах возрастает интенсивность развития фитопланктона, который, в свою очередь, оказывает существенное влияние на динамику газовых (O_2 , CO_2) и некоторых солевых (HCO_3' , CO_3'' , Ca'' , Mg'') компонентов воды. Однако факторы повышения концентрации фосфора и нитратного азота в крупных водохранилищах, насколько нам известно, еще никем специально не исследовались.

Выше отмечалось уже, что до сооружения Горьковской ГЭС в водах Волги на участке от Рыбинска до Городца содержание минерального фосфора колебалось от 0.02 до 0.06 мг/л, нитратов — от 0.0 до 4.0 мг/л. Если сравнить с этими показателями соответствующие данные табл. 5, то создается впечатление, что после зарегулирования стока волжских вод в водах водохранилища в 1956—1959 гг. никаких существенных изменений в содержании минерального фосфора и нитратов не произошло.

Таблица 5

Содержание минерального фосфора и нитратов в воде Горьковского водохранилища
(в мг/л)

Пункт и дата	Крайние колебания				Среднее	
	P		NO ₃		P	NO ₃
	от	до	от	до		
1956 г.						
От Рыбинска до устья Елнати, с 26 VI по 7 VII:						
а) верхний слой воды	0.025	0.033	0.75	2.8	0.024	2.08
б) придонный слой воды	0.025	0.029	0.75	2.8	0.026	2.12
От Юрьевца до плотины, с 7 VII по 11 VII:						
а) верхний слой воды	0.020	0.031	0.0	2.0	0.028	1.15
б) придонный слой воды	0.025	0.033	0.0	2.0	0.029	1.40
От Костромы до устья р. Елнати, с 27 IX по 30 IX:						
а) верхний слой воды	0.025	0.030	0.80	1.0	0.027	0.88
б) придонный слой воды	0.025	0.030	0.80	1.0	0.027	0.88
От Юрьевца до плотины, с 30 IX по 6 X:						
а) верхний слой воды	0.030	0.033	0.75	0.90	—	—
б) придонный слой воды	0.033	0.035	0.75	1.1	—	—
1957 г.						
От Рыбинской плотины до устья Елнати, с 3 VI по 10 VI:						
а) верхний слой воды	0.027	0.035	2.0	4.0	0.031	3.0
б) придонный слой воды	0.030	0.045	2.0	4.0	0.033	3.2
От Юрьевца до плотины, с 12 VI по 16 VI:						
а) верхний слой воды	0.020	0.035	1.5	3.5	0.025	2.2
б) придонный слой воды	0.25	0.030	2.5	4.0	0.028	3.0
1958 г.						
В русле Волги и в пойме против Юрьевца, с 6 VI по 25 VIII:						
а) верхний слой воды	0.018	0.040	1.0	2.0	0.027	1.6
б) придонный слой воды	0.018	0.045	1.0	3.0	0.030	2.0
От Рыбинска до Сокольского, с 2 X по 8 X:						
а) верхний слой воды	—	—	—	—	0.027	1.0
б) придонный слой воды	—	—	—	—	0.030	1.6
1959 г.						
От Рыбинска до устья Елнати, с 25 VI по 29 VI:						
верхний слой воды	0.020	0.045	0.75	1.5	0.026	1.2
От Юрьевца до плотины, с 29 VI по 30 VI:						
а) верхний слой воды	0.020	0.036	0.1	1.5	0.031	0.6
б) придонный слой воды	0.035	0.043	0.5	1.5	0.039	0.81

Примечание. Табл. 7 составлена по результатам 160 анализов воды.

Концентрация минерального фосфора и в новых условиях оказывается сравнительно низкой, содержание нитратов колеблется около средних величин. Следовательно, распад затопленной растительности как будто не оказал какого-либо влияния на баланс минерального фосфора и нитратного азота. Применительно к Горьковскому водохранилищу такой вывод отчасти справедлив. Напомним, что в пределах первого и второго плёсов, протяженность которых в длину составляет примерно 300 км, затопленной наземной растительности было очень мало, так как ширина поймы здесь незначительная. Последняя сильно возрастает в третьем плёсе, но на него существенное влияние оказывают гумифицированные болотные воды Унжи с низким содержанием минерального фосфора и нитратов. Некоторые изменения в сторону повышения содержания фосфора и азота в расширенной части водохранилища, вероятно, все же произошли. Но они, очевидно, незначительны и обычными химическими методами трудно уловимы.

О НЕКОТОРЫХ РЕЗУЛЬТАТАХ ИССЛЕДОВАНИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА ПЛАНКТОНА

Применительно к Горьковскому водохранилищу исследование уровня фотосинтеза планктона имеет, на наш взгляд, очень важное значение, так как развитие макрофитов в этом водоеме до сего времени происходит сравнительно слабо.

Наши исследования уровня фотосинтеза планктона в Горьковском водохранилище проводились эпизодически. Все же удалось выполнить 44 суточных станции (табл. 6). Добытые материалы позволяют сделать ряд дополнительных выводов, которые на фоне изложенных выше данных с большей полнотой обрисовывают биогидрохимический режим Горьковского водохранилища.

При работе мы пользовались методом Г. Г. Винберга (1934). Производство определений избегали лишь в пунктах массового развития фитопланктона, так как в таких случаях условия в экспериментальных бутылках и в свободной воде оказываются весьма различными.

В июле и августе в водохранилище среди фитопланктона по численности преобладает *Aphanizomenon flos-aquae*, другие формы встречаются в значительно меньшем количестве. Весной и осенью преобладают диатомовые, в частности *Melosira* и *Asterionella*.

В июле и августе при штилевой погоде или сравнительно слабом волнении трофогенный слой невелик, до 2—3.5 м. При длительном штиле еще меньше. В периоды слабого развития фитопланктона его толщина возрастает до 3 м. При сильных ветровых волнениях, характерных для Горьковского водохранилища, она сильно варьирует. Даже в июле и августе при таких условиях мощность трофогенного слоя иногда составляет всего лишь 0.5 м или даже меньше. Снижение связано с перераспределением фитопланктона по глубинам, или его отмиранием, или же с повышением мутности воды.

Для водохранилища характерно резкое снижение уровня фотосинтеза по мере возрастания глубин. Последнее иллюстрируется рис. 4.

Данные таблицы 8 свидетельствуют о том, что в течение всего лета 1956 г., в 1957 г. до 15—20 июня и в 1958 г. до первых чисел июля фотосинтез планктона был слабый. Очевидно, в эти периоды автохтонные (планктонные) органические вещества на бактериальные и другие процессы не могли оказывать существенного влияния. Преимущественное значение имел аллохтонный водный гумус.

Таблица 6

Суточные величины фотосинтеза и дыхания планктона в Горьковском водохранилище в 1957, 1958 и 1959 гг. (в мг O_2 на л)

Пункт и дата	Глубина, в м	Фотосинтез, А	Дыхание, Д	Суточный баланс, А-Д	Облачность, в баллах
Против Юрьевца, 13—14 VII 1956	{ 0 4 13	{ 0.70 0.20 0.29	{ 0.24 1.11 0.55	{ +0.46 +0.09 -0.26	{ 4—5
Близ устья Елнати, 15—16 VII 1956	{ 0 8.6	{ 0.45 0.16	{ 0.19 0.65	{ +0.26 -0.49	{ —
Выше Костромы 10 км, 5—6 VI 1957	{ 0 8	{ 1.91 0.12	{ 0.34 0.65	{ +1.67 -0.53	{ 4—5
Против д. Красное на Волге, 7—8 VI 1957	{ 0 8	{ 1.15 0.29	{ 1.45 0.76	{ -0.30 -0.47	{ 0—2
5 км ниже плёса, 9—10 VI 1957	{ 0 14	{ 1.10 0.65	{ 0.89 1.17	{ +0.21 -0.52	{ 0—2
Район устья Елнати, 10—11 VI 1957	{ 0 14	{ 0.73 0.38	{ 0.85 0.83	{ -0.12 -0.45	{ —
Русло Волги против Сокольского, 12—13 VI 1957	{ 0 14	{ 0.63 0.03	{ 0.95 1.05	{ -0.32 -0.02	{ 0—2
Близ Горьковской плотины, 14—15 VI 1957	{ 0 18	{ 1.68 0.54	{ 2.49 0.59	{ -0.81 -0.05	{ 0
Против Костромы, 3—4 X 1957	{ 1	{ 0.55	{ 0.22	{ +0.33	{ 8
Русло Волги в 30 км выше Костромы, 25—26 VI 1958	{ 0	{ 0.87	{ 1.05	{ -0.18	{ 0
Пойма против Юрьевца, 25—26 VI 1958	{ 0 4	{ 1.38 0.30	{ 1.59 0	{ -0.21 -0.13	{ 0—2
Русло Волги против Юрьевца, 28—29 VI 1958	{ 0 14	{ 0.19 0.20	{ 0.03 0.19	{ +0.16 +0.01	{ 0—4
Пойма против Юрьевца, 28—29 VI 1958	{ 0 4	{ 1.94 0.00	{ 0.63 0.17	{ +1.31 -0.17	{ 0—4
Русло Волги против Юрьевца, 2—3 VII 1958	{ 0 4	{ 3.95 0.52	{ 1.01 —	{ +2.94 —	{ 0—2
Пойма против Юрьевца, 2—3 VII 1958	{ 0 4	{ 1.93 0.00	{ 0.24 —	{ +1.69 —	{ —
Пойма против Сокольского, 4—5 VII 1958	{ 0 4	{ 1.90 0.00	{ 1.58 0.58	{ +0.32 -0.58	{ —
Русло Волги в 5 км ниже Юрьевца, 7—8 VII 1958	{ 0 4	{ 0.32 0.50	{ 0.35 0.00	{ -0.03 +0.50	{ —
Русло Волги против Юрьевца, 10—22 VII 1958	{ 0 4	{ 0.09 0.00	{ 0.06 0.06	{ +0.03 -0.06	{ —
Пойма против Юрьевца, 15—16 VII 1958	{ 0 4	{ — —	{ — —	{ +0.03	{ —
Там же, 29—30 VIII 1958	{ 0 2	{ 0.0 0.0	{ 0.34 0.34	{ -0.34 -0.34	{ 10
Там же, 1—2 IX 1958	{ 0 2	{ 0.84 0.55	{ 0.39 0.17	{ +0.45 +0.38	{ 8—9
Там же, 5—6 IX 1958	{ 0 2	{ 0.0 0.0	{ 0.0 0.0	{ 0.0 0.0	{ 10
Там же, 9—10 X 1958	{ 0 2	{ 0.82 0.22	{ 0.22 0.22	{ +0.60 0.0	{ 9—10

Таблица 6 (продолжение)

Пункт и дата	Глубина, в м	Фото- сияет, А	Дыха- ние, Д	Суточный баланс, А-Д	Облач- ность, в баллах
Там же, 12—13 IX 1958	{ 0 2	0.0 0.0	0.0 0.0	0.0 0.0	{ 9—10
Там же, 11—12 X 1958	{ 0 2	0.86 0.33	0.33 0.33	+0.53 0.0	{ 9—10
Русло Волги против пос. Красное на Волге, 27—28 VI 1959	0	0.81	1.91	-0.10	4—6
Близ Горьковской плотины, 30 VI—1 VII 1959	0	3.10	1.74	+1.36	—
Нижне Пучежа в 4 км, 30 VI—1 VII 1959	0	2.16	1.81	+0.35	0—2
Пойма против Юрьевца, 3—4 VII 1952	{ 0 2 4	2.56 0.32 0.00	2.72 1.92 1.28	-0.16 -1.60 -1.28	{ 2—3
Там же, 7—8 VII 1959	{ 0 2 4	2.88 0.03 0.00	2.24 1.03 0.64	+0.62 -1.00 -0.64	{ 2—3
Предустьевая часть р. Унжи, 9—10 VII 1959	0	0.96	1.00	-0.04	—
Пойма против Юрьевца, 11—12 VII 1959	{ 0 2 4	1.90 0.20 0.10	2.40 1.70 0.50	-0.50 -1.50 -0.40	{ —
15 км выше Костромы, 18—19 VII 1959	{ 0 2	1.00 0.10	0.60 1.30	+0.40 -1.20	{ —
3 км ниже плёса, 20—21 VII 1959	{ 0 2	3.30 0.20	0.50 0.60	+2.80 -0.40	{ 0
Устье р. Немды, 25—26 VII 1959	{ 0 2	1.10 0.70	1.70 1.40	-0.60 -0.70	{ —
Пойма против Юрьевца, 28—29 VII 1959	{ 0 2	2.40 0.40	1.50 1.50	+0.90 -1.10	{ —
Там же, 3—4 VII 1959	{ 0 2 4	1.60 0.30 0.00	1.20 1.50 0.60	+0.40 -1.20 -0.60	{ —
Там же, 5—6 VIII 1959	{ 0 2 4	9.60 1.20 0.00	4.90 2.30 4.30	+4.70 -1.10 -4.30	{ 0—2
Там же, 19—20 IX 1959	{ 0 1 4	0.60 0.60 0.00	0.30 0.20 0.30	+0.30 +0.40 -0.30	{ 10
Близ устья Унжи, 23—24 IX 1959	{ 0 2	0.30 0.00	1.30 1.00	-1.00 -1.00	{ 10
Пойма против Юрьевца, 25—26 IX 1959	{ 0 1 2	0.20 0.30 0.00	0.20 0.30 0.00	0.0 0.0 0.0	{ 10
Там же, 2—3 X 1959	0	0.60	0.60	0.0	10
Там же, 5—6 X 1959	0	0.20	0.20	0.0	—

трех лет водохранилище характеризовалось пониженной аккумуляцией автохтонных органических веществ грунтами. Такой вывод подтверждается результатами анализа 120 колонок грунта, отобранных нами летом 1957—1959 гг.

