

**ИВАНЬКОВСКОЕ
ВОДОХРАНИЛИЩЕ
И ЕГО ЖИЗНЬ**



ИВАНЬКОВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ И ЕГО ЖИЗНЬ

Под редакцией *Н. В. Буторина*



ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1978

В книге обобщены результаты многократных биологических, гидрологических, гидрохимических исследований Иваньковского водохранилища. Представленные материалы позволяют проследить за изменениями биологического режима водоема, происшедшими за длительный период его существования. Составлен баланс органического вещества водохранилища, дана характеристика основных показателей его биологической продуктивности.

Издание рассчитано на гидробиологов, гидрологов, гидрохимиков и других специалистов, занимающихся изучением водоемов.

Главный редактор Н.В. Буторин

Ответственный редактор В.А. Экзерцев

ИВАНЬКОВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ И ЕГО ЖИЗНЬ

Труды Института биологии внутренних вод. Том 34(37)

Утверждено к печати

Институтом биологии внутренних вод

Академии наук СССР

Редактор издательства Л.М. Маковская

Художник Д.С. Данилов

Технический редактор А.П. Чистякова

Корректоры Э.Н. Липпа и Т.Г. Эдельман

ИБ- 8476

Подписано к печати 30.08.78 г. М-13575. Формат 80х90/16. Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Печ. л. 19,0=19,0 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16,54. Изд. № 6870. Тип. зак. № 1038. Тираж 1000. Цена 2 р. 80 к.

Ленинградское отделение издательства „Наука“

199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, д. 1

Ордена Трудового Красного Знамени первая типография издательства „Наука“
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

И $\frac{21008-619}{055(02)-78}$ 730-78



„Издательство „Наука“, 1978 г.

Иваньковское водохранилище – одно из первых в нашей стране водохранилищ комплексного назначения и одно из старейших в Волжском каскаде. Водохранилище введено в эксплуатацию в 1937 г. В современных условиях оно используется в целях водоснабжения, водного транспорта, энергетики, рыбного хозяйства, рекреации.

Со времени его создания рядом научных учреждений страны было начато изучение становления гидрологического и гидрохимического режимов, формирования флоры и фауны. В 1953 г. к исследованию отдельных биологических процессов, протекающих в этом водоеме, и изучению биологии доминирующих в нем видов животных и растений приступила и Биологическая станция „Борок“, преобразованная затем в Институт биологии внутренних вод АН СССР.

Научно-исследовательские работы приняли особый размах в связи со строительством на берегу водохранилища мощной тепловой электростанции – Конаковской ГРЭС. Начиная с 1967 г., исследования стали более регулярными и приобрели системный характер. Основная цель их заключается в выяснении тех изменений, которые происходят под влиянием сброса подогретых вод тепловой электростанции.

Усиление исследований позволило получить новые данные, уточняющие наши представления о видовом составе и численности руководящих видов гидробионтов, сезонной и многолетней динамике биомассы основных групп, образующих планктон и бентос, выявить особенности реакций бактерио-, фито- и зоопланктона на искусственный подогрев водохранилища, изучить влияние подогрева на инфузорий, животные биоценозы зарослей и обрастаний, на особенности продуцирования органического вещества и бактериальные процессы деструкции, наконец, дать характеристику санитарного состояния водоема.

В настоящей работе сделана попытка обобщения результатов исследований, преимущественно биологических, выполненных на Иваньковском водохранилище со времени его образования. Основное внимание уделяется характеристике современных условий жизни в водоеме и особенностям биологических процессов, протекающих в

ном, с учетом усиливающегося антропогенного влияния. Большая часть материалов собрана Институтом биологии внутренних вод АН СССР.

Несмотря на разнообразие материалов и различную полноту освещения фактическими данными отдельных вопросов, монографическое обобщение их целесообразно и полезно, так как позволяет проследить за изменениями экологических условий в водоеме за годы его существования и является основой прогноза возможных смен их на ближайшую перспективу.

Основные главы монографии написаны разными исследователями, чем объясняется некоторая неоднородность стиля и формы изложения материала. Разделы „Краткий физико-географический очерк водохранилища и его бассейна“ и „Гидрология“ написаны Н.А. Зиминской, „Гидрохимический режим“ – А.А. Былинкиной с участием Н.А. Трифионовой и Н.А. Кудрявцевой, „Микробиологические процессы распада органического вещества“ – А.К. Столбуновым, „Фитопланктон“ – В.Г. Девяткиным с участием Г.В. Кузьмина, „Микрофитобентос“ – В.Г. Девяткиным, „Первичная продукция фитопланктона“ – И.Л. Пыриной, „Высшая водная растительность“ – В.А. Экзерцевым, „Простейшие“, „Бесцветные жгутиконосцы и инфузории“ – Б.Ф. Жуковым и Н.В. Мамаевой, „Зоопланктон“ – И.К. Ривьер, „Зообентос“ и „Фауна прибрежной зоны“ – Ф.Д. Мордухай-Болтовским, „Ихтиофауна“ – Л.К. Ильиной и Н.А. Гордеевым, „Заключение“ – Н.В. Буториным. Авторы списков видов, отмеченных в водохранилище, указаны в оглавлении.

Список литературы содержит только названия работ, использованных авторами и цитированных в тексте.

КРАТКИЙ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК
ВОДОХРАНИЛИЩА И ЕГО БАССЕЙНА

Иваньковское водохранилище образовано в 1937 г. в результате перекрытия русла Волги у с. Иваньково плотиной гидроэлектростанции.

Площадь водосбора водохранилища 41 000 км². Она охватывает большую часть Калининской, примыкающие к ней участки Смоленской, Московской и Новгородской областей. Водосбор расположен в подзоне смешанных лесов, в пределах Валдайской возвышенности и Верхневолжской низины, которую с юга окаймляет Московская возвышенность. Водораздел между Иваньковским и Угличским водохранилищами проходит по Лихославльской гряде, заболоченному междуречью Соси и Медведицы, Дубны и Ламы. На севере водосбор не имеет четко выраженной орографической границы. На западе и на северо-западе граница проходит по Валдайской гряде, на юге — по отрогам Смоленской и Московской возвышенностей.

Коренные породы на большей части бассейна представлены отложениями, относящимися к каменноугольной, пермской и юрской системам. Докембрийские кристаллические породы, а также отложения нижнего кембрия, силура и среднего девона залегают на больших глубинах и вскрываются только буровыми скважинами. Глубина залегания докембрийского фундамента — 1500–1700 м от поверхности земли [100]. Верхнедевонские песчано-глинистые отложения, залегающие непосредственно под толщей четвертичных отложений, имеют очень небольшое распространение в самой западной части бассейна [3]. Толщи коренных пород обладают пологим падением к центру подмосковной тектонической котловины и последовательно сменяют друг друга в направлении с запада на восток, уходя в глубину под более молодые отложения. Девонские отложения погружаются под толщу каменноугольных пород, которыми сложена большая часть бассейна. Они представлены всеми отделами системы. Залегания карбоновых пород имеют небольшие высотные отметки и отличаются резко выраженным древнеэрозионным доледниковым рельефом. Известняки среднего и нижнего карбона местами высту-

никнут на поверхность в долинах рек, образуя пороги. От г. Калинин и далее на восток наиболее распространены юрские отложения, представленные темноцветными глинами и кварцевоглауконитовыми песками.

Коренные породы покрыты толщей четвертичных отложений, мощность которой достигает 25–50 м и более. Отложения четвертичного возраста представляют собой ледниковые образования, связанные по происхождению с оледенениями, неоднократно покрывавшими территорию бассейна. Наибольшее распространение имеет донная морена валдайского и московского оледенений представленная красно-бурыми суглинками и супесями с большим количеством валунов северных кристаллических пород и местных каменноугольных известняков. Морена покрывает почти всю территорию бассейна к северу от линии „устье Тудовки–г. Старица–г. Калинин“, за исключением некоторых участков речных долин, где она частично или полностью размыта. Морена залегает непосредственно под почвенным слоем или прикрыта сверху маломощным слоем флювиогляциальных песков [3, 100]. Валдайский ледник оставил хорошо выраженные в рельефе гряды конечных морен (Калининскую, Лихославльскую, Осташковскую, Валдайскую), сложенных разнозернистыми песками с гравием и галькой. Конечно-моренные холмы окаймлены с юга и юго-востока зандровыми песчаными равнинами. Одна из таких равнин расположена к юго-востоку от Калининской гряды. Она начинается у верховьев р.Тьмы, занимает долину р. Шоши, тянется вдоль юго-восточного и северного берегов Ивановского водохранилища, примыкая к узкой полосе аллювиальных отложений, слагающих его котловину. Южнее и юго-западнее Калининской конечно-моренной гряды распространены лессовидные породы, представленные безвалунными суглинками и супесями. Они карбонатны, пористы, имеют желто-бурую или серую окраску, мощность их достигает 4–5 м. Постледниковые образования в бассейне меньше распространены и представлены озерным, болотным и речным аллювием.

Рельеф бассейна водохранилища равнинно-холмистый с четко выраженным уклоном на восток и юго-восток, соответствующим наклону кровли коренных пород [78]. Крупнохолмистый рельеф встречается на северо-западе бассейна в районе Валдайской возвышенности. Холмы расположены большими массивами с отметкой 200–300 м над уровнем моря. К Валдайскому крупнохолмистому району примыкает с востока область холмисто-равнинного рельефа, переходящего затем в моренные и зандровые равнины. Моренные равнины распространены в Ржевско-Старицком Поволжье. Поверхность их слабо всхолмлена, холмы сглажены. Юго-восток бассейна занят Верхневолжской низиной, являющейся типичной зандровой равниной. Рельеф равнины мелкохолмистый, холмы имеют плоские вершины, пологие склоны, отделяются друг от друга низинами, занятыми часто небольшими озерами или болотами. Преобладание плоско-равнинного рельефа в районе затопления обусловило образование озеро-видных Шошинского и Ивановского плесов.

Климат бассейна умеренно континентальный, переходный от более влажного климата северо-запада европейской территории СССР, где заметны черты морского влияния, к континентальному климату Средне-Русской равнины. Наряду с радиационными факторами в формировании климата большую роль играют циклонические и антициклонические вхождения атлантического воздуха и последующая трансформация его в воздух континентальный. Во все сезоны года преобладают западные ветры, имеющие зимой значительную южную составляющую, летом – менее отчетливо выраженную северную. Повышенная циклоническая деятельность обеспечивает выпадение значительного количества осадков. Средняя годовая температура воздуха $3.0-3.7^{\circ}$. Месячная температура воздуха и сумма осадков в различных пунктах бассейна варьируют незначительно (табл. 1, 2). Первый весенний месяц – апрель, в течение которого устанавливается положительная среднесуточная температура воздуха, разрушается и сходит снежный покров. Приток суммарной солнечной радиации в апреле ($9-10 \text{ ккал./см}^2$ в месяц) близок к августовскому. Характерная для весны черта – меридиональные переносы воздуха. С ними связаны вторжения теплого воздуха с юга и юго-запада, вызывающие бурное развитие весенних явлений, и арктические вторжения, обуславливающие весенние возвраты холодов. Средняя дата перехода температур воздуха к положительным значениям 4-5 апреля. Полное оттаивание почвы происходит в третьей декаде апреля. Заканчивается весна в конце мая-начале июня. Летняя погода формируется в условиях развития 2 основных процессов: трансформации воздушных масс, поступающих в антициклонах, и циклонической деятельности. Летние месяцы отличаются умеренно теплой погодой и дневными температурами воздуха $15-25^{\circ}$. Самый теплый месяц – июль. В середине-конце августа среднесуточные температуры воздуха переходят через 15° . На лето приходится около 40% годовой суммы осадков.

Осень продолжается с конца августа до третьей декады ноября. В начале осени усиливается циклоническая деятельность и западно-восточный перенос из района Атлантики. Возрастает скорость ветра, осадки приобретают затяжной характер. Увеличивается число дней с осадками и их продолжительность, хотя общее их количество по сравнению с летним несколько уменьшается (табл. 2). Облачность, связанная преимущественно с образованием фронтов, ослабляет солнечную радиацию, способствует понижению температуры и уменьшению испарения. Поэтому осенью даже при сравнительно небольшом количестве осадков происходит прогрессирующее накопление влаги в почве. В конце сентября по всему бассейну наблюдаются заморозки. В конце ноября устанавливается постоянный снежный покров, высота которого к первой половине марта достигает 50-60 см. Вследствие частого прохождения циклонов ясная морозная погода сохраняется зимой недолго, нередко оттепели. Январь и февраль – наиболее холодные месяцы.

8 Т а б л и ц а 1

Средние месячные и годовые температуры воздуха [по: 172]

Пункт	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	За год
Верхневолж- ский бейшлот	-8.8	-9.5	-5.3	3.0	10.2	14.6	16.8	15.0	9.6	3.6	-2.2	-7.1	3.2
Калинин	-10.4	-10.0	-5.4	3.2	10.8	14.9	17.2	15.3	9.8	3.7	-2.3	-7.5	3.3
Торжок	-10.0	-9.6	-5.2	3.2	10.7	14.7	17.0	15.1	9.8	3.6	-2.3	-7.3	3.3
Тургиново . . .	-10.2	-9.9	-5.4	3.4	11.0	15.0	17.2	15.4	10.0	3.8	-2.2	-7.5	3.4

Т а б л и ц а 2

Средние месячные и годовые суммы осадков [по: 171]

Пункт	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	За год
Верхневолж- ский бейшлот	32	29	29	39	47	77	82	73	60	52	37	33	590
Калинин	36	35	37	32	46	74	83	73	60	49	44	43	612
Торжок	33	32	32	35	42	69	77	66	54	42	41	39	562
Тургиново . . .	34	34	36	29	44	71	79	66	61	47	44	41	586

Условия избыточного увлажнения, характер рельефа и его история определили наличие в бассейне водохранилища хорошо развитой речной сети, густота которой колеблется от 0.30–0.35 км/км² в районе Валдайской возвышенности до 0.12–0.15 км/км² на Верхневолжской низине. Основная роль в питании рек принадлежит снежному покрову. Величина среднего годового модуля стока составляет 6.5–8 л/с на 1 км². В период весеннего половодья проходит около 40–60, летом – 10–20% годового стока.

Бассейн водохранилища изобилует озерами. Большинство их незначительно по размерам и располагается в областях моренного ландшафта. Коэффициент озерности бассейна равен 2.2% [32]. Два больших озерных района, Верхневолжский и Селигерский, находятся на северо-западе бассейна. На заболоченном водоразделе Волги и Медведицы расположен Оршано-Петровский озерный район. Долинно-русловые проточные озера Верхневолжского района (Стерж, Вселуг, Пено, Волго) объединены Верхневолжским водохранилищем. Самое крупное озеро бассейна – Селигер – имеет площадь 221 км².

В почвенном покрове бассейна преобладают дерново-подзолистые почвы. В соответствии с материнскими породами, рельефом, растительностью А.В. Гавемян [30] выделяет на территории бассейна несколько почвенных районов. На северо-западе бассейна преобладают песчаные подзолы, сменяющиеся на пониженных участках подзолисто-глеевыми, торфяно-болотными почвами. Западная и центральная части бассейна заняты дерново-средне- и сильноподзолистыми суглинистыми почвами. На юге бассейна (Ржевско-Старицкое Поволжье) распространены преимущественно дерново-средне- и сильноподзолистые почвы на лессовидных суглинках. В юго-восточной части бассейна имеют место дерново-среднеподзолистые, заболоченные и болотные почвы. Заболоченные (дерново-глеевые и подзолисто-глеевые) почвы занимают обширные пространства по берегам Шошинского плеса водохранилища, болотные почвы – водосборы Орши и Сози. Наибольшая распаханность характерна для южной и центральной частей бассейна. Под пашней находится около 40% площади сельскохозяйственных угодий.

Лесистость бассейна уменьшается от 66% в его верховьях до 39% в замыкающем створе. На большей части бассейна преобладают вторичные мелколиственные березово-осиновые леса. В верховьях Волги елово-широколиственные леса чередуются с сосновыми и мелколиственными. Массивы сосновых лесов встречаются в междуречье Волги-Тьмы-Тверцы [189]. Широкое распространение имеют на территории бассейна луга, в основном суходольные, а по долинам рек – пойменные. Площадь лугов составляет около 50% площади сельскохозяйственных угодий.

Водохранилище расположено в южной части Верхневолжской низины. Русло Волги перекрыто земляной плотиной, к которой с левого берега примыкает бетонная водосливная плотина (длина 216 м, высота 30 м) и гидростанция. Плотина состоит из 8 пролетов, из которых 4 – водосливного профиля и 4 с водосливыми и

доминируют отложения глин. Максимальный расход через гидросооружения $1750 \text{ м}^3/\text{с}$. Одиокамерный шлюз с подходным каналом и аванпортом расположен на правом берегу [15]. К аванпорту примыкает вход в канал им. Москвы, головным сооружением которого является водохранилище. Водохранилище имеет отметку НПУ 123.89 м БС, отметка форсированного горизонта – 124.09 м БС. Площадь зеркала при НПУ – 327 км^2 , объем – 1.12 км^3 , объем сливной призмы – 0.813 км^3 , средняя глубина при НПУ – 3.4 м, наибольшая – 19 м. Наибольшая ширина 8 км [32]. Водохранилище относится к долинному типу, подпор распространяется по руслу Волги на 113 км, по р. Шоше – на 80 км, по р. Сози – на 15 км. Водохранилище мелководно. Глубины от 0 до 2 м занимают 48% всей площади водоема. При принятом в настоящее время уровне предполоводной сработки площадь зеркала водохранилища уменьшается в 4 раза, объем – в 1.4 раза.

Геоморфологические особенности затопленной территории описаны в работе Б.М. Себенцова и др. [164]. Залитая водохранилищем пойма Волги (до г. Корчевы) представляет собой узкую полосу аллювиальных отложений, прорезаемую руслом, приближающимся то к одному, то к другому коренному берегу. Во многих местах ясно выражены надпойменные террасы. Первая надпойменная терраса затоплена водохранилищем. Ниже Корчевы пойма резко расширяется, приобретая гривистый характер, с болотами в понижениях и хвойным лесом на повышениях. Пойма Шоши, при впадении ее в Волгу, заполнена аллювиальными отложениями, неширока, сжата моренными холмами. Выше по течению, между шоссе и железнодорожным мостами, пойма Шоши значительно расширяется и вместе с поймами Ламы и Инюхи представляет сплошной массив аллювиальных отложений. Поймы Сози и Сосцы, глубокие и узкие, прорезаются между моренными холмами.

Большая часть залитого водохранилищем пространства была занята лугами, лесами, кустарниками и пашнями. По Б.М. Себенцову и др. [164], различные угодья (тыс. га) на территории, залитой водохранилищем, распределялись следующим образом:

Пашни	7.0
Леса и кустарники	7.4
Луга и выгоны	7.8
Населенные пункты	4.8
Водное зеркало	3.5
Неудобные земли	2.2

В приведенном распределении угодий не указаны болота, занимающие часть площади лесов, лугов и неудобных земель. Наиболее обширные из попавших в зону затопления болот расположены по Шоше и Инюхе: урочища Ингарь, Вингарь и др.

Геоморфологические особенности затопленной территории определили довольно сложную конфигурацию водохранилища. По форме



Рис. 1. Схема Иваньковского водохранилища.

котловины, очертаниям и характеру берегов водохранилище подразделяется на 3 плеса – Иваньковский, Волжский, Шошинский (рис.1). Принятые в настоящее время большинством исследователей названия и границы плесов были предложены А.В. Гавеманом [29], который называет Иваньковским плесом участок водохранилища от устья Сози до плотины, Волжским – участок от устья Сози до г. Калинина, Шошинским – затопленную долину Шоши. Однако некоторый разноречивостью в названиях до сих пор встречается. Иногда Иваньковский плес именуют Нижневолжским, часть Волжского плеса выше впадения Шоши – Верхневолжским, ниже впадения Шоши – Средневолжским [121].

Иваньковский плес водохранилища – озеровидное расширение, никогда не выходящее из зоны подпора. Это наиболее глубоководная (до 19 м) и широкая (до 8 км) часть водохранилища, с сильно изрезанной береговой линией и большим количеством островов и заросших заливов. Наибольшие глубины (13–19 м) находятся в затопленном русле Волги. Средняя глубина плеса при НПУ – 3,3 м.

Волжский плес – участок водохранилища, находящийся в зоне переменного подпора, имеет вид реки шириной 900–1500 м. Берега холмистые, глубины возрастают от зоны выклинивания подпора вниз по течению.

Шошинский плес, образовавшийся при затоплении низкой поймы р. Шоши от ее устья до с. Тургиново, представляет собой сочетание открытых водных пространств и многочисленных островов, проток, заросших мелководий, часто переходящих в прибрежные болота, подтопленные при образовании водохранилища. Морфометрические характеристики плесов приведены ниже (табл. 3).