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГРУНТОВ ВОДОХРАНИЛИЩА

Почти во всей расширенной части водохранилища верхний слой залитых угодий уже в 1957 г. оказался покрытым глинистым наилком. В расстоянии 100—150 м от правого берега местами он достигал в толщину 10—20 см, в пределах поймы постепенно снижался до 1—2 см или же был едва заметным. Этот слой представляет собою первооснову — фундамент, на котором в дальнейшем под влиянием химических и бактериальных процессов будет происходить формирование иловых отложений. До 1959 г. наилкок характеризуется пониженным содержанием органических веществ. Часто содержание последних возрастало под наилком, главным образом за счет еще сохранившегося там частично дерна. Ближе к подстилающим породам количество органических веществ вновь снижалось. Такие данные характерны для пойменных участков с залитой растительностью (табл. 7).

В иловых отложениях озер наименьшее содержание органических веществ оказывается в самом верхнем слое, следовательно, также в глинистом наилке, а ниже оно возрастает. Очевидно, снижение биомассы зообентоса в залитых озерах следует поставить в связь с глинистым наилком, покрывшим более продуктивные озерные илы.

Только что отмеченные особенности характера формирования грунта водохранилища можно было легко подметить уже по результатам наблюдений 1957 г. благодаря применению прибора специальной конструкции.

В 1958 и 1959 гг. каких-либо резких изменений в общем содержании органических веществ не наблюдалось. Некоторое повышение его все же происходит к осени. В июне 1958 г. по сравнению с данными за то же время 1957 г. зарегистрировано некоторое снижение валового содержания органических веществ, очевидно, вследствие промывания грунтов во время весеннего паводка.

Наши наблюдения свидетельствуют о том, что наиболее интенсивно аккумуляция органических веществ происходит в грунтах Костромского разлива. Водоем этот изолирован от русловой части Волги, вследствие чего, очевидно, и в дальнейшем здесь будет происходить наиболее интенсивное формирование иловых отложений. С этой стороны залив заслуживает пристального внимания.

Содержание гумуса, характеризующего сравнительно устойчивый органический комплекс, в валовом количестве органического вещества составляет значительную часть. Разность между второй и первой величинами, очевидно, условно можно принять за органические вещества, еще не подвергнувшиеся глубокому распаду. Очевидно, они главным образом и определяют интенсивность бактериальных процессов в грунтах.

В целом сравнение показывает, что в грунтах Горьковского водохранилища общее содержание органических веществ в 1957, 1958 и 1959 гг. было ниже, чем, например, в озерах мезотрофного типа (табл. 8, 9).

Однако численность бактерий, как показали исследования А. П. Романовой, в грунтах расширенной части водохранилища осенью 1959 г. была высокой, характерной для водоемов эвтрофного типа. Последнее, очевидно, связано с аккумуляцией легкоусвояемых автохтонных веществ.

Таблица 7

**Валовое содержание органических веществ в некоторых образцах грунта
водохранилищ**

Пункт и дата	Характер залитого грунта	Слой для анализа	Содержа- ние орга- нического вещества в %
1957 г.			
Пойма против Юрьевца, 10 X	Пахотная почва	Наилкок 1—2 мм	20
		Под наилком ¹	54
		2 см от наилка	12
		4 см от наилка	10
Против Сокольского, близ левого берега, 10 X	Глина и песок	Поверхность	3
		2 см от поверхности	10
		8 см от поверхности	3
		18 см от поверхности	2
Там же, 800—1000 м от ле- вого берега, 10 X	Сверху глина и песок, под ними луговая расти- тельность	Наилкок	4
		2 см от наилка	3
		7 см от наилка	17
Там же, в пойме, 10 X	Болотная почва	Поверхность	20
		6 см от поверхности	30
		9 см от поверхности	37
Близ Горьковской плоти- ны	Слегка заиленный песок	Наилкок 0.4 см	18
		Под наилком	28
		4 см от наилка	3
		9 см от наилка	6
Близ плотины, 12 X	Болотная почва	Наилкок 1 мм	44
		Под наилком	38
		2 см от наилка	7
		9 см от наилка	2
Залив Юг, 12 X	Слегка заиленный песок	Наилкок 1—2 см	9
		Под наилком	4
		6 см от наилка	5
1958 г.			
Близ плотины, 16 VI	Залитый луг	Наилкок	10.1
		Под наилком	13.7
		2 см от наилка	6.5
		6 см от наилка	4.5
Пойма против Чкаловска, 16 VI	Суглинок	Наилкок	14.6
		Под наилком	7.6
		2 см от наилка	3.8
		6 см от наилка	5.9
Пойма в 5 км ниже Пуче- жа, 17 VI	Болотный ил	Наилкок	15.5
		Под наилком	15.8
		2 см от наилка	9.0
		4 см от наилка	4.2
Пойма против Соколь- ского, 17 VI	Суглинок	Наилкок	11.7
		Под наилком	4.4
		2 см от наилка	4.7
		4 см от наилка	5.2

¹ Во всех колонках от нижней части наилка.

Таблица 7 (продолжение)

Пункт и дата	Характер залитого грунта	Слой для анализа	Содержание органического вещества, в %
Там же, 300 м от левого берега 17 VI	Залитый песок и глина	Наилкок	38.4
		Под наилоком	8.5
		2 см от наилка	2.7
		4 см от наилка	2.8
Костромской равнин, 21 VI	Залитый луг	6 см от наилка	3.5
		Наилкок	16.1
		Под наилоком	25.9
		2 см от наилка	17.4
		4 см от наилка	13.0
		6 см от наилка	36.1

Таблица 8

Валовое содержание органических веществ и гумуса в некоторых озерах Валдайской возвышенности (по Кузнецову, Сперанской и Коншину, 1939)

Озеро	Глубина от поверхности ила, в см	Содержание органических веществ, в %	Гумус, в % к валовому содержанию органических веществ	Дата
Валдайское . .	0—15	22.5	52.3	14 VII 1953
Б. Выходно . .	0—15	50.9	46.2	16 VII 1953
Глебово . . .	0—15	52.8	58.1	1 VIII 1953
Кобелово . . .	0—15	58.2	64.9	23 VII 1953

Дальнейшие исследования аккумуляции органических веществ грунтами представят интерес главным образом в связи с выяснением изменений кормовой базы по мере перехода водохранилища в третью фазу своего развития.

ГАЗОВЫЙ РЕЖИМ И АКТИВНАЯ РЕАКЦИЯ (рН) ВОДЫ ВОЛГИ И ВОДОХРАНИЛИЩА

Данные табл. 10 показывают, что в воде Волги в 1954—1955 гг. в летний период содержание кислорода колебалось от 78 до 96% и лишь в единичных случаях поднималось несколько выше 100%.

В марте 1955 г. в русловой части Волги содержание кислорода снижалось до 7.85—8.53 мг/л (53.5—58.2%), всюду наблюдался дефицит кислорода. Хотя это явление в основном и связано с тем, что зимою в подледный период реки питаются преимущественно грунтовыми водами, имеющим обычно низкое содержание кислорода, но в данном случае, очевидно, некоторое влияние оказывали и промышленные стоки. В устьевой загрязненной части р. Которосли кислорода было 2.07—3.37 мг/л (14.2—23.1), в р. Костроме немногим выше, именно 3.25—4.43 мг/л (26.9—31.8%).

Таблица 9

Содержание фосфатов и железа в грунтах Горьковского водохранилища (1957 г.)

Пункт и дата	Характер залитого грунта	Толщина наила, в мм	P ₂ O ₅ , в мг в 100 г наила	P ₂ O ₅ , в мг в 100 г основного грунта	Fe, в мг в 100 г наила	Fe, в мг в 100 г основного грунта
30 км ниже Ярославля, 2 X	Луг	20	15	20	128	48
Салицкий залив, 2 X . . .	Луг	20	8.7	15	213	109
10 км ниже Костромы, 4 X	Пойма, луг	30	25	25	63	83
10 км ниже Костромы, 4 X	Залитый песок	—	—	10	—	12.5
Русло Волги						
Против пос. Красное на Волге, 6 X	Пойма, луг	40	15	20	105	66
Там же, русло Волги, 6 X	Песок	—	—	15	—	66
Против Юрьевца, 10 X . .	Пойма, луг	1—2	—	12.5	—	47
Против Сокольского, у левого берега, 10 X . . .	Песок, глина	—	—	25	—	34
Там же, 10 X	Пойма, болото	70	—	7.5	—	109
5 км ниже Пучежа, 10 X	Пойма, болото	5	—	12.5	—	83
Там же, 10 X	Песок, глина	3—4	—	6.3	—	67
Там же, 11 X	Луг	2—3	—	15	—	98
Там же, воложка, 11 X . .	Ил	10	15	12.5	51	194
Там же, 11 X	Луг	1—2	—	12.5	—	147
Против Чкаловска, 12 X	Песок	1—2	—	12.5	—	64
Близ Горьковской плотины, 12 X	Песок	4	15	15	34	44
Там же, 12 X	Луг	8	—	6.3	—	162
Залив Юг, 12 X	Песок	1—2	—	6.3	—	147
Близ Горьковской плотины	Озерный ил	1—2	—	12.5	—	147

Примечание. Таблица 13 показывает, что грунты Горьковского водохранилища не бедны содержанием фосфатов. Очевидно, фосфор частично осаждается из толщи воды с железом, концентрация которого в водохранилище далеко не низкая.

Таблица 10

Содержание O₂ и CO₂ в водах Волги и главнейших ее притоков от Рыбинска до Городца перед зарегулированием стока

Пункт и дата	Глубина, в м	O ₂		CO ₂ , мг/л
		мг/л	%	
Против Рыбинска, 29 VII 1954	0.2	7.77	84.4	2.7
	0.0	11.97	90.1	2.7
	5.6	11.41	86.1	3.1
Там же, 20 VI 1955	0.0	10.70	100.0	2.3
	4.5	10.24	95.5	2.3
	0.4	10.79	94.5	3.8
Там же, 8 X 1955	0	7.34	81.0	5.8
	0	8.00	54.6	9.9
	5.5	8.10	55.3	9.5
Там же, 22 VI 1955	0	10.55	98.7	3.3
	0	7.44	80.9	3.7
	4.2	7.20	78.3	4.4
Против Ярославля, 26 VII 1955	0	11.61	89.6	4.9
	0	10.55	98.0	3.1
	0	10.65	98.9	2.2
Там же, 22 VI 1955	0	10.65	98.9	2.2
	0.4	12.57	110.0	3.1
	0	7.71	85.9	3.9
2—3 км выше Костромы, 23 VII 1954	0	7.71	85.9	3.9
	3.6	7.37	82.2	3.9
Против Костромы, 25 X 1954	0	12.50	92.3	4.9
	0	12.50	94.1	4.9
	5.6	12.50	94.1	4.9

Таблица 10 (продолжение)

Пункт и дата	Глубина, в м	O ₂		CO ₂ , мг/л
		мг/л	%	
Там же, 22 VI 1955	0	8.16	77.4	3.4
Близ плёса, 21 VII 1954	0.2	10.08	87.8	8.8
Против Кинешмы, 21 VII 1954	0.2	7.85	86.8	3.3
Там же, 23 VI 1955	0.2	7.45	82.8	3.8
Против Юрьевца, 19 VII 1954	0.2	10.00	93.30	3.8
Против Сокольского, 18 VII 1954	0.2	7.10	80.9	3.7
Против Катунки, 24 VI 1955	6.0	7.52	85.8	3.8
	0	6.70	73.4	3.9
	0	10.32	98.9	3.8

Таблица 11

Прозрачность, температура, O₂, CO₂ и окисляемость воды Горьковского водохранилища в марте 1958 и 1959 гг.

Пункт и дата	Прозрач- ность, в см	Глу- бина, в м	Т°	рН	O ₂		CO ₂ , мг/л	Окисляе- мость, в мг O ₂ на л
					мг	%		
1958 г.								
Против Ярославля, 4 III	120	3	0.0	7.31	13.86	94.3	7.7	11.61
Устье р. Которосли, 4 III	40	1.5	0.15	7.25	4.00	28.00	26.4	6.51
Русло Волги против Кост- ромы, 5 III	120	0	0.0	7.20	9.52	64.8	12.1	11.02
Близ Горьковской пло- тины, 7 III	110	0	0.05	7.31	9.52	64.8	10.4	10.91
1959 г.								
Против Ярославля, 8 III	130	1	0.05	7.33	10.30	70.2	6.6	14.24
Пойма против Чкаловска, 11 III	140	0	0.05	7.14	10.50	71.6	7.70	9.20
Русло Волги против Чка- ловска, 11 III	100	0	0.05	7.14	9.10	62.0	6.6	9.28
		15	0.05	7.14	9.65	65.0	6.6	9.36
1—1.5 км выше плотины, 11 III	90	0	0.50	7.14	9.40	64.1	8.8	9.60
Середина водохранилища, 11 III		14.6	0.05	7.14	9.30	63.4	9.2	9.44

Кислородный режим водохранилища в марте 1956, 1957, 1958 и 1959 гг. в большинстве по площади районов был также нормальный (табл. 11). Резкий дефицит кислорода все же возникает в этот период в мелководных пунктах. Такие случаи известны для Чкаловской поймы (Фотиев, 1958) и некоторых других районов.

Известно, что на кислородный режим в зимний период существенное влияние оказывает характер грунтового питания. Учитывая результаты наших зимних исследований, мы считаем, что для обеспечения нормальных для рыб условий уровень в Горьковском водохранилище в марте необходимо поддерживать на отметке не ниже 2 м против НПП. При снижении уровня до 3 м в марте 1960 г. во многих мелководных районах

водохранилища, в частности в пойме против Юрьевца, кислородный режим оказался крайне неблагоприятным. Наблюдалась гибель рыбы от дефицита кислорода.

Выше отмечалось, что лето 1956 г. было необычно холодное и дождливое. Вследствие частых ветровых волнений, а также вследствие того, что в первый год затопления ложа происходит интенсивный распад наземной растительности, в течение почти всего лета и осени 1956 г. в водах Горьковского водохранилища наблюдался некоторый дефицит кислорода. Развитие фитопланктона было слабым. В среднем летом 1956 г. кислорода было в верхних горизонтах воды 91.8%, у дна 87.8%. Эти цифры очень близки к условиям Волги до сооружения Горьковской ГЭС.