Т а б л и ц а 3

Морфометрические характеристики плесов

Характеристика	Ивань- ковский	Волж- ский	Шошин- ский
Длина, км	27	84	36
Наибольшая ширина, км	8.0	2.1	5.0
Средняя ширина, км	5.9	0.9	4.0
Островность, %	10.8	6.3	21.6
Площадь при НПУ, км ²	141	74	112
Процент от площади водохранилища	43	23	34
Средняя глубина при НПУ	3.3	4.9	1.7
Коэффициент развития береговой линии	6.6	-	10.1
Объем при НПУ, км ³	0.46	0.47	0.19
% от объема водохранилища	41	42	17

Основная задача, поставленная при создании водохранилища, заключалась в сезонном регулировании стока р. Волги для обеспечения бесперебойного удовлетворения потребностей системы канала Москва-Волга (ныне канал им. Москвы) в воде. В первое двадцатилетие его существования среднее годовое поступление воды в канал составляло 900 млн м³ [159]. По мере роста населения и промышленности Москвы увеличивается потребность города в воде, и роль водохранилища как источника водоснабжения еще более возрастает. По проекту водозабор в канал должен был составлять 62.7 м³/с зимой и 64.7 м³/с летом. В настоящее время эти показатели равны соответственно 66 и 74 м³/с, а в перспективе должны возрасти до 69 и 97 м³/с. Потребность населения и промышленности Москвы в воде обеспечивается на 70% из системы канала, который 93% водных ресурсов получает из Иваньковского водохранилища [20]. Кроме водоснабжения водные ресурсы канала используются для санитарно-гигиенического обводнения р. Москвы и ее притоков. Расход на санитарное обводнение р. Москвы до 1964 г. составлял 25 м³/с в период с мая по ноябрь, а с 1964 г. был увеличен до 31 м³/с (за исключением апреля). Помимо водоснабжения г. Москвы водохранилище используется для водоснабжения городов и поселков, расположенных на его берегах.

Вторая важная цель создания водохранилища и канала - соединение Москвы первоклассным водным путем с основной воднотранс-

портной артерией страны – Волгой и обеспечение гарантированных 7-метровых глубин для подъема транспортного флота вверх по Волге до Калинина. Ввод в эксплуатацию канала и водохранилища повысил удельный вес речных перевозок в общем грузообороте Москвы с 3 до 9% [20]. Водный транспорт не только водопользователь, но и водопотребитель ресурсов водохранилища: расход воды на питание шлюза № 1, соединяющего этот водоем с Угличским водохранилищем, составляет в среднем за год $10 \text{ м}^3/\text{с}$. Помимо основного назначения (водоснабжение, водный транспорт) водохранилище используется для выработки электроэнергии на Ивановской ГЭС. Установленная мощность ГЭС 30 тыс. кВт, годовая выработка энергии 130 млн кВт·ч. ГЭС работает круглосуточно в период весеннего наполнения водохранилища, когда приток воды достигает пропускной способности ГЭС ($300 \text{ м}^3/\text{с}$), а также при наполненном водохранилище, когда необходимо сбросить его уровень до заданной отметки. В периоды низкой приточности ГЭС работает по графику, определяемому потребностями энергосистемы, при экономически эффективной мощности с остановкой агрегатов в часы провалов нагрузки. С 1964 г. водные ресурсы Ивановского водохранилища используются для охлаждения конденсаторов мощной Конаковской ГРЭС. При проектной мощности ГРЭС 2.4 млн кВт для обеспечения нормальной ее работы требуется $90 \text{ м}^3/\text{с}$ воды.

С момента своего образования водохранилище используется как рыбохозяйственное угодье. Промысловый лов рыбы осуществляется Калининским рыбтрестом. Годовые уловы составляют в настоящее время 2.5–4 тыс. ц. Из рекреационных мероприятий на водохранилище получили широкое распространение любительский лов рыбы, туризм, охота. На побережье водохранилища расположены многочисленные дома отдыха, базы отдыха, туристические базы, спортивно-оздоровительные лагеря, палаточные городки, несколько охотничьих хозяйств и рыболовно-спортивных баз.

Основной компонент приходной части водного баланса водохранилища – поверхностный сток. В водохранилище впадает 10 рек длиной более 10 км. Бассейны трех основных притоков – Волги, Тверцы, Шоши – занимают 84% площади водосбора водохранилища. Основную роль в наполнении и питании водохранилища играет Волга, которая дает 57% общего стока, на долю Тверцы приходится 25%, Шоши и притоков Шошинского плеса – 11% общей величины поверхностного стока (рис. 2). Средняя годовая его величина за период 1948–1972 гг. составляла 9.1 км^3 . В маловодном 1964 г. поверхностный сток уменьшился до 4.6 км^3 , в многоводном 1953 г. был равен 14.8 км^3 [32, 64]. В общем приходе воды в водохранилище доля поверхностного стока составляет 97%. Большая часть его поступает в водохранилище весной: по средним многолетним данным (1948–1972 гг.), на весну (IV–V) приходится 51%, на лето (VI–УШ) и осень (IX–XI) по 17%, на зиму (XII–III) 15% годового стока. Осадки на зеркало водохранилища – вторая по величине приходная статья баланса – составляют около 2% общего прихода (табл. 4). За апрель–октябрь на зеркало водоема выпадает около 80% годовой суммы осадков, что немногим более 0.1 объема водохранилища. В расходной части баланса на первом месте стоит сброс воды через гидроузел – 7.7 км^3 , или 83% общего расхода. Большая часть сбросов (47%) производится в апреле–мае. Забор воды в канал им. Москвы составляет 14% от суммы расходных элементов. Испарение с водной поверхности невелико и по суммарной величине близко к сумме осадков, выпадающих на зеркало водохранилища. Объемы воды, расходуемые при обсыхании льда и возвращаемые весной при его затоплении, также выражаются ничтожными долями от общего расхода и прихода воды в водохранилище. Таким образом, основные величины в водном балансе водохранилища – поверхностный приток и сброс воды через гидроузел. Необходимо отметить происходящее в последнее время заметное увеличение доли водозабора в канал в расходной части баланса. По средним данным за 1951–1956 гг., водозабор в канал равен 9% общего расхода воды из водохранилища [65], за 1952–1962 гг. – 10% [64], в 1973–1975 гг. – 26–36%.

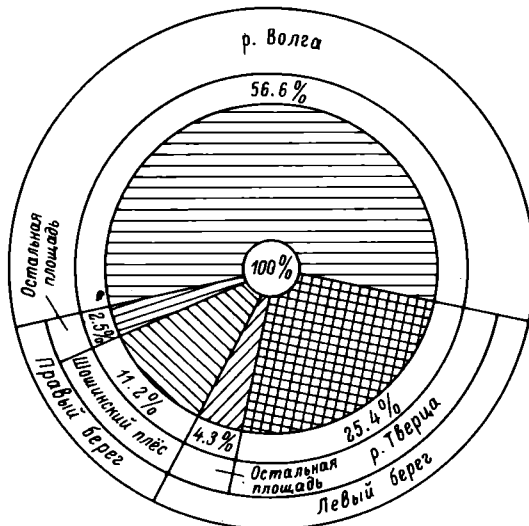


Рис. 2. Приточность в Иваньковское водохранилище (по: [65]).

Небольшой объем водохранилища, по сравнению с объемом поверхностного притока определяет высокую сменяемость вод водоема. По данным за различные периоды осреднения, средний годовой коэффициент водообмена водохранилища равен 9.0–13.6 [36, 65, 192]. Это означает, что средний годовой объем водохранилища обновляется примерно за месяц. Годовой ход водообмена весьма неравномерен. Наиболее интенсивен он весной. Средний месячный объем водохранилища в апреле обновляется от 2 до 10, в мае от 0.6 до 4 раз в зависимости от объема половодья. В летне-осенний и большую часть зимнего периода коэффициент водообмена обычно невелик. Средняя многолетняя месячная его величина в июне–январе равна 0.5–0.7 с колебаниями по годам от 0.2 до 2.0. В феврале–марте происходит увеличение водообмена за счет сработки водохранилища, и величина среднего месячного коэффициента водообмена возрастает до 1.0–1.6 с колебаниями от 0.6 до 2.0.

Соотношение двух основных составляющих водного баланса – поверхностного стока и сброса воды через гидросооружения – определяет режим уровня водохранилища. Водохранилище осуществляет неполное сезонное регулирование стока. Средний многолетний объем весеннего поступления воды в водохранилище, равный 4.7 км^3 (табл. 4), в 4 раза превосходит объем чаши водохранилища при НПУ. Поэтому одна из основных особенностей уровня режима – ежегодное наполнение водохранилища до НПУ. В годовом ходе уровня выделяются 3 характерные периода: весеннее наполнение, летне-осеннее стояние около НПУ и зимняя сработка. Интенсивное на-

Средний многолетний баланс ($\text{м}^3 \cdot 10^6$) за 1948-1972 гг. [по: 32]

Составляющие	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	За год
Приход													
Поверхностный сток	304	242	400	3430	1150	802	524	419	397	588	569	455	9090
Осадки на зеркало водохранилища	10	5	3	15	23	22	28	26	18	18	15	14	196
Лед всплывший с затоплением берегов	-	-	1	82	-	-	-	-	-	-	-	-	83
Итого:	314	247	404	3530	1170	824	550	445	415	606	584	469	9390
Расход													
Сток через Ивановский гидроузел	419	391	408	2470	1110	554	411	308	287	428	484	469	7740
Забор в канал им. Москвы	93	81	63	67	122	129	141	135	131	120	84	84	1250
Испарение с зеркала водохранилища	-	-	-	1	25	36	38	30	22	12	1	-	165
Потери на оседание льда и снега	24	30	18	-	-	-	-	-	-	-	2	8	82
Итого:	536	502	489	2540	1260	719	590	473	440	560	571	561	9240
Аккумуляция в чаше водохранилища	-229	-262	-123	880	-44	-69	-33	-34	-29	65	-23	-83	16
Невязка баланса, %	1.3	1.4	7.2	3.1	3.6	3.6	1.2	1.2	0.9	3.0	5.9	1.6	1.1

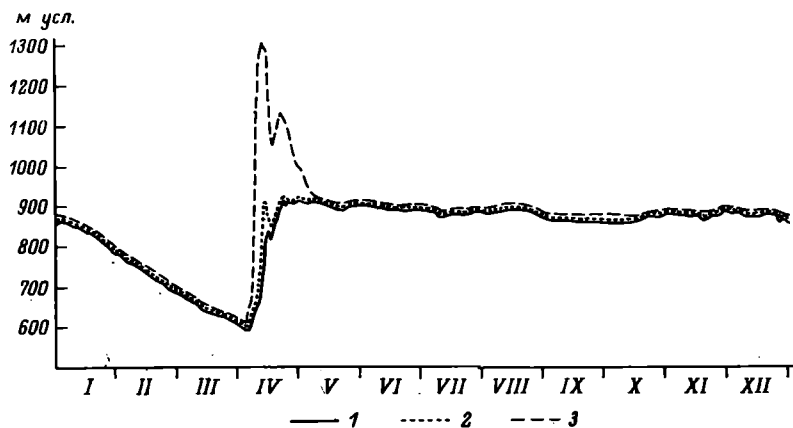


Рис. 3. Совмещенные графики хода уровней за 1970 г. по водомерным постам Дубна (1), Конаково (2), Калинин (3).