Погодные условия лета 1957 г. были иные. Были часты солнечные штилевые дни. Развитие фитопланктона иногда шло интенсивно, вследствие чего в трофогенном слое воды содержание кислорода поднималось в некоторых пунктах до 130—150%. В такие периоды различия в содержании кислорода между поверхностными и придонными слоями воды местами достигали 50—60%. Но в периоды ветровых волнений картина в этом отношении резко меняется. Например, 14 VI 1957 вблизи плотины при штиле в верхнем слое воды содержание кислорода достигало 142%. В ночь на 15 VI подул сильный северо-восточный ветер, и 16 VI в том же самом горизонте содержание кислорода снизилось до 86.7%.

В общем наблюдения показывают, что содержание кислорода в Горьковском водохранилище, как и во многих других материковых водоемах, определяется метеорологическими факторами и интенсивностью развития фитопланктона. В целом кислородный режим Горьковского водохранилища летом 1956, 1957, 1958 и 1959 гг. для фауны был благоприятным, никаких заморных явлений не наблюдалось. Возникновение резкого дефицита кислорода в последующее время вероятно лишь в те зимы, которым будут предшествовать сухое лето и осень. В такие зимы необходимо, как уже отмечалось, поддерживать уровень воды не ниже 2 м против НПГ.

СОДЕРЖАНИЕ СВОБОДНОЙ CO_2

Летом 1954 и 1955 гг. содержание CO_2 колебалось от 2.2 до 8.8 мг/л, в марте 1955 г. возрастало до 10.0 мг/л.

В марте 1956 г. в связи со значительным влиянием грунтовых вод, содержание CO_2 поднималось до 13—16 мг/л; в те же сроки 1957 г., когда в пределах ложа сильно возрос объем волжских вод, а грунтовые воды оказались разбавленными поверхностным стоком, — содержание CO_2 снижалось до 5.5—12.5 мг/л. Летом и осенью 1956 г. CO_2 также в том или ином количестве была обнаружена во всех пунктах водохранилища, хотя и в значительно меньшем, чем зимою.

Следовательно, до сооружения Горьковской ГЭС в водах Волги от Рыбинска до Городца, а затем в водах водохранилища в 1956 г. не было таких условий, при которых CO_2 снижалось бы до аналитического нуля. Причины этого — слабое развитие фитопланктона и влияние гумифицированных левобережных притоков. По 1956 год по анионному составу вода оставалась гидрокарбонатной.

Величины pH при таких условиях были 7.2—7.4, в пойменных болотных водах снижались до 6.0.

Летом 1957—1959 гг. при штилевой погоде и интенсивном развитии фитопланктона в некоторых пунктах в незначительном количестве появлялись в воде CO_3^{--} -ионы. В такие периоды вода содержала некоторый

избыток углекислого кальция. Последнее иллюстрируется указанными ниже примерами.

1. Водохранилище в районе устья Елнати:

$$Ca'' \times CO_3'' = 6.5 \cdot 10^{-4} \times 1.0 \cdot 10^{-4} = 6.5 \cdot 10^{-8}.$$

2. Пойма против Сокольского:

$$Ca'' \times CO_3'' = 6.5 \cdot 10^{-4} \times 0.5 \cdot 10^{-4} = 3.3 \cdot 10^{-8}.$$

3. Близ Горьковской плотины:

$$Ca'' \times CO_3'' = 6.5 \cdot 10^{-4} \times 0.9 \cdot 10^{-5} = 5.8 \cdot 10^{-9}.$$

Все же и при таких условиях рН в редких случаях поднимался тогда выше 8.2. Аналогичная картина нами наблюдалась и в Куйбышевском водохранилище. Очевидно, смещению реакции в более щелочную сторону в первые годы формирования режима этих водохранилищ препятствовал интенсивный распад фитопланктона и залитой в пределах ложа растительности. Высокая численность бактерий при «цветении» воды в названных водохранилищах, нам кажется, подтверждает такой вывод (Кузнецов, 1959). В пойме против Юрьевца 14 июля 1960 г. рН поднимался уже до 9.10; в русловой части Волги в верхнем слое воды рН был 8.51. В первом пункте содержание кислорода оказалось 16.32 мг/л, во втором 12.24 мг/л.¹ В июле и августе 1960 г. развитие фитопланктона было иногда очень интенсивное, вследствие чего в верхнем слое воды водохранилища рН и содержание кислорода были более высокими, нежели в предыдущие годы.

Летом 1956 г. Горьковское водохранилище являлось водоемом мезогумозным, мезотрофным, гидрокарбонатным, в 1957—1959 гг. — мезогумозным, мезотрофным, гидрокарбонатно-карбонатным (HCO_3' — CO_3''). Фазу вспышки трофии водохранилище переживало в 1956—1957 гг., с 1958 г. перешло в фазу трофической депрессии, главным образом вследствие следующих причин: а) деструкции и заиления глинистым наилком затопленной в пределах ложа луговой растительности; б) недостаточного высокого процесса продуцирования органических веществ автохтонного происхождения и интенсивного их распада в толще воды; в) значительного влияния болотного аллохтонного гумуса.

Формирование гидрохимического режима характеризуемого водоема в его расширенной части происходит примерно по пути Рыбинского водохранилища, так как оба эти водоема находятся в основном в сходных условиях зоны средне-минерализованных вод европейской части СССР. В целом уровень трофии средний.

Кстати отметим, что в водохранилищах, находящихся к северу от 60 параллели, карбонатных ионов в воде практически нет в течение всего года, и это является одним из показателей очень низкого их трофического уровня.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранов И. В. 1949. Гидрохимическая характеристика источников и поверхностных вод Силурийского плато Ленинградской области. Гидрохимические материалы, т. XVI.
Баранов И. В. 1956. Комбинированный батометр ВНИОРХ для отбора проб воды и грунта. Научно-техн. бюлл. ВНИОРХ, № 1—2.

¹ Анализы выполнены О. Л. Некрасовой.

- Б а р а н о в И. В. 1957. Термические и гидрохимические условия зимовки рыб в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах в первый год их существования. Рыбное хозяйство, № 12.
- Б у т о р и н Н. В. 1958. Изменение скоростного режима Волги в зоне подпора Горьковской ГЭС. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- В и н б е р г Г. Г. 1934. Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера. Тр. Лимнол. ст. в Косине, вып. 18, М.
- К у з н е ц о в С. И., Т. А. С п е р а н с к а я и В. Д. К о н ш и н. 1939. Состав органического вещества иловых отложений различных озер. Тр. Лимнол. ст. в Косине, вып. 22, М.
- К у з н е ц о в С. И. 1959. Микробиологическая характеристика волжских водохранилищ. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- С а л м а н о в М. А. и Ю. И. С о р о к и н. 1958. Продукция и деструкция органического вещества в Куйбышевском водохранилище. Тез. докл. Всес. совещ. по вопр. рыбохоз. освоения водохранилищ, Л.
- С о р о к и н Ю. И. 1958. Первичная продукция органического вещества в водной толще Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- С п р а в о ч н и к по водным ресурсам СССР, 1936, т. III, ч. I, Л.
- Ф о т и е в А. В. 1958. Газовый режим Горьковского водохранилища. Тез. докл. Всес. совещ. по вопр. рыбохоз. освоения водохранилищ, Л.
- Щ е р б а к о в А. П. 1941. Основные черты гидрохимического режима Иваньковского водохранилища. Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. VII.
-

Н. А. Трифонова

ГИДРОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА УГЛИЧСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ПО МАТЕРИАЛАМ 1955—1958 гг.

Гидрохимические исследования на Угличском водохранилище производились нами с 1955 по 1958 г. Места отбора проб перечислены в табл. 1 и указаны на рисунке.

Пробы воды отбирались батометром Рутнера, обычно с двух горизонтов: с 0.5 м от поверхности и с 0.5 м от дна, а в августе и сентябре 1957 г. — с одного-четырех горизонтов, в зависимости от глубины, т. е. дополнительно брались пробы еще с двух метров и с середины глубины.

Таблица 1

Станции отбора гидрохимических проб на Угличском водохранилище

№ станции	Местоположение станций	Глубина взятия проб, в м
1	Русло Волги в 1—2 км ниже Ивановской плотины.	7.5
1а	Русло Волги выше г. Кимры.	7.3
2	Река Хотча в 6—7 км выше устья.	3.0
3	Русло Волги выше устья Медведицы.	13.5
4	Устье Медведицы.	13.0
5	Устье Нерли.	13.0
6	Русло Волги против устья Нерли.	14.0
7	Река Кашиянка у д. Зелендино.	3.5
8	Правая пойма Волги выше г. Калязина.	1.5
8а	Залив выше г. Калязина.	1.5
9	Русло Волги выше г. Калязина.	16.0
10	Левая пойма Волги выше г. Калязина.	2.3
11	Устье Жабни.	10.0
12	Устье Волги у с. Красного.	22.0
13	Русло Волги у д. Деревеньки.	23.0

В воде определялись прозрачность по диску Секки, цветность, перманганатная окисляемость и содержание O_2 , CO_2 , NO_3' , NH_4' , Si, P^M , $Fe^{общ}$, Mn, HCO_3' , Cl' , SO_4'' , Ca^{++} , а также общая жесткость и с сентября 1957 г. — общая минерализация. Анализы производились обычным путем по прописи О. А. Алекина (1954). Колориметрическое определение цветности и биогенных элементов: Mn, Fe, Si, P^M и N аммонийного производилось с помощью изготовленных в лаборатории сухих имитационных

шкал — окрашенных стеклянных пластинок. При определении цветности, перманганатной окисляемости и биогенных элементов вода фильтровалась через предварительный мембранный фильтр. Общая минерализация устанавливалась по сумме анионов, определяемых ионообменным методом А. Н. Подгорного и А. В. Фотиева (1958).

Поскольку в результате наблюдений выяснилось, что химический состав вод Угличского водохранилища довольно однообразен на всем его протяжении, в табл. 2 мы поместили средние для русловой части водохранилища цифры основных гидрохимических показателей по каждому рейсу.

Сопоставляя данные четырехлетних наблюдений, можно отметить некоторые закономерности сезонных изменений химизма вод. В целом воды Угличского водохранилища слабо минерализованные (общая минерализация в сентябре и марте равнялась 2.57—3.43 мг. экв./л), гидрокарбонатно-кальциевые (HCO_3^- — 59—170 мг/л; Ca^{++} — 38—90 мг/л), характеризующиеся малым количеством хлоридов (обычно 0.7—2 мг/л), что свидетельствует между прочим о достаточно благоприятном санитарном состоянии водоема. Как видно из табл. 3, где дано среднее по месяцам количество растворенных солей, наименьшее содержание солей в воде — во время паводка, когда жесткость не превышает 3—4.5 Н°. Постепенно концентрация солей увеличивается, достигая максимума в зимний и предпаводочный периоды, и жесткость, как один из характерных показателей солевого состава, возрастает в это время до 8.7 Н°.

Соединения Fe и Mn содержатся в небольших количествах, и только зимой содержание их увеличивается: Mn — до 0.3—0.5 мг/л; Fe — до 0.8—1.9 мг/л. Биогенные элементы в виде аммонийного и нитратного азота и минерального фосфора содержатся в воде обычно в течение всего вегетационного периода, хотя их содержание и падает до минимальных значений. Лишь в сентябре 1957 г. на трех станциях в поверхностных горизонтах отмечено

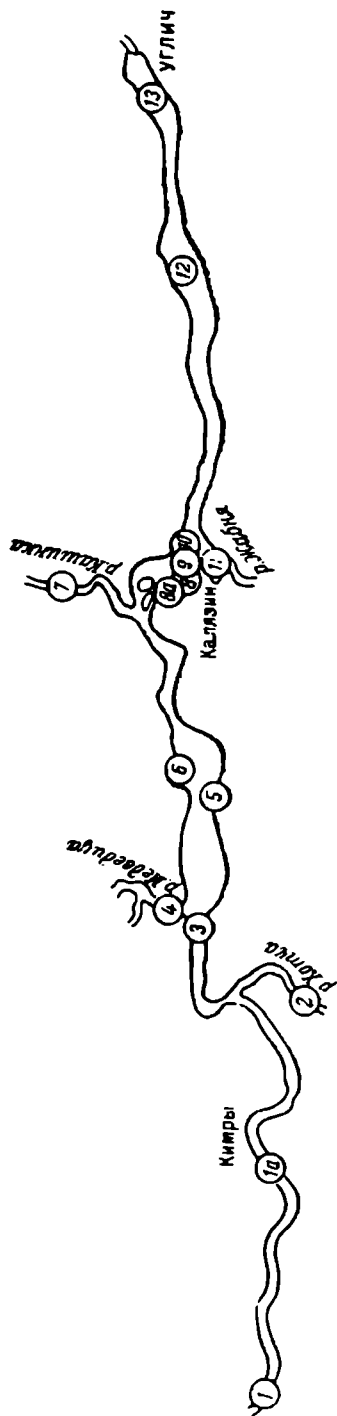


Рис. Схема расположения гидрохимических станций на Угличском водохранилище.