полнение водохранилища после предполоводной сработки начинается в конце марта—начале апреля и продолжается в среднем 15 дней с колебаниями от 10 до 31 дня. Средняя дата конца наполнения 23 IV с колебаниями от 8 IV до 3 V [161]. В период наполнения ежегодно производится форсировка уровня с превышением отметки НПУ на 0.3–0.7 м, которое удерживается до окончания спада половодья. Высота подъема уровня в период наполнения в среднем за 1951–1972 гг. равна 5.43 (3.12–6.73). В летне-осенний период уровень водохранилища колеблется незначительно: среднее многолетнее изменение его равно 0.97 м (0.39–1.87). С момента установления ледостава начинается зимняя сработка водохранилища, продолжающаяся до марта–апреля следующего года. По проектным данным, общая величина предполоводной сработки составляла 6 м. Начиная с 1966 г. для улучшения зимовки рыбы и предотвращения заморов сработка водохранилища перед паводком уменьшена до 4.5 м, а в случае прогноза низкого половодья – до 3–4 м. Средняя величина предполоводной сработки по водпосту Конаково за период 1951–1972 гг. – 4.88 м (2.72–6.35 м). Продолжительность стояния минимальных уровней перед началом весеннего наполнения в среднем составляет 10 дней, достигая в отдельные годы 29 дней.

В верхних частях водохранилища, находящихся в зоне переменного подпора, ход уровня значительно отличается от описанного. Примером могут служить данные по уровням у г. Калинина (рис. 3). В годовом ходе уровня здесь резко выражен пик весеннего половодья, возвышающийся над летней меженью в среднем на 4 м. После прохождения половодья этот участок вновь попадает в зону подпора, его уровни практически почти такие же, что и в предплотинной части водохранилища. Зимой при интенсивной сработке водо-

хранилища верхние его участки выходят из подпора и имеют речной режим. Ход уровня зимой характеризуется равномерным спадом к предполоводному минимуму, который у Калинина в среднем за период 1942–1972 гг. на 3,19 м, а за 1970–1972 гг. на 2,79 ниже НПУ. Ветровые деnivelляции уровня на водохранилище наблюдаются при сильных и устойчивых западных и восточных ветрах и не превосходят 15–20 см [32].

Течения и волнение

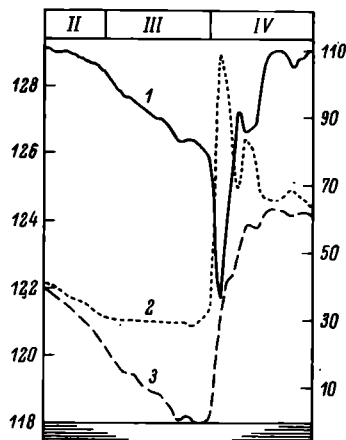
Искусственное регулирование объема воды, форма и морфометрия водохранилища определяют преобладание в нем стоковых течений, режим которых имеет существенные различия на отдельных участках [17, 32, 65]. В узком, вытянутом по руслу Волжском плесе сохранились особенности речного режима течений. Величины скоростей зависят от положения границы подпора, которая перемещается по плесу в зависимости от соотношения расходов реки и уровня водохранилища. В годы с высоким весенним половодьем и 6-метровым уровнем зимней сработки граница выклинивания подпора подходила довольно близко к плотине (рис. 4). Продолжительность существования речного режима течений на отдельных участках плеса колебалась от 3 суток у устья Шоши до 48 суток в 15 км ниже г. Калинина. На участках плеса, выходящих из подпора, скорости течения во время половодья могут достигать 1 м/с, а в период предполоводной сработки составляют в верхней части плеса 20–30 см/с. В навигационный период, когда уровень водохранилища близок к НПУ, средние по вертикали скорости течения в Волжском плесе изменяются от 10–40 см/с в зоне выклинивания подпора до 2–15 см/с у нижней границы плеса. Особенно заметное нарастание скоростей происходит выше устья Шоши.

Шошинский плес по проточности уступает Волжскому, так как годовой водообмен в нем примерно в 3 раза ниже, чем в Волжском. Скорости течения, измеренные в предполоводный период, не превышали 10 см/с, а в конце периода наполнения достигали 15–16 см/с. Для весеннего половодья данных по скоростям течения нет, но, поскольку время его совпадает с наименьшими уровнями, скорости течения на короткое время должны резко возрастать. В навигационный период скорости стоковых течений даже по руслу Шоши не превышают 6 см/с.

Скорости течения в Ивановском плесе при пропуске весеннего половодья, по расчетам В.П. Курдина [94], могут достигать 50 см/с. В период предполоводной сработки в поверхностном горизонте плеса регистрировались стоковые течения со скоростями 5–6 см/с. В навигационный период режим течений в плесе в результате неравномерной работы ГЭС, влияния сбросов Конаковской ГРЭС и развития ветровых течений весьма неустойчив. Скорости стоковых течений в верхнем бьефе ГЭС колеблются от 3 до 16 см/с, у верхней границы плеса от 4 до 12 см/с. С уменьшением скорости

4. Перемещение границы подпора в Волжском плесе Иваньковского водохранилища во время высокого половодья в 1953 г. (по: [94]).

II-IV - месяцы. I - граница распространения подпора, 2 - уровень воды у Калинина, 3 - уровень воды у Конакова. По оси ординат: справа - расстояние от плотины, км, слева - уровень воды, м. усл.



точения уменьшается и устойчивость течения по направлению. При резком уменьшении или полном прекращении сброса воды через гидроузел возникают обратные уклоны водной поверхности, определяющие возникновение обратных стоковых течений со скоростями до 6 см/с [19]. На участке Иваньковского плеса, примыкающем к Мошковичскому заливу и находящемся в зоне влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС, скорости и направления переноса вод в результате взаимодействия течений различного происхождения очень неустойчивы. Зимой, когда расход подогретых вод превышает расход Волги, на участке „водозабор-водосброс“ наблюдается в придонном горизонте перемещение теплых вод в сторону водозабора. Летом и в начале осени в поверхностных слоях воды преобладают дрейфовые течения со скоростями 2-5 см/с. Осенью и весной основную роль в динамике вод этого участка играют стоковые течения [19].

Наблюдения над волнением на Иваньковском водохранилище очень кратковременны и не характеризуют условий в центральной части водоема. Поэтому для характеристики волнения целесообразно использовать расчетные данные. По расчетам В.П. Курдина [94], высота волн при ветре 10 м/с и разгонах, существующих на Иваньковском и Шошинском плесах, достигает соответственно 0.65 и 0.5 м, а при ветрах 20 м/с - 1.4 и 1.0 м. Высота волны 1%-й обеспеченности по судовому ходу Волжского плеса (ниже впадения Шоши) при западном и северо-западном ветрах 10 м/с равна 0.35-0.8 м. При ветрах тех же направлений со скоростями 20 м/с волна достигает высоты 0.7-1.8 м. В Иваньковском плесе волна 1%-й обеспеченности имеет по судовому ходу высоты 0.2-0.45 м при ветрах 10 м/с и 0.6-1.2 м при ветрах 20 м/с [32].

Температурный режим

Сезонный ход температуры воды в водохранилище определяется метеорологическими условиями. Особенности температурного режима отдельных плесов обусловлены различиями в их морфометрии и ди-

намике вод. Некоторое влияние на температурные условия в приплотинном плесе оказывает сброс подогретых вод Конаковской ГРЭС, температура которых на 6–13° выше температуры воды водохранилища.

Весенний прогрев водоема начинается за счет проникновения солнечной радиации сквозь ледяной покров и поступления вод половодья. Первым вскрывается и очищается ото льда наиболее проточный Волжский плес. Средняя дата вскрытия и очищения водохранилища у г. Калинина 9–10 IV. У г. Конаково водохранилище очищается ото льда 19 IV с колебаниями от 10 IV до 1 V (1960–1972 гг.). Последними вскрываются приплотинный участок (средняя дата для г. Дубны 24 IV с колебаниями 12 IV–7 V) и центральная часть Шошинского плеса – 22–28 IV. С момента вскрытия водохранилище вступает в фазу интенсивного весеннего прогрева. Наибольшую температуру воды в апреле–первой декаде мая имеют воды Волжского плеса, первым очищающегося ото льда. Средняя многолетняя температура поверхностного слоя воды у Калинина в третьей декаде апреля составляет 6.9°, у Конакова – 5.2°, у Дубны – 4.8°. Даты наступления одинаковых температур в Волжском и Ивановском плесах могут разниться на 5 и более суток. Во второй половине мая наиболее прогреты верхняя часть Волжского плеса и Шошинский плес, аккумулирующие более теплые воды конца половодья. Температура воды этих участков почти одинакова и на 2–3° выше, чем в Ивановском и в нижней части Волжского плеса. Вертикальная стратификация в это время очень незначительна и неустойчива во всех плесах. Разности поверхностных и придонных температур вследствие значительной проточности водоема составляют в большинстве случаев 0.3–0.5°. Максимальные разности поверхностных и придонных температур воды не превышают 1.0–1.5° [65].

Соотношение расходов теплых вод Конаковской ГРЭС и гидроузла при пропуске половодья таково, что подогретые воды не могут оказывать заметного влияния на температуру воды водохранилища, за исключением небольшого его участка вблизи Мошковичского залива.

В конце весны–начале лета различия в термике отдельных плесов становятся отчетливее. В глубоководном Ивановском плесе происходит стратификация водной толщи. Разности между поверхностными и придонными температурами достигают на русловых участках 7–9°. Слой скачка располагается обычно на глубине 2–6 м. Термическое расслоение водной толщи наблюдается в Ивановском плесе в течение 9–10 мес., за исключением коротких периодов пропуски весеннего половодья и осеннего конвективного и ветрового перемешивания. Фактор, усиливающий термическое расслоение вод в верхнем участке плеса, – поступление дополнительного тепла от Конаковской ГРЭС. В Мошковичском заливе, принимающем сбросные воды ГРЭС, с мая по октябрь существует двухслойное стратифицированное течение с разностью температур в поверхностном и придонном слоях от 4 до 10° в зависимости от температуры сбросных вод

в водохранилища. Слой температурного скачка располагается на глубинах 1,5–4 м, температурные градиенты в устье залива составляют 3–5°/м, а в отдельные периоды могут достигать 7–8°/м [47]. Подогретые воды Конаковской ГРЭС в безледный период растекаются верхним 2–3-метровым слоем, их максимальная температура в глубоководной части плеса достигает 26–27,5°.

Зона устойчивого влияния теплых вод включает участок водоема от устья р. Сось до затопленного г. Корчева. Эпизодически подогретые воды достигают водозабора ГРЭС или продвигаются на 10–12 км ниже водовыпуска. При оптимальном режиме работы ГРЭС в естественных температурах воды 20–21° умеренно (на 3–5°) и сильно (> 5°) подогретые воды занимают в Ивановском плесе 5% его акватории и 10% объема. На остальной части плеса повышение температуры за счет подогрева составляет не более 3° и не выходит за пределы многолетних колебаний среднемесячных температур воды [96] (рис. 5). В мелководных заливах Ивановского плеса, подверженных ветровому перемешиванию, стратификация неустойчива, разность в температуре воды у поверхности и дна составляет 1–2°.

Нижняя часть Волжского плеса по характеру распределения летних температур сходна с Ивановским, но по мере продвижения вверх по плесу разность между поверхностными и придонными температурами уменьшается и затем полностью исчезает (рис. 6). Многолетняя средняя месячная температура воды в плесе у водомерного поста Конаково в июне–августе равна 18,0–20,0°.