Таблица 2

Русловая часть, водохранилища. Средние величины основных гидрохимических показателей

Год	Число, месяц	Горизонт	Температура	Прозрачность, см по диску Селки	Цветность в градусах Рт-Селки	Окисляемость перманганатная, мг O ₂ /л	pH	O ₂ , мг/л	CO ₂ , мг/л	Fe общее, мг/л	Mn, мг/л	Si, мг/л	P _р , мг/л	N		Жесткость общая, мг-экв/л	Ca ⁺⁺ , мг-экв/л	HCO ₃ ⁻ , мг-экв/л	Cl ⁻ , мг/л	SO ₄ ⁼⁼ , мг/л
														NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻					
1955	13—15 V	Поверхность	10.2	{ 59 }	100	16.4	—	10.0	7.8	0.18	—	1.40	0.012	0.14	0.13	1.12	—	0.98	—	—
		Дно	9.8		100	15.8	—	10.1	8.2	0.19	—	1.50	0.014	0.36	0.13	1.14	—	1.00	—	—
	2—4 VIII	Поверхность	23.0	{ 126 }	75	13.9	—	8.3	1.4	0.10	—	0.3	0.005	0.15	0.03	1.91	—	1.78	—	—
		Дно	18.1		88	14.5	—	4.4	13.1	0.21	—	1.5	0.019	0.33	0.03	1.89	—	1.84	—	—
1956	12—14 X	Поверхность	11.1	{ 184 }	44	11.9	—	10.7	8.0	0.09	—	0.37	0.004	0.06	0.03	2.28	—	1.98	—	—
		Дно	11.1		44	11.7	—	10.6	8.3	0.08	—	0.37	0.004	0.06	0.04	2.27	—	1.96	—	—
	6—8 VI	Поверхность	17.1	{ 100 }	82	17.4	8.11	10.8	0.9	0.17	0.04	1.20	0.009	0.16	0.12	1.59	—	1.24	0.8	7.8
		Дно	14.3		80	17.5	7.56	8.6	6.2	0.21	0.06	1.50	0.010	0.18	0.19	1.57	—	1.22	0.9	8.7
1957	22—23 VIII	Поверхность	16.1	{ 140 }	52	13.7	7.87	8.6	4.4	0.14	0.06	0.50	0.014	0.18	0.03	2.17	1.89	1.75	1.5	21.9
		Дно	16.0		54	13.9	7.73	8.2	5.4	0.15	0.10	0.52	0.016	0.19	0.03	2.19	1.91	1.76	1.5	23.0
	28—30 X	Поверхность	4.4	{ 110 }	56	16.0	7.85	11.7	7.5	0.31	0.07	0.57	0.007	0.49	0.15	2.79	2.03	2.28	—	—
		Дно	4.9		55	15.7	7.72	11.8	7.0	0.32	0.05	0.68	0.011	0.45	0.16	2.82	2.05	2.31	—	—
1958	8—12 II	Поверхность	0.05	{ — }	50	18.1	—	6.2	38.9	0.71	0.23	1.48	0.014	0.85	0.21	3.11	—	2.74	—	—
		Дно	2.5		48	19.2	—	6.3	42.2	0.65	0.27	1.95	0.017	0.64	0.21	3.12	—	2.78	—	—
	11—17 V	Поверхность	14.9	{ 118 }	68	14.9	7.36	9.3	9.2	0.40	—	1.63	0.012	0.28	0.21	1.42	1.08	1.18	0.9	19.3
		Дно	14.5		70	15.1	7.27	9.2	11.4	0.54	—	1.74	0.015	0.35	0.24	1.43	1.03	1.18	0.9	19.5
1959	6—7 VIII	Поверхность	20.6	{ 116 }	63	12.8	7.91	8.0	5.0	0.33	—	0.42	0.026	0.41	0.09	2.09	1.66	1.95	—	—
		Дно	18.8		67	13.8	7.54	5.2	11.8	0.44	—	0.93	0.022	0.70	0.10	2.10	1.61	1.95	—	—
	1—5 IX	Поверхность	19.3	{ 129 }	50	14.0	7.69	8.0	6.8	0.23	0	0.38	0.022	0.31	0.01	2.15	1.64	2.04	—	—
		Дно	18.7		54	13.7	7.42	7.4	10.1	0.28	Следы		0.44	0.020	0.38	2.16	—	2.00	—	—
1959	18 III	Поверхность	—	{ 95 }	48	11.5	—	5.8	45.1	{ 0.87 }	0.30	2.20	0.016	0.78	0.23	3.05	2.24	2.80	2.5	10.0
		Дно	—		48	11.5	—	5.2	49.6		—	—	—	—	—	3.05	2.24	2.80	2.5	—

Таблица 3

Содержание солей в русловых участках Угличского водохранилища в 1955—1957 гг.

Месяц	Горизонт	Жесткость, мг-экв/л			Ca'', мг-экв/л			HCO ₃ ', мг-экв/л			Cl', мг-экв/л			SO ₄ '', мг-экв/л		
		мин.	макс.	сред.	мин.	макс.	сред.	мин.	макс.	сред.	мин.	макс.	сред.	мин.	макс.	сред.
V	Поверхность	1.06	1.59	1.27	0.96	1.24	1.08	0.93	1.32	1.08	0.021	0.027	0.022	0.33	0.48	0.40
	Дно	1.09	1.60	1.28	0.94	1.18	1.03	0.96	1.30	1.09	0.023	0.028	0.025	0.32	0.57	0.41
VI	Поверхность	1.47	1.63	1.59	—	—	—	1.16	1.34	1.24	0.019	0.027	0.025	0.094	0.23	0.16
	Дно	1.49	1.62	1.57	—	—	—	1.14	1.40	1.22	0.019	0.033	0.027	0.098	0.25	0.18
VIII	Поверхность	1.84	2.50	2.06	1.57	1.89	1.77	1.57	2.0	1.83	0.019	0.060	0.041	—	—	—
	Дно	1.82	2.51	2.06	1.57	1.91	1.76	1.56	2.01	1.85	0.019	0.062	0.042	0.46	—	—
IX	Поверхность	2.04	2.28	2.15	1.51	1.77	1.64	1.90	2.10	2.04	—	—	—	—	—	—
	Дно	2.04	2.26	2.16	—	—	—	1.90	2.05	2.00	—	—	—	—	—	—
X	Поверхность	2.19	2.91	2.53	1.90	2.11	2.03	1.90	2.37	2.13	—	—	—	0.26	0.46	0.36
	Дно	2.15	2.95	2.54	1.88	2.16	2.05	1.86	2.41	2.13	—	—	—	0.35	0.56	0.46
II	Поверхность	3.08	3.21	3.09	—	—	—	2.62	2.77	2.74	—	—	—	—	—	—
	Дно	3.03	3.15	3.11	—	—	—	2.62	2.81	2.78	—	—	—	—	—	—
III	Поверхность	3.05			2.24			2.80			0.07			—		

Таблица 4

Содержание кислорода, железа, марганца и окисляемость в феврале 1957 г.

Места отбора проб		O ₂ , мг/л	Fe общее, мг/л	Mn, мг/л	Перманганатная окисляемость, мг O ₂ /л
Русловые участки водохранилища		6.1—6.5	0.52—0.80	0.10—0.33	15.2—18.4
Заливы в устьях притоков		4.7—6.2	0.60—1.90	0.28—0.54	17.1—36.7

отсутствие нитратов, а в августе 1955 г. почти отсутствовали соединения Si.

Повышенная перманганатная окисляемость: 10.6—18.8 мг O_2 /л — свойственна водам Угличского водохранилища в течение всего года. Наибольшая цветность наблюдается весной — до 100°, наименьшая — осенью и зимой — 40—73°. Прозрачность, наоборот, весной минимальная (май 1955 г. — 55—60 см), а осенью достигает 200 см.

Газовый режим в период наблюдений был довольно благоприятный. Значительное расслоение содержания кислорода по горизонтам наблюдалось лишь в августе 1955 и 1957 гг., и главным образом в предплотинном участке, где разница между поверхностными и придонными слоями достигала 6—6.5 мг O_2 /л. Зимой (в феврале 1957 г., а в верхней части водохранилища и в марте 1958 г.) содержание O_2 не падало ниже 36—40% насыщения.

Как уже сказано, химический состав вод довольно однообразен по всей акватории водохранилища. Можно отметить лишь очень небольшие различия в химизме вод отдельных участков. Так, в глубокой предплотинной части наблюдается наибольшая стратификация содержания не только растворенных газов, но и биогенных элементов. Последние в придонных слоях этого участка достигают максимальных для водохранилища величин.

В заливах, образовавшихся при заполнении водохранилища в устьях притоков, например Нерли, Мед-

Таблица 5

Сравнительные данные по содержанию солей в разные годы

Год	Период года	Горизонт	мг/л						мг.-экв./л						Примечание
			Cl'		SO ₄ ''		HCO ₃ '		Cl'		SO ₄ ''		HCO ₃ '		
			мин.	макс.	мин.	макс.	мин.	макс.	мин.	макс.	мин.	макс.	мин.	макс.	
1944	Открытый { Зимний {	Поверхность	0.5	1.7	3.8	6.8	107	177	0.01	0.05	0.08	0.14	1.75	2.90	Данные Куд- ряцева Д. Д.
		Дно	0.4	2.0	3.4	9.6	109	172	0.01	0.06	0.07	0.20	1.79	2.82	
1955—1957	Зимний {	Поверхность	2.5	2.5	—	—	159.8	171.4	0.07	0.07	—	—	2.62	2.81	Наши данные
		Дно	2.5	2.5	—	—	159.8	171.4	0.07	0.07	—	—	2.62	2.81	
	Открытый {	Поверхность	0.7	2.1	4.5	23.0	56.7	144.5	0.02	0.06	0.09	0.48	0.93	2.37	
		Дно	0.7	2.2	4.7	27.5	58.6	147.0	0.02	0.06	0.10	0.58	0.96	2.41	

Таблица 6
Сравнительные данные по содержанию растворенных биогенных элементов в разные годы

Год и авторы	Период года	Горизонт	NO ₃ ⁻ , мгN/л		NH ₄ ⁺ , мг N/л		Si, мг/л		P _р , мг/л		Fe общее, мг/л		Mn, мг/л		Окисляем. перманг., мг О ₂ /л	
			мин.	макс.	мин.	макс.	мин.	макс.	мин.	макс.	мин.	макс.	мин.	макс.	мин.	макс.
1942 (Себенцов и Мейснер)	Открытый	Поверхность	0.17	0.43	0.07	0.73	—	—	0.013	0.052	—	—	—	—	13.1	17.6
	Зимний	Дно	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13.7	19.2
1944—1945 (Кудрявцев)	Открытый	Поверхность	0.0	0.20	0.13	0.30	—	—	0.006	0.020	0.05	0.44	0	0	12.1 ¹	15.7
	Дно	Дно	0.0	0.20	0.16	0.32	—	—	0.008	0.024	0.05	0.34	0	0	9.8	15.3
1955—1957 (Наши данные)	Открытый	Поверхность	0.0	0.45	0.02	0.61	0.0	2.0	0.002	0.045	0.075	0.65	0.0	0.08	10.6	18.6
	Дно	Дно	0.01	0.45	0.05	1.20	0.0	3.70	0.002	0.053	0.09	0.87	0.0	0.16	10.9	18.8
	Открытый	Поверхность	0.20	0.23	0.44	1.01	0.80	2.20	0.013	0.015	0.60	0.87	0.10	0.31	11.5	18.5
	Зимний	Дно	0.20	0.23	0.32	0.92	1.50	2.20	0.015	0.020	0.52	0.87	0.19	0.33	11.5	18.2

¹ — нефильтрированная вода.

ведицы, Кашинки, в летний период наблюдается небольшое повышение содержания солей. Зимой некоторые заливы также несколько отличаются от русловых участков водохранилища. Как показано в табл. 4, в заливах по рекам Нерль, Медведица, Жабня содержание O₂ в феврале 1957 г. немного ниже, чем в русловых частях, а Mn, Fe и растворенных органических веществ — выше.

Сток из вышележащего Ивановского водохранилища составляет 67.6% общей приточности Угличского водохранилища (Курдина, 1959), что в основном и определяет химизм последнего. Но нельзя не отметить и существенного различия между данными водоемами, вызванного большими глубинами, менее развитой береговой линией и малой площадью болот на водосборе и на залитых участках Угличского водохранилища. Воды его отличаются большим односторонним по всей акватории, меньшей амплитудой колебания минимумов и максимумов различных гидрохимических показателей в течение года и менее напряженным зимним газовым режимом.

Для выяснения вопроса об изменениях химического состава вод Угличского водохранилища за последние 10—15 лет мы сравниваем результаты наших анализов с данными Б. М. Себенцова и Е. В. Мейснера (1947) за 1942 г. и Д. Д. Кудряв-

цева (1950) за 1944 г. Из табл. 5 и 6 видно, что заметных сдвигов в химизме воды не наблюдается. Наиболее характерным показателем промышленного загрязнения водохранилища могли бы, как нам кажется, служить сульфаты, но их концентрация в течение года не превышает 20—30 мг/л.

ЛИТЕРАТУРА

- А л е к и н О. А. 1954. Химический анализ вод суши. Гидрометеиздат, Л.
- К у д р я в ц е в Д. Д. 1950. Сравнительная характеристика гидрохимического режима водохранилищ Верхней Волги: Ивановского, Угличского и Рыбинского. Тр. биол. ст. «Борок», в. 1.
- К у р д и н а Т. Н. 1959. Элементы гидрологического режима и водный баланс Угличского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 2 (5).
- П о д г о р н ы й Л. Н. и А. В. Ф о т и е в. 1958. Методика анализа маломинерализованной воды с применением катионита КУ-2. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 2.
- С с б е н ц о в Б. М. и Е. В. М е й с н е р. 1947. Рыбоводно-биологические основания рыбохозяйственного освоения Угличского водохранилища. Тр. Всеросс. научно-иссл. инст. пруд. рыбн. хоз., т. IV.
-

В. П. Курдин

ГРУНТЫ ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Литература о грунтах Иваньковского водохранилища исчерпывается работами Л. Л. Россолимо (1950), А. В. Гавемана (1952) и А. А. Потапова (1954). Л. Л. Россолимо по материалам, собранным при помощи ловчих стаканов в летне-осенний период 1939 г., характеризует седиментацию отложений в приплотинном участке и рассматривает их механический и химический состав. А. В. Гавеман затрагивает распределение грунтов в общих чертах, а А. А. Потапов — локализованно по заливам, в которых развивается прибрежно-водная растительность.

Материалы, послужившие основой для настоящей статьи, собраны в навигацию 1957 г. на 228 станциях, расположение которых по водохранилищу определялось границами распределения грунтов. Пробы грунта отбирались дночерпателем Петерсена или трубкой ГОИНа и консервировались высушиванием. В поле с помощью цилиндрика установленного объема брались навески для определения объемного веса и натуральной влажности отложений. Лабораторная работа заключалась в определениях максимальной молекулярной влагоемкости (м.м.в.) методом Лебедева, потери в весе при прокаливании в муфельной печи и механического состава отмучиванием с разделением остатка на фракциометре (крупнозернистые пески предварительно пропускались через сита). Подробнее методика лабораторной обработки опубликована ранее (Курдин, 1959). Характерные пробы грунта, выбранные на основании массовых определений м. м. в. и потери в весе при прокаливании, брались для химического анализа, при котором определялись общее органическое вещество и общий азот методами И. В. Тюрина (Гедройц, 1955).

ГИДРОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ГРУНТОВОГО КОМПЛЕКСА

Основные сведения о гидрологическом режиме Иваньковского водохранилища и краткая физико-географическая характеристика его района приведены в работе Н. А. Зиминовой (1959). Здесь для лучшего понимания процессов образования и распределения грунтов необходимо добавить следующее. Главные плёсы водохранилища: Волжский — с границей до плёса Сози, Шошинский — до бывшего устья Шоши и Иваньковский — от плёса Сози до плотины (деление по Гавеману, 1952) имеют разные режимы скорости течения и волнения, что в некоторой степени определяется различием их морфометрических характеристик. Из табл. 1 следует, что в Шошинском и Иваньковском плёсах находятся обширные участки

Таблица 1

Некоторые морфометрические данные главных плёсов
Иваньковского водохранилища

Характеристики	Плёсы			Всего
	Волж- ский	Шошинский	Иваньков- ский	
Длина, км	84	36	27	
Наибольшая ширина, км	2.1	5.0	7.5	
Средняя ширина, км	0.9	4.0	5.9	
Коэффициент развития береговой линии	—	10.1	6.6	
Островность, %	6.3	21.6	10.8	
Площадь зеркала при НПГ, км ²	74	112	141	327
То же при нормальном горизонте зимней сработки	35	9	46	90
Средняя глубина при НПГ, м	4.9	1.7	4.0	
То же при нормальном горизонте зимней сработки	4.6	1.9	4.3	

Примечание. Площади зеркала и средние глубины даны по Гавеману (1952).

мелководий (средние глубины при понижении уровня увеличиваются и площади зеркала резко сокращаются), а береговая линия сильно изрезана и защищена островами.¹ В Волжском плёсе мелководья развиты слабо, но ширина его невелика. Мелководность, большое количество островов и изрезанность берегов ослабляют влияние волнения на берег и дно водохранилища. Поэтому поступление грунтообразующего материала за счет абразии незначительно, так как уровенный режим водохранилища установился.

Современные методы расчета высоты ветровой волны (Кусков, 1957) позволяют для ветра силой 10 м/сек. и существующих разгонов на Шошинском и Иваньковском плёсах получить соответственно высоты волн в 0.50 и 0.65 м, а при ветре 20 м/сек. 1.0 и 1.4 м. Разрушение волны начинается при глубине, равной ее высоте, поэтому из-за прибрежных мелководий упомянутых плёсов уреза достигает разбитая волна, неспособная сильно разрушать берег. Размываемые берега встречаются только на участках небольшой протяженности и обычно в местах, где глубины у берегового склона в 1.5—2 раза больше высоты наиболее часто повторяющихся волн.

Амплитуда колебаний уровня воды в навигационный период незначительна и не превышает 1.5 м. Зная, что приведенные выше небольшие волны обеспечивают устойчивость профиля дна соответственно на глубине 1.7 и 3.0 м (Кусков, 1957), мы можем вычислить, что в Шошинском

¹ Увеличение средней глубины с понижением уровня возможно при сильном сокращении площади зеркала, вызывающем незначительное уменьшение объема. Это явление можно наблюдать на участках водоема с обширными мелководьями при наличии глубоководных зон.

плёсе неразмываемое дно начинается на глубине 2.7 м, а в Ивановском — на глубине 4.0 м относительно НППГ. Как правило, ветры силой 10 м/сек. по повторяемости значительно преобладают над ветрами в 20 м/сек, поэтому критические глубины неразмываемого дна несколько меньше указанных. Обычно между отметками критических глубин для часто повторяющихся высот волн (в нашем случае 0.5—0.7 м) и наибольших (1.0—1.4 м) начинает концентрироваться наиболее подвижная часть отложений водохранилища, которая предохраняет первичные грунты от размыва и в то же время подвергается трансседиментации. Особенности морфометрии каждого плёса влияют на силу волнения, а следовательно, на местные перемещения критических отметок размыва в сторону их увеличения или уменьшения.

В узком, вытянутом по бывшему руслу Волги Волжском плёсе устойчивость профиля дна определяется не волнением, а скоростями течения, главным образом в половодье. Небольшие размывы берегов плёса, наблюдаемые по всей его длине, обусловлены течениями, слабыми ветровыми волнениями и волнами, возникающими при плавании судов. Продукты абразии берега обычно не накапливаются на русле, а выносятся в ниже-расположенные участки водохранилища преимущественно весенним паводком. Исключение составляют части склонов русла, на которых происходит приrost отлагающихся за навигацию наносов, так как слой отложений, смытый за время действия размывающих скоростей, меньше ежегодно аккумулируемого слоя. При таких условиях наблюдается заполнение русла илистыми отложениями в направлении от его склона к середине. Это происходит потому, что середина русла больше удалена от места абразии, в связи с чем на ней отлагается меньшее количество тонкозернистых наносов, которые полностью удаляются при появлении размывающих течений.

Несмотря на сложную морфометрию чаши водохранилища и небольшие открытые водные пространства, ветровые течения оказывают влияние на сортировку и распределение грунта. Стоковые течения вызывают направленную трансседиментацию наносов по всей длине водохранилища, за исключением участков, приуроченных к мертвым пространствам. В навигационный период стоковые и ветровые течения сложно взаимодействуют между собой. Ветровые течения нарушают нормальное распределение скоростей по глубине и могут увеличивать скоростной градиент на ветрикали. По причине возникновения стоковые течения можно разделить на естественные и искусственные (зарегулированные). Первые обязательны для верховьев Волжского и Шошинского плёсов, имеющих незарегулированный приток. Вторые особенно характерны для приплотинного участка Ивановского плеса, где они обусловлены попусками гидроузла любой продолжительности.

Величина естественных скоростей течения и их распространение по длине плёса зависит от соотношений объемов секундных притоков и уровня воды в водохранилище. Проследить распространение течений и получить представление о их наибольших скоростях можно по материалам, имеющимся для Волжского плёса. Пользуясь профилем водной поверхности в бытовых условиях и величиной падения уровня воды на участке Калинин—Конаково в условиях водохранилища, можно получить перемещение границы подпора по длине плёса. Чем выше абсолютная высота паводка и ниже уровень водохранилища, тем ближе к плотине выклинивается подпор и тем большая часть верховьев плёса по режиму скоростей течения напоминает реку. В качестве примера даем перемещение границы

подпора по длине Волжского плёса в половодье 1953 г. Из графика (рис. 1) видно, что в годы с высоким весенним паводком, каким был 1953 г., и нормальным уровнем зимней сработки граница выклинивания подпора подходит довольно близко к плотине, а длительность времени, на которое в плёсе устанавливается речной режим, на отдельных его участках различна. Так, у бывшего устья Шоши, оно равно 3 суткам, у дер. Лисицы — около 10 суток, а в 15 км ниже Калинина — 48 суткам. Таким образом, в этих пунктах на указанное время грунты плёса подвергались воздействию бытовых скоростей течения, определенных водностью Волги и Тверцы.

Это подтверждается значительными уклонами водной поверхности. Например, 3 IV 1953 г. на участке Калинин—Копаково уклон был равен 0.1‰ .

По проточности Шошинский плёс уступает Волжскому, так как водообмен первого из них в 3 раза меньше, чем второго. Для периода наибольшей сработки уровня воды у устья Ламы скорость составляет 0.10 м/сек. (Зиминова, 1959). Для весеннего паводка данных нет, но, поскольку время половодья совпадает с наименьшими уровнями, проточность плёса весной на короткое время резко возрастает.

Скорость и распространение зарегулированных стоковых течений Иваньковского плёса зависит от величины и продолжительности сбросов через гидросооружения. Кратковременные попуски, независимо от их величины, вызывают течения в приплотинном участке, а продолжительные сбросы являются причиной возникновения течений на протяжении всего плёса и даже водохранилища. Пульсация работы ГЭС в течение суток вызывает соответствующий скачкообразный режим течений в бьефах плотины.

Представление о проточности Иваньковского плёса дают средние скорости, вычисленные как отношение среднемесячного секундного забора воды из водохранилища к среднемесячной площади водного сечения выбранного створа. Таким способом определено, что скорости течения в наиболее узких местах Иваньковского плёса колеблются между 0.03 и 0.12 м/сек. Поскольку величины сбросов гидросооружения могут варьировать в диапазоне $0\div 7500\text{ м}^3/\text{сек.}$, экстремальные значения скорости течения будут отличными. Наименьшие скорости соответствуют времени прекращения попусков через ГЭС или забора воды в канал им. Москвы и близки к нулю. Наибольшие скорости бывают при весенних сбросах, когда водохранилище срабатывается для последующего накопления талыми водами. В это время проходит до 40% годового водообмена. Средний годовой коэффициент водообмена за период 1951—1955 гг. равен 13.6 (Зиминова, 1959).

Максимальные сбросы через гидросооружение совпадают с наибольшими расходами воды на притоках водохранилища. Продолжительность

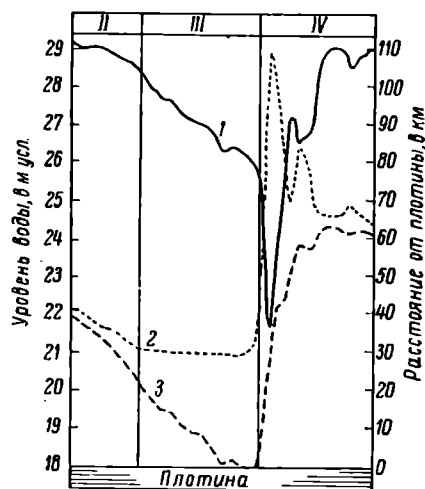


Рис. 1. Перемещение границы подпора в Волжском плёсе Иваньковского водохранилища в половодье 1953 г.

- 1 — граница распространения подпора;
- 2 — ход уровня воды у Калинина;
- 3 — ход уровня воды у Копаково.

беспрерывных наибольших годовых сбросов обычно равна 5—10 суткам. В это время в движение включается водная масса на всем протяжении водоема. Последнее позволяет, пользуясь принятым выше способом, с достаточной точностью вычислить среднюю скорость потока для любого створа Ивановковского плёса, выбранного перпендикулярно оси течения.

Таким образом, в водохранилище наибольшие скорости течения наблюдаются при весеннем паводке. В Волжском плёсе на участке, временно свободном от подпора, средние суточные скорости могут быть больше 1.0 м/сек. В Ивановском плёсе в зависимости от половодных сбросов они достигают 0.53 м/сек. (1937—1955 гг.). По скорости Шошинский плёс, судя по его водообмену, уступает Волжскому.

Существующие методики позволяют вычислить размеры частиц отложений минерального происхождения, отрывающихся от дна при различных скоростях течения. Наибольшие диаметры влекомых наносов, полученные по формуле Шамова (1959) для условий описываемого водо-

Т а б л и ц а 2

Максимальные диаметры влекомых частиц наносов в мм при заданных скоростях течений и глубинах

Скорость	Глубина, м:			
	2.0	5.0	10.0	15.0
$V_{\text{ср.}} 0.5 \text{ м/сек.} \dots\dots$	1.0	0.7	0.5	0.4
$V_{\text{ср.}} 1.0 \text{ м/сек.} \dots\dots$	8.3	5.2	3.7	3.0

хранилища, даны в табл. 2. Из сравнения данных таблицы и приведенных выше скоростей течения по плёсам следует, что в определенные периоды времени в водохранилище происходит размыв и трансседиментация ранее отложившихся наносов под действием стоковых течений. В верхней части Волжского плёса процессы русловой эрозии наблюдаются каждую весну, а в Ивановском плёсе — в зависимости от объема половодья. Причем в течение 7 из 19 лет наблюдений здесь происходило только отложение наносов, поскольку при средней скорости 0.24 м/сек. по дну не передвигаются даже самые малые частицы (Шамов, 1959).

Кратковременность и периодичность действия размывающих скоростей обеспечивают частичную аккумуляцию поступающих и вырабатывающихся в водоеме наносов. Основная доля оседающих в водохранилище наносов скапливается в Ивановском плёсе, так как по величине скоростей течения он уступает другим. Существующий вынос некоторой части аллювия в нижний бьеф водохранилища подтверждается графиком на рис. 2, где хронологически совмещены уровни воды, сбросы через гидросооружение и сток взвешенных наносов. Из графика видно, что в половодье при меньших чем при НПГ площадях водного сечения происходят наибольшие сбросы воды, которым сопутствует поступление в водохранилище основного объема взвешенных наносов, составляющих для створа у г. Калинина 76% их годового количества. На этом основании, имея в виду значительные скорости течения весной, препятствующие отложению

взвесей, можно предполагать, что в период максимальных сбросов происходит вынос части взвешенных наносов в нижний бьеф водохранилища.

От соотношения аккумулярованных и выносимых количеств аллювиальных наносов и автохтонного материала зависит скорость заиления

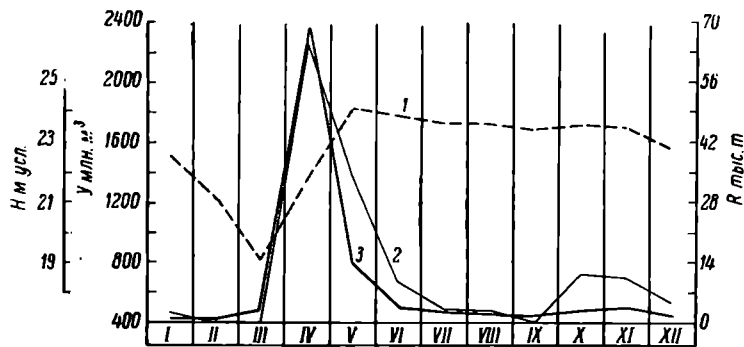


Рис. 2. Среднемесячные уровни воды (H), сбросы (y) и сток взвешенных наносов (R) для Иваньковского водохранилища

1 — уровень воды по посту Конаково (1951—1955 гг.); 2 — сброс через гидросооружение (1948—1957 гг.); 3 — сток взвешенных наносов у Калинина (1949—1955 гг.).