В Шошинском плесе вследствие небольших глубин и ветрового перемешивания вся толща водной массы прогревается равномерно. Температура воды этого плеса на 1–2° выше поверхностных температур Ивановского. Максимальные значения температуры воды водохранилища (20–25°) наблюдаются в конце июня–начале августа в зависимости от характера лета при наибольшей повторяемости максимума в июле, наименьшей – в июне [178]. С последней декады августа начинается резкое падение температуры воды. Водная масса водоема переходит в стадию осенней гомотермии. Температурные различия между плесами не превышают 1,0–2,0°. Медленнее охлаждаются воды Ивановского плеса. Средний срок замерзания водохранилища в приплотинной части 19–21 XI, в верховьях Волжского плеса – 16–18 XI. В зимний период отмечается превышение температуры воды Ивановского плеса над температурой остальной части водоема. Придонные горизонты Ивановского плеса в декабре–январе имеют температуру 2,0–2,5°, на других участках наибольшая ее величина не превышает 1,5°. Температура поверхностного слоя воды на участке водозабор–Корчева, по наблюдениям 1967–1970 гг., колебалась в пределах 0,0–3,1°. Слой скачка температуры в начале зимы в районе Корчевы располагается на глубинах 2–4 м. К концу зимы в связи с относительным увеличением объема теплых вод в результате сработки слой скачка поднимается к самой поверхности [19, 97]. Основная роль в температурном расслоении вод Ивановского плеса зимой принадлежит сбросу теплых вод ГРЭС, пере-

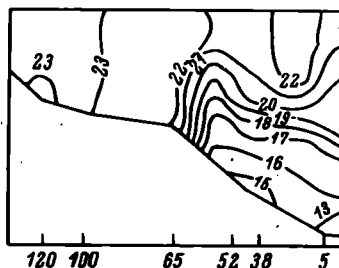


Рис. 5. Влияние теплых вод Конаковской ГРЭС на температуру воды.

1 - зона сильного подогрева ($> 5^{\circ}$), 2 - зона умеренного подогрева ($3-5^{\circ}$), 3 - зона слабого подогрева ($< 3^{\circ}$) (по: [92]).

Рис. 6. Распределение температуры 15 VI 1961 в русловой части Иваньковского водохранилища.

По оси абсцисс - расстояние от плотины, км.

мешающих в придонном горизонте как в сторону ГЭС, так и при превышении забора воды на охлаждение над сбросом в сторону водозабора. Обратная температурная стратификация с температурой в придонных горизонтах $2-3^{\circ}$ наблюдается также во впадинах затопленных озер (Сучок, Кабановское). Основная масса водоема вне зоны влияния теплых вод охлаждена до $0.5-1.0^{\circ}$. В конце зимы, когда водохранилище заполнено зимними речными водами, температура воды минимальна ($0-0.5^{\circ}$).

Наибольшая толщина льда на водохранилище наблюдается в марте. В нижней части Волжского плеса в среднем за многолетие она равна 44 см (16-63), в Иваньковском плесе - 47 см (25-72). Увеличение теплосодержания водной массы Иваньковского плеса зимой за счет поступления теплых вод ГРЭС повлекло за собой изменения в ледовом режиме. В Мошковичском заливе и прилегающем к нему участке плеса существует в течение всей зимы полынья протяженностью 4.5 км, шириной 1.5 км. В начале и конце зимы длина полыньи может увеличиваться до 9 км. Толщина льда на расстоянии 1.0-1.5 км от полыньи не более 25 см. В последние годы отмечается уменьшение толщины ледяного покрова по сравнению с нормой на большей части акватории плеса. Увеличилась повторяемость образования полыней и промоин вблизи плотины Иваньковской ГЭС [19].

Таким образом, температурный режим Иваньковского водохранилища ранней весной и зимой сходен с речным, поздней весной,

отом и осенью – с озерным. На большей части водоема ведущую роль в формировании температурных условий играет радиационный фактор. Сооружение Конаковской ГРЭС и поступление в водоем дополнительного тепла с ее сбросными водами существенно повлияли на изменение температурных условий на сравнительно небольшом участке Ивановского плеса, примыкающем к месту выпуска подогретых вод. На большей части водохранилища сохранился естественный температурный режим, что обеспечивается хорошей проточностью водоема, превышением расхода воды из водохранилища над сбросом подогретых вод.

Взвешенные вещества. Донные отложения

Основные источники взвешенных веществ в Ивановском водохранилище: 1) сток взвешенных веществ рек, 2) размыв берегов и дна, 3) развитие фитопланктона и высшей водной растительности. Годовое поступление взвешенных веществ с речным стоком составляет 195 тыс. т., из которых на долю Волги приходится 56%, Тверцы – 21%. Внутригодовое распределение стока речных взвесей типично для равнинных рек. За апрель–май проходит около 80% годового стока взвесей. Средняя апрельская мутность воды Волги у Калинина равна 30–70 мг/л. В остальное время мутность волжских вод, поступающих в водохранилище, колеблется в пределах 3–12 мг/л летом и осенью, 2–8 мг/л – зимой [66,68]. Средняя многолетняя мутность Волги у Калинина, рассчитанная как средневзвешенная для водосбора, равна 20 мг/л.

Берега Ивановского водохранилища в меньшей степени подвержены абразии, чем берега других водохранилищ Верхневолжского каскада. В большинстве случаев они развиваются по аккумулятивному или нейтральному типу. Протяженность участков, на которых происходит абразия берега, составляет всего 3% общей длины береговой линии. Располагаются они в основном в Волжском плесе. Из-за небольших размеров волнения переработка их идет слабо. Значительная часть берегов озеровидных плесов водохранилища окаймлена полосой высшей водной растительности, гасящей волнение и препятствующей абразии берега. Вместе с тем Ивановское водохранилище – мелководный водоем. Размывающее действие волнения распространяется в Шошинском и Ивановском плесах водохранилища до глубин соответственно 2,7 и 4 м от НПУ, занимающих около 50% площади дна. Поэтому и в настоящее время при ветроволновых ситуациях низкой повторяемости мелководные участки служат источником автохтонных взвесей. Доказательством является эпизодическое повышение мутности воды в створе Ивановской ГЭС по сравнению с величинами, наблюдающимися на входных створах водохранилища при усилении ветроволновой активности [70]. Все это позволяет считать, что в этом водохранилище размыв дна – преобладающая форма абразионной деятельности водной массы.

Ивановское водохранилище – наиболее продуктивное из водохранилищ Верхней Волги. Закономерности продуцирования органичес-

Т а б л и ц а 5

Баланс взвешенных веществ за 1937-1968 гг. (по: [18])

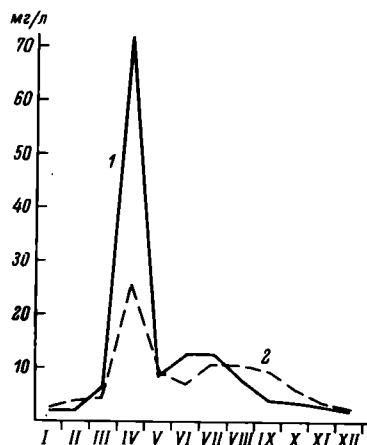
Приход			Расход		
составляющие	тыс. т	% от суммы прихода	составляющие	тыс. т	% от суммы расхода
Сток речных наносов	6250	29	Сток взвесей через Иваньковскую ГЭС	5408	25
Размыв берегов и дна	14439	66	Сток взвесей в канал им. Москвы	768	4
Продукция фитопланктона и высшей водной растительности	1152	5	Осадконакопление	15665	71
Всего	21841	100		21841	100

кого вещества фитопланктона и высшей водной растительности детально рассматриваются в других разделах. Здесь же отметим лишь, что автохтонное взвешенное органическое вещество, за вычетом легко минерализующегося, составляет 5% общего прихода взвесей в водохранилище (табл. 5).

Режим взвесей в водохранилище сходен с речным, отличается лишь уменьшением весеннего пика в результате седиментации части речных взвесей в озеровидном Иваньковском плесе. Уменьшение мутности в створе Иваньковской ГЭС составляет 20-60% от величины ее у Калинина в зависимости от проточности водоема в весенний период. В течение лета и осени мутность воды в створе ГЭС за счет местных факторов часто бывает больше, чем на входном створе водохранилища (рис. 7). Несмотря на сравнительно слабую количественную трансформацию стока взвешенных веществ под влиянием регулирования, развитие в водохранилище таких процессов, как седиментация крупных фракций речных и образование автохтонных взвесей, приводит к изменениям в составе их стока из водохранилища. Во взвесах, сбрасываемых из водохранилища, средняя годовая концентрация органического углерода возрастает в 1.5 раза, общего фосфора - в 2 раза по сравнению с соответствующими показателями у г. Калинина [67].

Большая часть взвесей, поступающих в водохранилище с речным стоком и образовавшихся в нем, аккумулируется на дне водоема, формируя вторичные грунты, являющиеся основной составной частью грунтового комплекса. К ним относятся песок и илистый песок, пес-

Рис. 7. Годовой ход мутности в
потоках Калинин (1) и Иванов-
ский ГЭС (2) в маловодном 1972 г.



илистый серый и серый илы, отложения из макрофитов. Кроме вторичных грунтов в состав грунтового комплекса входят трансформированные грунты — почвы, подвергшиеся в условиях водохранилища существенным изменениям (разбухшие, обнаженные, заболоченные). Площади, занятые различными типами грунта (рис. 8), распределяются следующим образом: почвы — 41%, пески

и илистые пески — 10%, песчанистые серые и серые илы — 45%, отложения из макрофитов — 4% от общей площади дна водохранилища [18]. Распределение донных отложений характеризуется следующими закономерностями. Прибрежные участки с неразмываемыми низкими берегами и малыми уклонами дна обычно заняты заболоченными неразмываемыми или разбухшими и обнаженными почвами. По мере возрастания глубин за почвами следуют песок, илистый песок и песчанистый серый ил. Такие участки характерны для западной части Шошинского и северного берега Ивановского плесов. При наличии размываемых берегов из указанного перечня грунтов выпадают почвы. Последние при незначительных уклонах дна и глубине, меньшей критической, встречаются иногда в виде пятен на фоне илистых отложений. Такие участки имеются в Волжском плесе, у южных берегов Ивановского и Шошинского.

Переходные отложения между почвами и песком и между почвами и серым илом — песчанистый ил и илистый песок. Между торфянистым илом или отложениями из макрофитов и расположенными по соседству грунтами встречаются участки с переходным илом, который по содержанию органического вещества (30–40%) занимает промежуточное положение между серым (20–30%) и торфянистым (40–70%) илами. Малые площади, занимаемые переходными отложениями, исключают возможность нанесения их на схему. По механическому составу меньшая часть илистых отложений водохранилища относится к мелкоалевритовым ($Md < 0.05$ мм), остальные — к крупноалевритовым илам.

Основной компонент илов — кремнекислота, содержание которой колеблется от 53 до 70%.