водохранилища и характер образующихся в нем вторичных отложений. Формирование гранулометрического и химического состава грунтов, входящих в грунтовой комплекс, происходит под влиянием состава источников грунтообразующего материала и гидродинамической активности различных участков водохранилища (Курдин, 1958, 1959).

ХАРАКТЕРИСТИКА ГРУНТОВ

Перечень грунтов, образующих грунтовой комплекс Иваньковского водохранилища, дан в объеме принятой нами классификации (Курдин, 1960). Первичные грунты в основном представлены песчаными и супесчаными почвами; трансформированные — обнаженными разбухшими и заболоченными почвами; вторичные — песком, илистым песком, песчанистым серым и серым илом и отложениями из макрофитов. Торфянистый ил наблюдается редко, так как небольшое количество торфяных частиц (крошки), получаемое при размыве торфяных славин или залежей, растворяется в общей массе материала, который поступает из других грунтообразующих источников. Переходный ил встречается на очень незначительных по площади участках, поскольку контакт между грунтами открытых и хорошо защищенных от волнения пространств отсутствует. Последнее подтверждается разрывом в поле точек, обнаруживаемым при построении кривой связи между потерей в весе при прокаливании и максимальной молекулярной влагоемкостью в диапазоне от 30 до 50% по органическому веществу (рис. 3). Для Рыбинского водохранилища благодаря сильно развитому волнению на Главном плесе точки вдоль упомянутой кривой располагаются без разрывов, что свидетельствует о существующем контакте между грунтами и объясняет постепенное изменение количества органического вещества во вторичных отложениях (Курдин, 1959).

Органическое вещество и максимальная молекулярная влагоемкость грунтов Иваньковского водохранилища дают свою кривую связи для каждого плёса (рис. 3). Это объясняется различным содержанием органического вещества в отложениях разных плёсов при равных значениях максимальной молекулярной влагоемкости. Наиболее богаты органикой

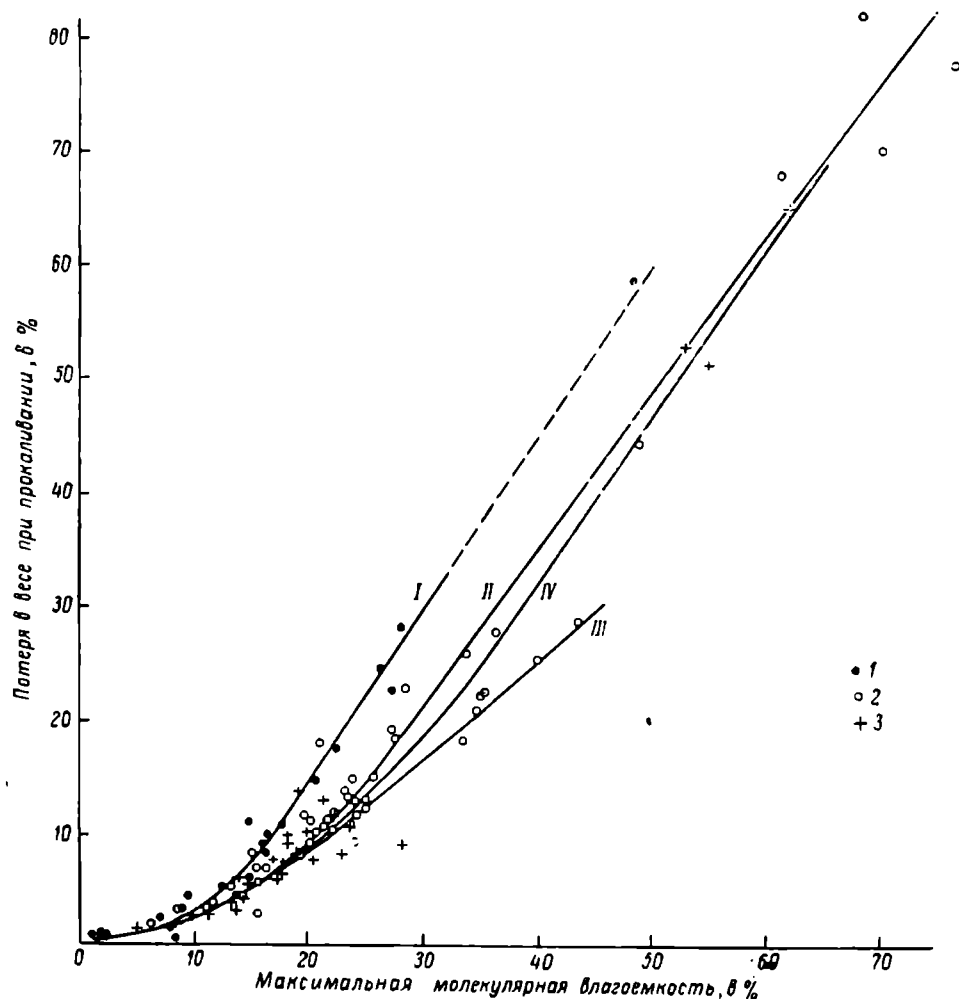


Рис. 3. Кривые связи между потерей в весе при прокаливании и максимальной молекулярной влагоемкостью для грунтов Иваньковского водохранилища.

I — Волжский плёс; II — первая кривая Иваньковского плёса; III — вторая кривая Иваньковского плёса; IV — Шошинский плёс.
1 — грунты Волжского плёса; 2 — грунты Иваньковского плёса; 3 — грунты Шошинского плёса.

вторичные грунты Волжского плёса, что, по всей вероятности, обусловлено значительным содержанием органического вещества в стоке притоков и малой его минерализацией в воде вследствие незначительного ветрового перемешивания водной толщи. Наиболее бедны органикой те грунты Иваньковского плёса (кривая II), которые расположены вблизи

размываемых подводных склонов и берегов. В этих условиях они обогащаются минеральными частицами.

Представление о количестве и составе органического вещества в грунтах плёсов водохранилища дает табл. 3. Данные таблицы позволяют сделать следующие выводы.

1. В формировании органического вещества всех плёсов значительную роль играют растительные остатки, что подтверждается повышенными значениями отношения C/N и сильным развитием прибрежно-водной растительности, которая на Иваньковском водохранилище занимает 16.7% общей площади зеркала водоема (Экзерцев, 1958); по данным Т. А. Сперанской (1935), в планктонном детрите отношение C/N равно 5.6.

2. Содержание общего органического вещества в основных типах грунтов Иваньковского и Рыбинского водохранилищ близко.

3. Содержание общего азота в органических грунтах исследуемого водоема в 2—2.5 раза больше, чем в тех же грунтах Рыбинского водохранилища, что, по-видимому, является следствием ежегодного пополнения свежим растительным материалом этих отложений в Иваньковском водохранилище, в результате чего их разложение еще далеко не закончено.

4. Разница в величинах отношения C/N для грунтов Шошинского плёса и концентрация отложений из макрофитов на малых глубинах (на месте их развития) еще раз указывает на отсутствие контакта между грунтами открытых и защищенных участков водохранилища, чего нельзя сказать о Рыбинском, где наиболее богатые органикой отложения в результате их трансседиментации занимают глубоководные районы водоема.

5. Увеличение дисперсности частиц, слагающих отложения, не всегда сопровождается ростом содержания в них органического вещества, поскольку последний зависит от расположения источников грунтообразующих материалов относительно места концентрации грунта и гидродинамической активности различных участков водохранилища, оказывающих влияние на формирование данного отложения.

Механический состав основных типов грунтов Иваньковского водохранилища по каждому плёсу в отдельности представлен в табл. 4. Станции в таблице расположены по длине каждого плеса от его верховьев к плотине. Таблица позволяет сделать следующие обобщения.

1. Дисперсность вторичных отложений уменьшается к верховьям плёсов вследствие того, что ослабление гидродинамической активности со сменой ее преобладающей формы (стоковых течений на волнение) происходит по направлению к гидроузлу.

2. Песчанистый серый ил, залегающий ниже критических отметок, в Иваньковском и Шошинском плёсах имеет одинаковый механический состав независимо от рельефа дна, так как на этих участках преобладает волнение, ограниченное рельефом водоема.

3. Выше критических отметок, в соответствии со средней глубиной и навигационный период и удалением от абразионного берега, дисперсность грунтов меняется в широком диапазоне от крупных песков до песчанистых илов (станции 123, 138, 169, 184).

4. Изменение механического состава каждого типа грунта в верховьях плёсов с передвижением вниз происходит постепенно, так как изменяется величина гидродинамической активности.

Данные механического состава позволяют вычислить гранулометрические коэффициенты, которые определялись при помощи кумулятивных кривых, построенных на основе с равными интервалами по оси абсцисс. В табл. 6 приводятся значения коэффициента сортировки (S_o), коэффи-

Таблица 3

Органическое вещество грунтов Ивановского и Рыбинского водохранилищ
в % от сухого веса

М стан- ция	Грунт	Глубина при НПГ, м	Сумма фрак- ций <0.01 мм	Потеря в ве- се при про- калывании	Общее орга- ническое ве- щество по морному синтанилю	Общий азот	C/N	Примечание
Волжский плёс								
7	Крупный песок	7.4	0.2	0.7	0.26	0.006	24.7	
12	Песчанистый серый ил	6.3	22.2	16.7	11.95	0.38	18.7	
67	То же	10.3	15.2	6.6	4.08	0.14	16.9	
25	Отложения из макро- фитов	2.2	34.2	55.4	56.60	2.04	16.1	
20	Почва супесчаная се- рая	0.6	14.2	8.2	4.50	0.20	13.0	
45	Почва песчаная серая	3.2	9.2	5.4	2.83	—	—	
Ивановский плёс								
1	Песчанистый серый ил	5.3	26.0	21.0	15.49	0.72	12.5	Плёс р. Созь
72	Песчанистый темносе- рый ил	11.4	28.4	22.4	17.30	0.77	13.0	
		15.5	13.0	9.0	4.01	0.17		
78	Песчанистый серый ил						13.6	
95	То же	6.1	24.6	10.4	5.75	0.28	11.9	
124	» »	18.2	24.4	13.3	7.44	0.33	12.8	
138	» »	4.2	11.6	3.9	3.14	—	—	
147	Серый ил	9.1	30.6	12.9	8.25	0.39	12.3	
Шошинский плёс								
184	Песок илистый	1.8	9.6	3.7	2.14	0.13	9.5	
169	Песчанистый серый ил	3.4	18.8	7.3	4.61	0.20	13.4	
175	То же	11.4	24.0	6.2	4.21	0.32	7.6	
157	Отложения из макро- фитов	2.2	33.8	65.2	66.07	2.39	16.0	
187	Почва супесчаная свет- лосерая	1.0	24.8	7.4	5.81	0.35	9.6	
Рыбинское водохранилище								
62	Песчанистый серый ил	13.0	16.5	7.1	5.9	0.18	18.8	
30	Серый ил	7.5	42.5	12.6	10.5	0.36	15.5	
18	Переходный ил	17.1	—	30.6	30.3	0.76	22.3	
40	Торфянистый ил	12.0	60.0	62.4	65.1	1.09	33.5	

циента асимметрии (Sk) и медианы (Md). Принимают, что при малом значении So (< 2) грунты отсортированы хорошо, а при большем — хуже (Кленова, 1948). Величина Sk показывает положение максимума содержания отдельных фракций относительно Md. При Sk < 1 максимум лежит в стороне более крупных частиц, чем Md, и наоборот. Медиана определяет диаметр частиц, которые располагаются соответственно 50%. Она пока-

зывает, что половина отложения состоит из частиц большего размера, а другая половина — из более мелких.

Как видно из табл. 5, существенных различий в сортировке грунтов отдельных плёсов водохранилища нет. Наиболее хорошо сортирован песок и почвы, несколько хуже остальные грунты ($So > 2$). Колебание коэффициента сортировки в ту или другую сторону для одного типа грунта определяется местными условиями, создаваемыми гидродинамической активностью участка.

Коэффициенты асимметрии различных грунтов всего водоема за редким исключением меньше единицы. Это означает, что максимальное содержание фракций находится в половине, состоящей из частиц крупнее медианного диаметра.

Величина медианного диаметра у илистых грунтов колеблется около 0.05 мм. Классифицируя илы по Md и применяя терминологию, принятую для морских осадков, меньшую часть из них следует отнести к мелкоалевритовым ($Md < 0.05$ мм), а остальные к крупноалевритовым илам (Леонтьев и др., 1959).

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГРУНТОВ

Распределение грунтов в водохранилищах, так же как их мощность, определяется гидродинамической активностью его отдельных участков и запасами грунтообразующего материала. Изменение силы волнения и течений в рамках, ограниченных морфометрическими характеристиками участков водоема и эксплуатационными условиями водохранилища, влечет за собой смену грунта. Резко выраженное изменение величины гидродинамической активности обуславливает четкую границу между сменяющимися типами грунтов. И наоборот, при постепенном ее изменении границы между отдельными грунтами стерты, поскольку условия образования отложений меняются плавно. Эти положения хорошо заметны при смене типов вторичных грунтов на всех плёсах водохранилища. Так, крупные и средние пески в 8 км выше Конакова сменяются серым песчаным илом (рис. 4), потому что в районе города обычно выклинивается подпор воды при весеннем паводке. У плёса Сози вновь появляется крупный песок, так как здесь площадь водного сечения значительно уменьшается за счет обширной отмели по правому берегу, что вызывает увеличение скорости течения. Для Шошинского и Иваньковского плёсов характерны отложения из макрофитов, которые находятся в тесном соседстве с обнаженными почвами. Это возможно потому, что заливы, где расположены отложения из макрофитов, изолированы от мобильной водной массы большими отмелями, островами и водной растительностью. В верхнем, речном участке Волжского плёса по руслу Волги механический состав грунтов постепенно меняется от крупного песка в районе Калинина до среднего илистого песка у «устья» Шоши (табл. 5, станции 2 и 38). Последнее обусловлено уменьшением времени действия размывающих скоростей течения в указанном направлении ввиду передвижения границы подпора при заполнении водохранилища (рис. 1) и затуханием самой скорости, вызывающим частичное выпадение взвешенных наносов. Приведенные примеры позволяют еще раз подчеркнуть, что местоположение любого грунта в водохранилище определено гидродинамической активностью его участков, которая формирует грунт, используя аллювиальные наносы и существующие в водоеме запасы грунтообразующих материалов.

Таблица 4 (продолжение)

№ стан-ции	Грунт	Глубина при III, м	Максимальная молекулярная влагоемкость	Пределы фракций, в мм:						
				1.0	1.0—0.5	0.5—0.2	0.2—0.1	0.1—0.05	0.05—0.01	0.01
124	Песчанистый серый ил	18.2	23.6	—	2.6	8.4	5.0	27.0	32.6	24.4
147	Серый ил	9.1	24.8	—	2.4	3.2	9.2	31.6	23.0	30.6
138	Песчанистый серый ил	4.2	13.5	—	1.4	33.8	18.0	16.0	19.4	11.6
1	Песчанистый серый ил	5.3	34.8	—	Сл.	2.4	10.4	38.8	22.4	26.0
72	Песчанистый темно-серый ил	11.4	35.4	—	Сл.	2.8	11.0	39.8	18.0	28.4
123	Крупный песок	1.1	1.1	3.8	55.7	39.0	0.5	0.5	Сл.	0.5

Шошинский плес

214	Крупный песок	7.3	4.8	23.2	42.6	24.0	2.7	1.7	4.4	1.4
199	Песчанистый серый ил	3.4	18.0	—	Сл.	0.8	16.4	44.6	20.0	18.2
175	Песчанистый серый ил	11.4	17.7	—	Сл.	2.4	15.4	34.6	23.6	24.0
177	Песчанистый серый ил	3.6	18.8	—	Сл.	4.8	13.4	30.6	28.2	23.0
184	У острова, мелкий илистый песок	1.8	13.1	—	3.4	21.4	33.8	17.2	14.6	9.6
170	Песчанистый серый ил	10.6	17.8	—	Сл.	2.0	16.2	33.4	31.4	17.0
169	Песчанистый серый ил	3.4	17.7	—	Сл.	1.4	6.6	33.6	39.6	18.8
40	Песчанистый серый ил	11.5	22.1	—	Сл.	0.2	9.6	39.2	30.2	20.8
157	Отложение из макрофитов	2.2	61.5	—	Сл.	2.0	9.8	33.4	21.0	33.8

Таблица 5.

Коэффициенты сортировки (S_0), асимметрия (Sk) и медиана (Md) грунтов
Иваньковского водохранилища

№ стан-ции	Грунт	Глубина при НПП, м	S_0	Sk	Md , мм
Волжский плёс					
2	Крупный песок	2.5	1.52	0.87	0.60
7	То же	7.4	1.41	0.83	0.60
38	Средний илистый песок	12.5	2.76	0.49	0.15
46	Песчанистый серый ил	13.4	2.06	0.53	0.054
67	То же	10.4	2.09	0.60	0.057
69	Крупный песок	15.3	1.29	0.91	0.80
25	Отложения из макрофитов	2.2	2.00	1.18	0.015
45	Песчаная почва	3.2	1.65	0.79	0.065
Иваньковский плёс					
78	Песчанистый серый ил	15.5	2.03	0.63	0.046
106	То же	4.8	2.82	1.34	0.076
95	» »	6.1	2.80	0.35	0.052
112	» »	17.7	2.71	0.54	0.033
141	» »	5.7	2.76	0.58	0.036
124	» »	18.2	2.71	0.56	0.040
147	Серый ил	9.1	3.54	0.35	0.042
138	Песчанистый серый ил	4.2	2.78	0.66	0.12
1	То же	5.3	3.06	0.28	0.052
72	Песчанистый темносерый ил	11.4	3.54	0.19	0.057
123	Крупный песок	1.1	1.46	0.90	0.57
Шошипский плёс					
214	Крупный песок	7.3	1.60	0.84	0.66
199	Песчанистый серый ил	3.4	2.24	0.42	0.062
175	То же	11.4	2.71	0.66	0.054
184	Мелкий илистый песок	1.8	1.92	0.75	0.12
177	Песчанистый серый ил	3.6	2.54	0.43	0.046
170	То же	10.6	1.99	0.71	0.052
169	» »	3.4	2.24	0.68	0.038
40	» »	11.5	2.40	0.49	0.048
157	Отложения из макрофитов	2.2	4.07	0.31	0.037

Примечание. 1) Местоположение станций дано в табл. 5. 2) S_0 для отложений из макрофитов (станции 25 и 157) характеризует не степень их сортировки, а соотношение размеров частиц, образовавшихся при измельчении массы растительных остатков в результате ее разложения, поскольку в процессе своего формирования эти грунты не подвергаются механическому воздействию воды. Величины Md для отложений этих же станций не соответствуют приведенным размерам, так как отложения имеют растительное, а не минеральное происхождение. В нашем случае можно говорить о гидравлической крупности эквивалентной указанным размерам медианных диаметров для минеральных частиц; это же справедливо для данных таблицы (Курдин, 1959, стр. 27).

Площади, занятые нанесенными на схему грунтами, распределяются следующим образом: почвы (разбухшие, обнаженные, заболоченные) — 41 %, пески и илистые пески — 10 %, песчанистые серые и серые илы — 45 %, отложения из макрофитов — 4 % от общей площади зеркала водохранилища. Более полную схему с выделением на ней всех типов грунтов, принятых по классификации (Курдин, 1960), можно получить только при детальном исследовании распределения отложений, которое в нашу задачу не входило. Однако, используя визуальные обследования характерных участков побережья и имеющиеся материалы, можно дополнить картину распределения грунтов, представленную на рис. 4.

В каждом водоеме все типы отложений, образующие любой грунтовой комплекс, взаимосвязаны, поскольку образование одного грунта обычно является следствием формирования других, которые могут быть названы исходными грунтами. Для переходного ила исходными грунтами служат торф и размываемые почвы; из одного источника переходный ил получает преимущественно органические частицы, из другого минеральные.¹ В случае, когда минеральная часть преобладает над органической, при тех же исходных грунтах формируется серый ил. Всегда, когда в водохранилище имеются торфянистый и серый илы, как переходное звено между ними наблюдается переходный ил. Если есть размываемые почвы и серый ил, связующими звеньями между ними являются обнаженные почвы, песок, илистый песок и песчанистый ил, причем каждый грунт имеет меняющийся механический состав в пределах, определенных классификацией. Таким образом, границы между основными типами грунтов, представленных на рис. 4, являются условными, потому что на схему не нанесены связующие грунты. Величины площадей, занимаемые связующими (пограничными) отложениями, зависят от градиента гидродинамической активности на данном участке и удаленности от источников исходного грунта.

Связующие грунты для границ предложенной схемы (рис. 4) распределяются следующим образом.

1. Прибрежные участки с неразмываемыми низкими берегами и малыми уклонами дна в порядке возрастания глубин обычно заняты заболоченными, неразмываемыми или разбухшими и обнаженными почвами, за которыми следует песок, илистый песок и песчанистый серый ил. Эти участки характерны для западной части Шопинского и северного берега Иваньковского плёсов. При наличии размываемого берега из указанного перечня выпадают почвы, которые при незначительных углах наклона дна и глубине меньше критической могут появиться ниже ила. Такие участки встречаются в Волжском, у южных берегов Иваньковского и Шопинского плёсов.

2. Пограничные отложения между почвой и песком (Волжский плёс и участок Иваньковского на траверзе Сози) представлены песчанистым илом и илистым песком.

3. Сопряжение почвы и серого ила в любом месте водохранилища осуществляется илистым песком и песчанистым илом. В случае достаточной активности волнения илистому песку предшествует песок.

4. Переходный ил сопрягает границу торфянистого ила или отложений из макрофитов с рядом расположенным грунтом (глубоко врезанные заливы и межостровные пространства Шопинского и Волжского плёсов).

¹ Не следует забывать, что в образовании почти всех вторичных грунтов участвуют остатки живых организмов, населяющих водохранилище и аллювиальные наносы.

В месте впадения в водохранилище постоянно и временно действующих водотоков образуются конусы выноса, грунты которых обычно представлены песчанистым серым и серым илом. В некоторых случаях, при большом количестве выносимых наносов, конусы выноса значительно выдаются за границы плёсов; например, вынос песчанистого серого ила водами Шошинского плёса к северу от Безбородова.

МОЩНОСТЬ И СКОРОСТЬ ОБРАЗОВАНИЯ ГРУНТОВ

Ниже разбирается мощность и скорость образования песчанистого серого и серого ила, поскольку они являются основными отложениями, заполняющими чашу Ивановского водохранилища. Пескам и илистым пескам в заплении принадлежит второстепенная роль, так как они занимают всего 10% акватории и часть их исходного грунта постоянно расходуется на образование серых илов. Отложения из макрофитов не могут иметь сколько-нибудь существенного значения в заплении.

Интенсивность образования и, как ее следствие, мощность серых илов зависит от количества поступающего материала, из которого они формируются, и динамической активности водной массы данного участка водохранилища. Серые илы Ивановского водохранилища образуются в основном за счет аллювиальных наносов, годовой приток которых составляет около 187 тыс. т. Указанное количество наносов нами подсчитано ориентировочно, так как средние месячные мутности, полученные по семилетнему ряду (1949—1955 гг.) для створа р. Волга—г. Ржев приняты одинаковыми для всего подосбора водохранилища, а влекомые наносы, поскольку они составляют десятые доли процента от взвешенных, совсем не учитывались. Соответственно притоку воды, определенному Н. А. Зиминой (1959), аллювиальные наносы распределяются следующим образом: Волжский плёс — 158 тыс. тонн, Шошинский — 21 тыс. тонн и Ивановский — 8 тыс. тонн. В силу рассмотренных в настоящей статье причин, песчанистые серые и серые илы концентрируются на определенных участках. В Волжском плёсе, где преобладают стоковые течения, илы занимают участок зоны выклинивания подпора, соответствующий максимуму половодья, и ниже этой зоны на Шошинском и Ивановском плёсах основную роль в ограничении распространения илов играет волнение, поэтому они расположены ниже критических отметок, сообщенных в начале статьи. По мере увеличения глубины размывающее действие волнения на дно уменьшается и, следовательно, возрастает мощность иловых отложений. В Шошинском плёсе песчанистый серый ил залегает ровным слоем в 2—3 см по всей площади бывшей поймы. На непромываемых участках русла толщина ила возрастает до 4 см. Расчлененность плёса, создаваемая дамбами железной и шоссейной дорог, заметного влияния на мощность вторичных отложений не оказывает. Толщина серого песчанистого ила в Волжском плёсе уменьшается от 88 см у «устья» Шоши до 6 см перед плёсом Соши. Указанная разница в толщине отложившегося ила обнаруживается несмотря на примерно одинаковую глубину (10—13 м) и ослабление гидродинамической активности к концу участка. Это кажущееся нарушение общей закономерности объясняется наличием конуса выноса наносов, созданного водами Шошинского плёса. Коллектором отлагающихся грунтов является Ивановский плёс. В нем оседimentируется основное количество песчанистого серого и серого ила. Мощность отложившихся илов, по единичным определениям, относя-

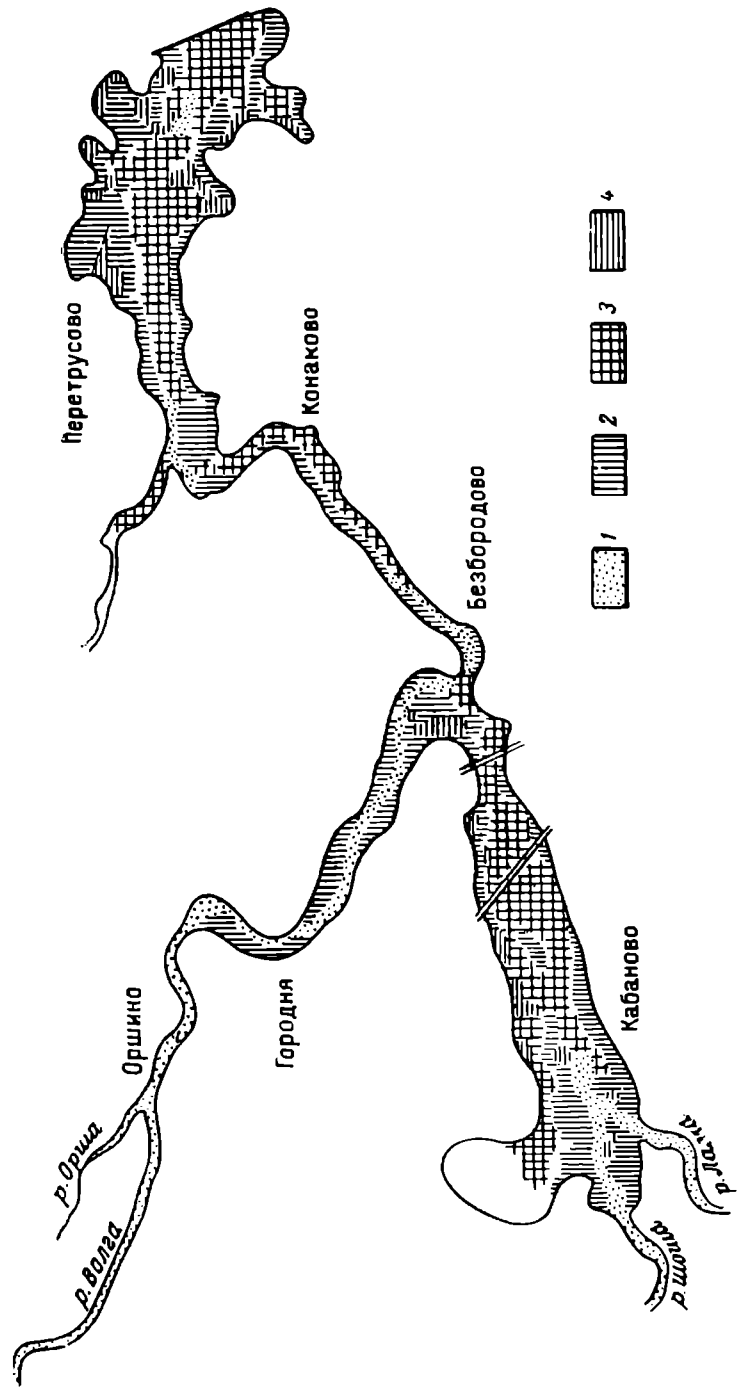


Рис. 4. Схема распределения основных типов грунтов Иваньковского водохранилища.