Содержание органического вещества в различных типах отложений Ивановского водохранилища колеблется от 0.7 до 65.2% (табл. 6). Наиболее богаты органическим веществом отложения из макрофитов. Для остальных грунтов водохранилища характерно увеличение содержания органического вещества с увеличением дисперсности грунта.

Таблица 6

Содержание органического вещества в грунтах (по: [18])

№ стан-ции	Грунт	Глубина при НПУ, м	Сумма фракций <0,01, мм	Потеря в весе при прокаливании, % от сухого веса	Общее органическое вещество по мокрому сжиганию, % от сухого веса	Общий азот, % от сухого веса	C/N
Волжский плес							
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 макрофитов	2.2	34.2	55.4	56.60	2.04	16.1
20	Почва супесчаная серая	0.6	14.2	8.2	4.50	0.20	13.0
45	Почва песчаная серая	3.2	9.2	5.4	2.83	-	-
Иваньковский плес							
1	Песчанистый серый ил	5.3	26.0	21.0	15.49	0.72	12.5
72	Песчанистый темно-серый ил	11.4	26.4	22.4	17.30	0.77	13.0
78	Песчанистый серый ил	15.5	13.0	9.0	4.01	0.17	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 плес							
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 макрофитов	2.2	33.8	65.2	66.07	2.39	16.0
187	Почва супесчаная светло-серая . . .	1.0	24.8	7.4	5.81	0.35	9.6

Т а б л и ц а 7.

Накопление донных отложений за 1937-1968 гг. (по: [18])

Участок	Глубина, м	Средняя высота слоя отложений, см	Объем отложений, км ³	Вес отложений, тыс. т	Среднегодовое накопление, см
I					
ГЭС-Созь	0-3	3.5	0.001738	1911.8	0.11
	3-6	5.3	0.002142	1285.2	0.17
	6-9	11.0	0.002066	1053.7	0.34
	>9	60.7	0.004953	2526.0	1.90
Сумма:	-	-	0.010899	6776.7	0.29
II					
Созь-Шоша	0-3	1.3	0.000306	336.6	0.06
	3-6	3.0	0.000424	466.4	0.09
		5.0*	0.000068	20.4	0.16
	6-9	9.9	0.000370	222.0	0.31
		37.7*	0.000147	44.1	1.18
	>9	12.8	0.001065	564.4	0.40
Сумма:	-	-	0.002380	1653.9	0.17
III					
Плес Шоши	0-3	3.6	0.003601	3601.0	0.11
	3-6	10.9	0.001858	1300.6	0.34
	>6	28.1	0.001194	740.3	0.88
Сумма:	-	-	0.006653	5641.9	0.17
IV					
Шоша-Калинин	0-3	3.0	0.000726	943.8	0.09
	3-6	5.2	0.000451	586.3	0.16
	6-9	0.0	-	-	-
	>9	4.0**	0.000120	62.7	0.12
Сумма:	-	-	0.001298	1592.8	
Всего по водохранилищу:			0.021230	15665	

* - для плеса р. Созь, ** - для нижней части участка.

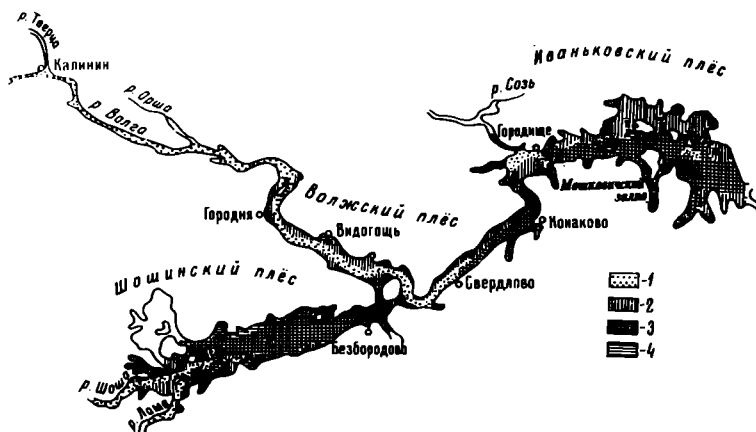


Рис. 8. Схема распределения грунтов.

1 – песок и илистый песок, 2 – почвы (разбухшие, обнаженные, заболоченные), 3 – песчанистый серый и серый ил, 4 – отложения из макрофитов (по: [94]).

Содержание общего азота в грунтах Иваньковского водохранилища изменяется от нескольких тысячных процента в песке до 2,4% – в отложениях из макрофитов (табл. 6). Отношение углерода к азоту в донных отложениях водохранилища равно 8–25. Отмечается тенденция к повышению C/N во вторичных отложениях Волжского плеса, органическое вещество которых имеет в основном аллохтонное происхождение. В остальных плесах водохранилища, где пополнение запасов органики во вторичных отложениях идет также и за счет автохтонного материала, отношение C/N в большинстве случаев находится в пределах 12–16.

Интенсивность накопления различных типов вторичных отложений в плесах варьирует в зависимости от особенностей морфометрии и гидрологического режима (табл. 7). В стрежневой части верхнего участка накопления донных отложений почти не происходит. Лишь на глубинах 3–6 м, где скорости стоковых течений ослабевают, а волнение не проникает до дна, высота слоя отложений достигает 5 см. С дальнейшим уменьшением глубины мощность отложений также уменьшается. На всех остальных участках водохранилища наблюдается увеличение мощности отложений с увеличением глубины. Максимальное осадконакопление происходит в глубоководных частях приплотинного Иваньковского плеса (средняя высота отложений около 60 см).

Основными аккумуляторами вещества как в весовом, так и в объемном выражении являются Иваньковский и Шонинский плесы.

ГИДРОХИМИЧЕСКИЙ РЕЖИМ

Первые сведения по химизму Волги на участке ныне существующего водохранилища относятся к 1914–1915 гг. [125]. Дальнейшие исследования незарегулированной реки были проведены в 1931–1933 гг. [46]. Первые наблюдения за формированием гидрохимического режима водохранилища осуществлены А.П. Щербаковым и В.М. Себенцовым [164, 204]. Через 20 лет гидрохимические работы были продолжены Н.А. Трифиновой, С.М. Драчевым и др. [43, 45, 179–181]. После вступления в строй Конаковской ГРЭС ряд работ был посвящен влиянию сброса подогретых вод на химизм водоема [93, 131, 132, 158, 163, 190].

На формирование химического состава вод Иваньковского водохранилища существенное влияние оказывают особенности гидрологического режима и морфометрии водоема. В водохранилище задерживаются воды второй половины половодья, отличающиеся высоким содержанием растворенных органических соединений, поскольку в этот период больший удельный вес принадлежит стоку с лесных подосборов.

Учитывая важную роль поверхностного стока, на протяжении ряда лет Институтом биологии внутренних вод АН СССР проводились исследования водохранилища в период весеннего наполнения (май). В годы наблюдений (1968–1975) величина весенней приточности (апрель, май) существенно различалась. Сбор летнего материала производился в июле 1964, 1968, 1969, 1972–1974 гг., осеннего – в октябре тех же лет, за исключением 1964 и 1969 гг. Зимний режим рассматривается по материалам 1964, 1975 и 1976 гг.

Пробы отбирались на постоянных, преимущественно русловых станциях. В Волжском плесе число станций составляло 2–4: Городня, выше и ниже Шошинского плеса (Горки–Свердлово), водозабор Конаковской ГРЭС; в Иваньковском – 3–5: устье Мошковичского залива – русло потока подогретых вод, Корчева, Городище, в 5 км выше Иваньковской плотины, вход в канал им. Москвы; в Шошинском – 1–2: у ж.-д. моста и пос. Безбородово; в притоках на следующих станциях: Волга выше Калинина у пос. Мигалово, Тверца в 7 км выше устья, Орша и Созь в 5–6 км выше устья.

Образцы воды отбирались летом и зимой с 2 горизонтов (поверхностного и придонного), весной и осенью – с одного (0.5 Н). Кроме того, пробы систематически брались из ручья Перемерки, куда поступают стоки канализации г. Калинина. В районе Конаковской ГРЭС в 1968–1969 гг. наблюдения проводились не только у водозабора, но и в сбросном канале, через который осуществляется отвод подогретых вод. В нижнюю часть сбросного канала поступают после очистки бытовые сточные воды г. Конакова, их химический состав также анализировался.

При анализе проб воды использовались в основном стандартные методы исследования природных вод [141]. Na и K определялись методом пламенной фотометрии, Zn – с дитизоном. Для некоторых компонентов применялись модификации, разработанные в Институте биологии внутренних вод АН СССР (общий азот [184], общий фосфор [11, 133, 169], аммонийный и легкогидролизуемый азот [182, 183]). Все определения выполнены в натуральной (нефильтрованной) воде.

Результаты представлены в виде обобщающих таблиц, содержащих среднесезонные показатели за все годы наблюдений для отдельных плесов и средневзвешенные величины для водохранилища в целом. Пределы колебаний характеризуют изменения средних значений в разные годы, а не единичных анализов. В летний период данные для поверхностных и придонных слоев усреднены.

Солевой состав

В формировании химического состава вод Иваньковского водохранилища основная роль принадлежит Волге и Тверце. По многолетним данным, сумма минеральных солей в воде Волги выше водохранилища увеличивается от весны к зиме с 206.3 до 330.2 мг/л и в среднем за год составляет 256.3 мг/л. На спаде весеннего половодья концентрация макрокомпонентов солевого состава обычно не отличается от их содержания в летний период. Однако летом в отдельные годы наблюдается некоторое повышение щелочных металлов. Заметное увеличение минерализации происходит в осенне-зимний период. Повышенное содержание натрия на чистом участке реки осенью, по-видимому, является результатом влияния р. Селижаровки [83].

По средним многолетним данным, минерализация вод Тверцы равна 225.6 мг/л. Минимальные концентрации растворимых солей характерны для весны. Летом содержание солей заметно увеличивается. Небольшое снижение в осенний период, вероятно, происходит за счет поступления маломинерализованных вод из Вышневолоцкого водохранилища.

Важный фактор формирования химического состава вод Иваньковского водохранилища – сточные воды г. Калинина. По сравнению с волжской всдой в сточных водах концентрация щелочных металлов

и лионов сильных кислот на 1-2 порядка выше. В отношении щелочноземельных металлов различия незначительны. Концентрация гидрокарбонатов в сточных водах и в р. Волге почти одинакова. После ввода в эксплуатацию очистных сооружений солевой состав сточных вод практически не изменился. Поступление сточных вод в водохранилище должно привести к повышению содержания одновалентных катионов и анионов сильных кислот.

В Волжском плесе содержание гидрокарбонатов и щелочноземельных металлов в вегетационный период несколько ниже, чем в основных притоках, тогда как содержание натрия и сульфатов значительно выше: летом - в 2 раза, осенью - в 3, зимой - в 5 раз. В отношении хлор-иона различия выражены в меньшей степени. Весной влияние стоков минимально. Относительное содержание одновалентных катионов в Волжском плесе по сравнению с речным участком возрастает в 1.5-3 раза. Таким образом, поступление сточных вод в водохранилище приводит не только к абсолютному увеличению содержания некоторых ионов, но и к изменению соотношения одно- и двухвалентных катионов.