1 — песок и илистый песок; 2 — почвы (разбухшие, обнаженные, засоленные); 3 — песчаный серый и серый ил; 4 — отложения из макрофитов.

щимся к нижней приплотинной половине плёса, составляет: на глубинах 4—8 м около 10 см, на склонах бывшего русла Волги до 23 см и в русле до 76 см. На участках дна Ивановского и Шошинского плёсов, расположенных выше критических отметок, илонакопления не происходит. Наоборот, при образовании обнаженных почв часть грунтоформирующего материала удаляется за пределы этих зон. Исключение составляют участки, где расположены отложения из макрофитов и местные понижения дна.

Для вычисления скорости седиментации илов обычно пользуются одним из следующих методов:

1. находится твердый сток с водосбора водохранилища, который относится ко всей площади водоема;
2. изучается происхождение иловой толщи по колонкам ила с ненарушенной прибором структурой (Перфильев, 1952);
3. вычисляется скорость илонакопления отложения в ловчих стаканах, установленных на дне водоема (Россолимо, 1950);
4. определяется отношение толщины слоя накопившегося отложения к времени существования водохранилища (Старикова, 1959).

Основные недостатки каждого метода в перечисленном порядке, следующие:

1. совершенно игнорируется гидродинамическая активность различных участков водоема;
2. возможно нарушение слоистости грунта бентосоядными рыбами и донными организмами, в частности тубифицидами (П. П. Побегайло, 1955; Т. Л. Поддубная, 1960) и не исключена трансседиментация ила;
3. не учитывается динамика грунтов за счет трансседиментации слагающих их частиц;
4. трудно учесть спрессовывание осадка.

Как видно, использование первых трех методов могут привести к результатам, совершенно искажающим действительность. Воспользуемся последним методом, который хотя и не дает возможности рассчитать грунтонакопление для каждого года, но позволяет получить среднюю годовую величину за все время существования водоема. Колонки грунта в Ивановском водохранилище добывались при помощи трубки ГОИНа, обеспечивающей захват первичного грунта. Поверхность первичного грунта создает маркирующий слой, поэтому мощность накопившихся вторичных отложений определяется точно. Спрессовывание грунта характеризуется его объемным весом. Поскольку по длине колонки плотность грунта меняется, для расчета среднегодовой величины заиления, выражаемой в весовых единицах, лучше пользоваться средневзвешенным объемным весом и влажностью. В нашем случае мы вынуждены пользоваться объемным весом и натуральной влажностью, определенными для верхнего слоя грунта. Поэтому данные табл. 6 для величин в весовых единицах, возможно, несколько занижены.

Среднегодовая скорость илонакопления (табл. 6) найдена как частное от деления мощности накопившегося ила на время, за которое он сформировался (1937—1957 гг.). Вес среднегодового прироста влажного грунта и в сухом состоянии определен с помощью объемного веса и натуральной влажности, соответствующей этому объемному весу. Для бывших пойменных участков объемный вес найден равным 1.38 г/см^3 , для русловых — 1.20 г/см^3 и, соответственно, влажность — 49.5% и 60.8%. При вычислении данных по общему органическому веществу, общему азоту (N) и углероду (C), мы пользовались табл. 4.

Скорость образования вторичного грунта находится в строгом соответствии с условиями его формирования, определенными в основном гидродинамической активностью участка водоема. Поэтому в Ивановском и Шопинском плёсах, где преобладает волнение, грунтонакопление за год больше на русловых углублениях, чем на бывших поймах (табл. 7). В Волжском плёсе на участке Шоша—Конаково—Созь образование песчанистого серого ила, как указывалось выше, проходит под влиянием выноса наносов Шопинским плёсом. Поэтому, несмотря на постоянство глубин, скорость накопления ила в нем различна (0.85 и 4.40 см в год).

Таблица 6

Скорость илонакопления в Ивановском водохранилище
(песчанистый серый и серый ил)

Участок водохранилища	Мощность слоя грунта за 20 лет (1937—1957 гг.), в см	Скорость образования грунта, в см/год	Скорость илонакопления г/м ² за год		Общее органическое вещество	Общий	
			при натуральной влажности	в сухом состоянии		С	N
Шопинский плёс, бывшая пойма	3.0	0.15	2.07	1.04	0.005	0.003	0.0003
Волжский плёс, колец выноса Шоши	88.0	4.40	52.80	20.70	1.272	0.734	0.060
То же, у Конакова на русло Волги	17.0	0.85	10.40	4.00	0.246	0.141	0.012
Иваньковский плёс, бывшая пойма	10.0	0.50	6.90	3.48	0.172	0.100	0.073
То же, склон русла Волги в 5 км выше плотины;	23.0	1.15	15.87	7.85	0.386	0.224	0.016
То же, русло Волги в 12 км от плотины	76.0	3.80	45.60	17.88	1.100	0.511	0.052

По Л. Л. Россолимо (1950) для приплотинного участка Ивановского плёса годовая седиментация (в сухом веществе) по руслу Волги равна 7.118 кг/м², а на глубинах 7—8 м от 4.198 до 4.720 кг/м². Существенная разница в скорости илонакопления между нашими данными и данными Л. Л. Россолимо обусловлена тем, что этим автором в основу расчета были положены величины илонакопления, полученные при помощи ловчих стаканов и только для июля и августа 1939 г., что не позволило учесть годовую динамику образования грунта. Поэтому для расчета годовой седиментации он пользуется аналогами, за которые принимает Белое озеро в Косине и Глубокое озеро в Рузском районе Московской области. Однако данные по этим озерам не отражают обильного стока аллювиальных наносов с бассейна водохранилища в половодный период и поэтому не могут быть привлечены как аналоги.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Необходимо обратить внимание исследователей, занимающихся вопросами распределения продукции гидрофитов по акватории водохранилища, обменом веществ между водой и грунтом или оценкой содержания в грунтах различных компонентов, на следующее.

В результате различной динамической активности водной массы водохранилища вещества, переходящие в осадок, накапливаются на определенных участках, а не распределяются равномерно по всей площади дна водоема.

Поскольку в образовании грунтов участвуют неоднородные по материалу источники, располагающиеся в различных по активности районах водохранилища, содержание одного и того же компонента, даже в однотипном грунте, бывает неодинаковым. Поэтому при исследованиях нельзя ограничиваться данными одной или нескольких станций, а необходимо идти по пути съемок, подробность которых определяется в первую очередь сложностью режима водохранилища.

ЛИТЕРАТУРА

- Б у т о р и н Н. В. 1959. К вопросу о проточности Угличского и Иваньковского водохранилищ. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 3.
- Г а в е м а н А. В. 1952. Московское море. Калининск. обл. книжн. изд.
- Г е л р о й ц К. К. 1955. Избранные сочинения, т. 2. Сельхозгиз, М.
- З и м и н о в а Н. А. 1959. Элементы гидрологического режима и водный баланс Иваньковского водохранилища за 1951—1956 гг. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5).
- К л е н о в а М. В. 1948. Геология моря. Учпедгиз, М.
- К у р д и н В. П. 1958. Образование и распределение грунтов в верхневолжских водохранилищах. Тезисы докладов Всес. совещ. по вопр. рыбохоз. освоения водохр. (гидрология, гидрохимия, гидробиология, паразитология). Л.
- К у р д и н В. П. 1959. Классификация и распределение грунтов Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4).
- К у р д и н В. П. 1960. О классификации и происхождении грунтов водохранилищ. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 7.
- К у с к о в Л. С. 1957. Гидрологические и водохозяйственные расчеты при эксплуатации водохранилищ. Изд. «Речной транспорт», М.
- Л е о н т ь е в О. К., М. Е. Б а х т и н а и Т. А. Д о б р ы н и н а. 1959. Механический состав наносов как индикатор динамики береговой зоны северо-западного побережья Каспия. Вестник МГУ, сер. биол., почвов., геол., геогр., № 1.
- П е р ф и л ь е в Б. В. 1952. Изучение заиления водоемов и абсолютная геохронология. Изв. Всес. геогр. общ., т. 84, вып. 4.
- П о б е г а й л о П. П. 1955. Роль донных организмов в самоочищении водоемов. Автореферат диссертации.
- П о д д у б н а я Т. Л. 1961. О питании тубифицид Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, наст. сборник.
- П о т а п о в А. А. 1954. Распределение водных растений в заливах Иваньковского и Истринского водохранилищ в зависимости от различий химического состава воды и характера донных отложений. В сб.: «Строительство водохранилищ и проблема малярии». Медгиз, М.
- Р о с с о л и м о Л. Л. 1950. Некоторые данные по илонакоплению в Иваньковском водохранилище (Московское море) системы канала им. Москвы. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. 11.
- С п е р а н с к а я Т. А. 1935. Данные по изучению органического вещества иловых озерных отложений. Тр. Лимнол. станций в Косине, т. 20. М.
- С т а р и к о в а Н. Д. 1959. Донные отложения Учинского, Пяловского и Яхромского водохранилищ канала им. Москвы. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. IX.
- Ш а м о в Г. И. 1959. Речные наносы. Гидрометеониздат, Л.
- Э к з е р ц е в В. А. 1958. Продукция прибрежно-водной растительности Иваньковского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.

	Стр.
А. Д. Приймаченко. Фитопланктон Горьковского водохранилища в первые годы его существования (1956—1957)	3
Л. Г. Буторина. Фитопланктон Ивановского водохранилища в 1954—1956 гг.	20
А. П. Белавская и Т. А. Павлова. Растительность и почвы ложа Горьковского водохранилища	34
Ф. Д. Мордухай-Болтовской. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах	49
А. Ф. Гуляко. Донная фауна Волги в районе Горьковского водохранилища до его сооружения	178
С. М. Ляхов. Материалы по донному населению Волги от Рыбинска до Астрахани к началу ее гидротехнической реконструкции	187
С. М. Ляхов. Формирование бентоса Сталинградского водохранилища на первом году его существования.	204
Т. Л. Поддубная. Материалы по питанию массовых видов тубифицид Рыбинского водохранилища	219
В. П. Луферов. О питании личинок <i>Pelopiinae</i> (Diptera, Tenebrionidae)	232
Г. Л. Марголина. К вопросу о питании <i>Tendipes plumosus</i> в Рыбинском водохранилище	246
А. В. Моисеев и Ю. И. Сорокин. Количественные данные о питании дафний	251
Л. М. Маловицкая и Ю. И. Сорокин. Экспериментальное исследование питания <i>Diaptomus</i> (Crustacea, Copepoda) с помощью C^{14}	262
И. К. Болдина. О питании стерляди в Горьковском водохранилище	273
Л. Ф. Шенякова. Применение способа Чебышева к методике реконструкции роста рыб по чешуе	281
И. В. Баранов. Термический и гидрохимический режим Горьковского водохранилища	294
Н. А. Трифонова. Гидрохимическая характеристика Угличского водохранилища по материалам 1955—1958 гг.	321
В. П. Курдин. Грунты Ивановского водохранилища	328

CONTENTS

A. D. Prijmachenko. Phytoplankton of the Gorky water reservoir in the first years of its existence (1956—1957)	3
L. G. Butorina. Phytoplankton of the Ivankovo water reservoir in 1954—1956	20
A. P. Belavskaja and T. A. Pavlova. Vegetation and soils of the bed of the Gorky water reservoir	34
F. D. Mordukhai-Boltovskoj. Process of the formation of the bottom fauna in the Gorky and Kuibyshev water reservoirs	49
A. F. Gunko. Bottom fauna of the Volga river in the region of the Gorky water reservoir before its construction	178
S. M. Liakhov. Materials on the bottom population of the Volga river from Rybinsk till Astrakhan up to the beginning of its hydrotechnical reconstruction	187
S. M. Liakhov. Formation of the benthos of the Stalingrad water reservoir in the first year of its existence	204
T. L. Poddubnaja. Materials on the feeding of mass species of tubificid worms in the Rybinsk water reservoir	219
V. P. Lufarov. On the feeding of larvae of Pelopiinae (Diptera, Tendipedidae)	232
G. L. Margolina. On the feeding of Tendipes plumosus in the Rybinsk water reservoir	246
A. V. Monakov and G. I. Sorokin. Quantitative data on the feeding of daphnids	251
L. M. Malovitskaja and G. I. Sorokin. Experimental investigation of the feeding of diaptomus (Crustacea, Copepoda) by means of C^{14}	262
I. K. Boldina. On the feeding of sterlet in the Gorky water reservoir	273
L. F. Shentjakova. Application of the Tchebyshev's method to the reconstruction technique of the growth of fishes on their scale	281
I. V. Baranov. Thermal and hydrochemical regime of the Gorky water reservoir	294
N. A. Trifonova. Hydrochemical characteristics of the Uglich water reservoir on the data of 1955—1958	321
V. P. Kurdin. Soils of the Ivankovo water reservoir	328

ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ ВОДОХРАНИЛИЩ, в. 4 (7)

*
Утверждено к печати
Институтом биологии водохранилищ
Академии наук СССР

*
Редактор Издательства А. А. Стрелков. Технический редактор В. Г. Бочевер. Корректоры
Л. Н. Воробьева, М. А. Судакowa и Н. Э. Фридман

*
Сдано в набор 6/VII 1961 г. Подписано к печати 29/VIII 1961 г. РИСО АН СССР № 106-13Р. Формат
бумаги 70 × 108^{1/8}. Бум. л. 10^{7/8}. Печ. л. 21^{3/4} = 29,79 усл. печ. л. + 4 вкл. Уч.-изд. л. 29,25 +
+ 4 вкл. (0,48 уч.-изд. л.) Изд. № 1527. Тип. зак. № 247. М-06232. Тиран 1100. Цена 2 р. 19 к.

*
Ленинградское отделение Издательства Академии наук СССР
Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

1-я тип. Издательства Академии наук СССР. Ленинград, В-34, 9 линия. т. 12