Орша, впадающая в Волжский плес, характеризуется несколько повышенной минерализацией. Однако из-за малого расхода воды влияние ее на водохранилище не обнаруживается.

Шошинский плес по содержанию и соотношению исследуемых ионов в вегетационный период практически не отличается от волжской ветви водохранилища (табл. 8). Постепенное увеличение содержания всех компонентов солевого состава от весны к зиме соответствует естественному повышению минерализации за счет возрастания роли грунтового питания. В зимний период в Шошинском плесе суммарное содержание минеральных солей возрастает почти в 2 раза. В конце зимней межени высокоминерализованные воды Шошинского плеса обнаруживаются в основной части водохранилища (табл. 9). Так, в конце марта 1976 г. концентрация гидрокарбонатов, кальция и магния в этом плесе у Безбородова была в 1.5-2 раза выше, чем в Волжском плесе. На расстоянии 6 км ниже устья р. Шоши в придонной воде водохранилища обнаружено увеличение содержания HCO_3^- , Ca^{2+} и Mg^{2+} на 20-30%. В поверхностном слое таких изменений нет. Повышенные концентрации перечисленных ионов обнаружены и в районе водозабора ГРЭС, и только у Корчевых их содержание в поверхностном и придонном слое выравнивается.

При сопоставлении содержания растворенных солей в районе водозабора Конаковской ГРЭС и в начале отводного канала заметных изменений солевого состава обнаружить не удалось (табл. 10). По данным Л. Пана [132], среднесуточный сброс солей цехом химводоочистки составляет 20.4 т, что приводит к увеличению минерализации сбросных вод ГРЭС лишь на 2-3 мг/л.

Солевой состав вод, мг/л

Плеса	Число проб	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ²⁺	K ⁺	HCO ₃ ²⁻	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	Σ солей
В е с н а									
Волжский	17	$\frac{27.2-40.3}{31.2}$	$\frac{5.1-9.4}{7.3}$	$\frac{4.8-6.3}{5.6}$	$\frac{1.4-1.7}{1.5}$	$\frac{92.8-134.2}{112.9}$	$\frac{2.8-8.2}{5.7}$	$\frac{17.3-44.0}{24.1}$	$\frac{188.3}{24.1}$
Иваньковский	19	$\frac{22.5-31.2}{27.2}$	$\frac{5.1-7.3}{6.4}$	$\frac{3.5-5.4}{4.7}$	$\frac{1.4-1.8}{1.6}$	$\frac{79.2-98.0}{90.0}$	$\frac{2.6-5.9}{4.7}$	$\frac{15.3-33.5}{21.2}$	$\frac{155.8}{21.2}$
Шошинский	8	$\frac{25.2-35.0}{31.1}$	$\frac{6.2-8.9}{7.6}$	$\frac{2.8-5.0}{3.9}$	$\frac{1.9-2.5}{2.1}$	$\frac{97.6-173.2}{120.0}$	$\frac{2.8-5.2}{3.9}$	$\frac{13.8-19.0}{16.4}$	$\frac{185.0}{16.4}$
Среднее для водо-хранилища	42	29.1	6.9	4.9	1.7	104.1	4.9	21.3	172.9
Л е т о									
Волжский	18	$\frac{31.7-40.4}{35.2}$	$\frac{6.9-12.1}{8.6}$	$\frac{5.9-25.5}{12.5}$	$\frac{1.3-2.5}{1.8}$	$\frac{114.0-164.7}{138.2}$	$\frac{3.5-12.9}{7.9}$	$\frac{19.0-50.5}{34.7}$	$\frac{238.9}{34.7}$
Иваньковский	11	$\frac{31.0-40.4}{33.2}$	$\frac{6.9-7.8}{7.3}$	$\frac{4.7-8.3}{6.8}$	$\frac{1.1-2.1}{1.6}$	$\frac{115.3-127.0}{120.8}$	$\frac{3.3-6.1}{4.9}$	$\frac{15.6-21.0}{18.3}$	$\frac{192.9}{18.3}$
Шошинский	4	$\frac{24.6-37.4}{31.0}$	$\frac{7.1-10.4}{8.2}$	$\frac{3.4-5.8}{4.8}$	$\frac{2.0-2.5}{2.2}$	$\frac{85.7-151.6}{128.9}$	$\frac{2.8-4.2}{3.4}$	14.8	$\frac{193.3}{14.8}$
Среднее для водо-хранилища	33	33.5	7.9	8.3	1.8	127.7	5.6	23.0	207.8

О с е н ь

Волжский	7	$\frac{39.4-51.0}{42.4}$	$\frac{6.3-10.6}{9.0}$	$\frac{11.0-21.0}{16.2}$	$\frac{2.1-2.6}{2.4}$	$\frac{138.5-181.8}{157.3}$	$\frac{4.4-12.6}{8.4}$	$\frac{27.6-32.2}{30.0}$	265.7
		$\frac{33.0-39.4}{35.4}$	$\frac{6.4-8.1}{7.4}$	$\frac{10.2-11.6}{10.9}$	$\frac{1.8-2.5}{2.2}$	$\frac{118.3-138.5}{127.9}$	$\frac{4.2-6.9}{5.6}$	$\frac{20.7-21.6}{21.2}$	210.6
		$\frac{41.1-45.4}{42.4}$	$\frac{11.0-11.8}{11.2}$	$\frac{5.8-6.1}{6.0}$	$\frac{2.3-2.5}{2.4}$	$\frac{164.1-185.4}{170.6}$	$\frac{3.0-4.6}{3.8}$	$\frac{8.6-10.8}{9.7}$	246.1
Среднее для водо- хранилища	17	38.8	8.6	11.8	2.3	144.6	6.2	22.1	234.4
З и м а									
Волжский	14	$\frac{48.4-63.6}{54.0}$	$\frac{10.2-15.6}{13.3}$	$\frac{12.5-28.0}{20.5}$	$\frac{2.5-4.0}{2.8}$	$\frac{162.9-281.8}{215.9}$	$\frac{5.6-16.3}{10.7}$	$\frac{40.1-61.2}{57.9}$	375.1
		$\frac{47.6-62.8}{54.0}$	$\frac{11.9-15.0}{13.7}$	$\frac{12.0-23.0}{17.8}$	$\frac{2.5-3.5}{2.8}$	$\frac{170.8-256.2}{219.6}$	$\frac{6.3-14.2}{10.3}$	$\frac{43.7-67.2}{54.2}$	372.4
Шошинский	2	$\frac{50.4-67.2}{58.8}$	$\frac{19.9-22.6}{21.2}$	$\frac{8.0-12.6}{10.3}$	$\frac{2.8-4.3}{3.5}$	$\frac{226.9-372.7}{299.8}$	$\frac{5.1-8.4}{6.7}$	$\frac{22.2-45.0}{33.6}$	433.9
		54.8	14.9	32.3	2.9	210.1	9.3	51.9	376.2
Среднее для водо- хранилища	22								

Т а б л и ц а 9

Солевой состав вод водохранилища в марте 1976 г., мг/л

Место отбора проб	Горизонт	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺	K ⁺	HCO ₃ ⁻	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	Σ солей
Волга выше устья р. Шоши	Поверхность . .	49.8	11.6	27.5	3.1	229.9	11.2	50.4	383.5
	Дно	49.8	11.6	27.5	3.1	224.5	11.3	56.4	384.2
Шошинский плес у Без- бородова	Поверхность . .	67.2	19.9	12.6	4.3	372.7	8.4	22.2	507.3
	Дно	67.2	19.9	12.6	4.3	372.7	8.4	22.2	507.3
Волга ниже устья р. Шоши	Поверхность . .	48.4	10.8	28.0	3.1	212.3	11.2	58.9	372.7
	Дно	53.4	13.3	25.0	3.4	256.2	10.7	50.9	412.9
Водозабор ГРЭС	Поверхность . .	48.4	10.2	25.0	3.1	218.4	10.2	41.8	357.1
	Дно	52.8	15.6	16.8	4.0	281.8	9.0	40.3	420.3
Корчева	Поверхность . .	49.6	12.2	22.8	3.4	236.7	10.2	46.6	381.5
	Дно	50.2	11.8	22.8	3.4	231.8	10.5	43.6	374.1

Т а б л и ц а 10

Солевой состав вод в районе Конаковской ГРЭС, мг/л

Сезон	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Na^+	K^+	HCO_3^{2-}	Cl^-
Водозабор ГРЭС						
Весна	25.2	6.7	4.5	1.65	96.5	4.7
Лето	32.9	7.3	7.6	1.75	128.0	5.0
Осень	37.9	8.3	12.6	2.20	138.5	6.9
Начало сбросного канала						
Весна	23.8	6.1	4.6	1.30	93.9	3.2
Лето	33.8	6.9	7.9	1.70	125.6	6.6
Осень	36.4	9.2	14.7	2.10	131.1	8.0
Залив ниже выпуска бытового стока						
Весна	25.8	6.0	4.7	1.45	100.4	4.9
Лето	33.0	6.7	7.3	1.70	126.3	6.8

Хозяйственно-бытовые сточные воды г. Конакова, поступающие в сбросной канал вблизи впадения его в Мошковичский залив, имеют следующий солевой состав (среднее из 6 определений, мг/л):

Ca^{2+}	Mg^{2+}	Na^+	K^+	HCO_3^-	Cl^-	SO_4^{2-}
75.7	25.2	40.4	13.0	325.3	40.0	120.4

Содержание указанных компонентов в сточных водах в несколько раз выше, чем в волжской воде. Однако из-за большого разбавления влияние их на солевой состав не обнаруживается даже в непосредственной близости от выпуска стоков (табл. 10).

Минерализация вод в Ивановском плесе во все сезоны года ниже, чем в Волжском (табл. 8). Особенно заметны эти различия летом, когда в Ивановском плесе еще присутствуют трансформированные воды весеннего половодья. Увеличение суммы солей от весны к зиме выражено в меньшей степени, чем в Волжском плесе.

Прозрачность

Весной прозрачность воды по диску Секки составляет около 1 м. По продольному разрезу величина ее практически не изменяется. В мелководном Шошинском плесе средняя величина прозрач-

ности - 75 см. Воды Волги и Тверцы характеризуются величинами прозрачности, близкими к наблюдаемым в водохранилище.

В летний период увеличения прозрачности к плотине также не отмечено. Отсутствие эффекта отстоя обусловлено не только относительно высокой проточностью, но и частым взмучиванием донных отложений при ветровых волнениях, а также развитием планктонных организмов. В Волжском и Ивановском плесах величина прозрачности составляет 90-95 см, в Шошинском она снижается до 50 см. Осенью заметное повышение прозрачности связано с преобладанием менее цветных меженных вод и со снижением интенсивности продукционных процессов (табл. 11).

Показатели содержания органического вещества

Для весеннего поверхностного стока, формирующегося в лесной зоне с преобладанием заболоченных почв, характерно высокое содержание окрашенного органического вещества. Величина цветности весенних вод значительно колеблется по годам (табл. 11). Максимальные значения отмечены в годы с высоким половодьем и в год со средней водностью (1974), но с резко выраженным вторым пиком половодья в мае. В последнем случае максимальные величины были характерны для Волжского плеса. В среднем за период наблюдений, который преимущественно включал маловодные годы, цветность воды Ивановского водохранилища в мае составила 80 град. Ее величина была практически одинакова во всех плесах.

Летом отмечена отчетливая тенденция к снижению цветности по сравнению с весенним периодом.

Кажущееся отсутствие эффекта обесцвечивания воды в предплотинной части водохранилища объясняется тем, что Волжский плес заполняется менее цветными меженными речными водами, тогда как в озерном Ивановском плесе еще сохраняются воды весеннего половодья и снижение показателей цветности в нем обусловлено главным образом седиментацией коллоидальной окрашенной органики, а также распадом растворенного органического вещества под воздействием ультрафиолета и микробиальных процессов.

Летом воды Шошинского плеса практически не оказывают влияния на содержание органического вещества в основном волжском потоке.

УИ 1974	Цветность, град.	Окисляемость бихроматная, мгО/л	Окисляемость перманганатная, мгО/л
Выше Шоши	80	38.4	18.5
Шоша у Безбородова	60	61.9	22.6
Ниже Шоши	77	38.5	19.3

Т а б л и ц а 11

Прозрачность и цветность воды

Притоки и плесы водохранилища	Весна			Лето			Осень			Зима		
	число проб	мин.-макс.	среднее	число проб	мин.-макс.	среднее	число проб	мин.-макс.	среднее	число проб	мин.-макс.	среднее
Прозрачность, см												
Волга	9	100-160	130	8	80-180	125	4	210-300	250	-	-	-
Тверца	6	35-135	102	9	70-120	100	4	80-170	115	-	-	-
Орша	5	50-80	70	5	35-130	85	2	42-145	95	-	-	-
Созь	3	50-77	62	3	65-115	87	2	60-110	85	-	-	-
Волжский плес	28	72-116	97	28	78-110	92	12	110-125	120	-	-	-
Иваньковский	28	85-115	100	28	87-108	95	13	103-123	117	-	-	-
Шошинский	9	45-100	75	7	28-88	47	5	50-105	77	-	-	-
Среднее для водохранилища	65	74-109	95	63	70-110	88	30	107-117	112	-	-	-
Цветность, град.												
Волга	9	50-90	65	9	15-70	50	3	17-35	23	2	15-25	20
Тверца	6	75-140	110	8	60-115	80	3	33-57	45	2	32-50	40
Орша	5	210-320	245	6	83-350	160	2	120-200	160	-	-	-
Созь	3	120-170	150	4	85-150	115	2	77-100	90	-	-	-
Волжский плес	33	58-110	85	42	41-85	68	16	33-49	40	21	23-26	25
Иваньковский	36	60-101	80	51	53-77	65	23	41-58	50	7	31-32	31
Шошинский	11	60-90	75	12	58-80	65	7	40-56	50	1	-	30
Среднее для водохранилища	80	60-101	80	105	50-77	65	46	37-54	45	29	28-30	30

лись до 40.9 и 61.9 мг О/л соответственно. Осенью и зимой величина бихроматной окисляемости в среднем для водохранилища составила 35.4 и 24.0 мг О/л.

Чувствительным показателем трансформации и происхождения органического вещества служит отношение органического углерода к органическому азоту (содержание углерода рассчитывалось по бихроматной окисляемости). Весной в Волге и Тверце, а также в Волжском и Ивановском плесах величина этого отношения колебалась от 20 до 23. Летом как в притоках, так и в водохранилище оно снизилось, особенно в Волжском плесе (15). Значительное увеличение азотсодержащих органических соединений в этом плесе происходит, по-видимому, под влиянием сточных вод. Осенью по мере снижения интенсивности фотосинтеза C/N увеличивается до 17-19. В Шошинском плесе в течение вегетационного периода C/N выражается низкими величинами (13-14), что подтверждает его более высокую продуктивность по сравнению с другими плесами.

Величина 5-суточного потребления O_2 как в Волжском, так и в Ивановском плесах обычно не превышает 2.0 мг О/л (табл. 12). Однако в период массового развития фитопланктона значения БПК₅ в этих плесах могут достигать 2.6-3.2 мг О/л, а в Шошинском плесе - 4.5-5.5 мг О/л. Согласно классификации водоемов по степени загрязнения [42], основную русловую часть Ивановского водохранилища по этому показателю можно отнести к чистым водоемам, несущим следы антропогенного воздействия, а в отдельные периоды к умеренно загрязненным. К последней категории относятся и Шошинский плес.

Величина биохимического потребления в основных притоках невелика. Поскольку гуминовые соединения также подвержены окислению, интересно сопоставить БПК₅ и перманганатную окисляемость. Это отношение для Волги и Тверцы составляет 7-8% летом и весной. В водохранилище оно увеличивается незначительно: в Волжском плесе до 10-11%, в Ивановском - до 11-14%. В Шошинском плесе это соотношение максимально - 28%. Для чистых водоемов гуминового типа величина данного показателя меньше 20% [41]. Более высокое значение рассматриваемого отношения в Шошинском плесе обусловлено повышенным содержанием органического вещества автохтонного происхождения.

Кислород

Весной, по многолетним данным, содержание кислорода в водохранилище составляет 9.7 мг/л. Летом средняя концентрация снижается до 7.2 мг О/л, осенью увеличивается до весенних значений (табл. 13). Для водохранилища характерна недонасыщенность воды кислородом (табл. 14) весной на 10-20%, летом на 20-40%, что обусловлено непрерывно идущими процессами окисления аллохтонного и автохтонного органического вещества, а также растворенных

Т а б л и ц а 13

Содержание растворенного кислорода и pH воды

Притоки и плесы водохранилища	Весна			Лето			Осень			Зима		
	число проб	мин.-макс.	среднее	число проб	мин.-макс.	среднее	число проб	мин.-макс.	среднее	число проб	мин.-макс.	среднее
Кислород, мг/л												
Волга	9	9.2-10.0	9.6	9	7.0-9.6	8.4	3	10.1-12.0	11.0	3	4.3-6.0	5.1
Тверца	5	7.3-9.6	8.8	9	6.5-8.9	7.3	3	8.3-11.2	9.9	4	1.6-2.0	1.8
Орша	5	5.3-8.2	6.8	5	5.4-8.6	6.7	2	9.1-10.3	9.7	-	-	-
Созь	3	8.8-9.7	9.1	6	5.6-8.1	7.6	2	8.2-9.8	9.1	-	-	-
Волжский плес	32	8.1-10.2	9.5	52	5.7-7.9	7.2	16	8.3-10.8	9.2	19	2.3-3.5	2.9
Иваньковский	37	8.3-11.0	9.7	78	5.1-8.4	7.2	23	8.2-10.3	9.1	7	0.9-9.4	5.2
Шошинский	11	9.5-11.3	10.1	10	7.1-11.6	9.6	7	8.8-11.3	10.1	1	-	1.0
Среднее для водохранилища	80	8.3-10.5	9.7	140	5.6-7.9	7.2	46	8.5-10.6	9.3	27	1.9-5.7	3.8
pH												
Волга	9	7.60-8.25	7.85	10	7.55-8.20	7.88	3	7.70-8.02	7.94	4	7.36-8.00	7.68
Тверца	6	7.36-7.95	7.59	10	7.36-8.00	7.67	3	7.61-7.75	7.65	1	-	7.09
Орша	5	6.90-7.50	7.22	6	7.15-8.20	7.69	2	7.40-7.61	7.50	-	-	-
Созь	3	7.30-7.95	7.32	6	7.35-7.70	7.46	2	7.30-7.50	7.40	-	-	-
Волжский плес	33	7.44-7.65	7.65	46	7.50-7.82	7.65	20	7.43-7.96	7.64	14	7.17-7.93	7.55
Иваньковский	36	7.43-7.77	7.60	56	7.50-7.78	7.67	30	7.37-7.70	7.60	4	7.09-7.90	7.56
Шошинский	11	8.05-8.50	8.25	13	7.60-8.83	8.09	8	7.61-8.20	7.94	-	-	-
Среднее для водохранилища	80	7.58-7.82	7.73	115	7.51-7.90	7.72	58	7.44-7.85	7.66	18	7.12-7.91	7.52

Т а б л и ц а 14

Насыщение воды кислородом, %

Притоки и плесы водохранилища	Весна		Лето		Осень		Зима	
	мин.-макс.	среднее	мин.-макс.	среднее	мин.-макс.	среднее	мин.-макс.	среднее
Волга	85-96	89	76-93	87	88-89	89	29-30	29
Тверца	73-95	78	68-83	75	72-81	78	11-14	13
Орша	55-65	63	56-84	68	75-77	76	-	-
Созь	74-88	82	61-90	78	74-82	78	-	-
Волжский плес	77-93	86	63-86	72	72-88	78	7-15	11
Иваньковский .	79-96	87	60-85	76	77-87	81	2-69	36
Шошинский . .	87-110	94	71-118	86	79-91	84	-	7
Среднее для водохранилища	79-92	88	63-80	76	78-88	81	4-41	23

газов и других восстановленных соединений, поступающих из донных отложений.

В период летней стагнации в нижней части Волжского и в Ивановском плесе при отчетливой температурной стратификации содержание кислорода в придонных слоях может понижаться до десятых долей миллиграмма на литр, тогда как в поверхностном 2-4-метровом слое нередко имеет место перенасыщение воды кислородом за счет процессов фотосинтеза. Особенно острый дефицит кислорода в придонных слоях наблюдался в маловодный и жаркий 1972 г. [23, 158]. Периоды кислородной стратификации обычно непродолжительны. В результате ветровых волнений даже на глубоководных участках содержание кислорода во всей толще воды быстро выравнивается.

Для зимнего кислородного режима водохранилища, начиная с первых лет существования и до 1966 г., характерен резкий дефицит кислорода и связанные с ним заморные явления [106, 164, 179]. Ухудшение кислородного режима чаще наблюдалось в Шошинском плесе и в основной части водохранилища, расположенной ниже Шоши. Главная причина снижения содержания кислорода - питание водоема грунтовыми водами, отличающимися низким содержанием O_2 , и перемещение по мере сработки уровня обескислороженной воды мелководных участков в русловую часть водохранилища. Наиболее сильный дефицит отмечался в маловодные годы при небольшом объеме уходящей под лед воды и незначительном естественном притоке [106]. За последнее 5-летие зимний газовый режим заметно улучшился в

Т а б л и ц а 15

Содержание кислорода зимой 1964 и 1967 гг.

Место отбора проб	Гори- зонт	14-22 III 1964		13-23 III 1976	
		мг/л	% насыщения	мг/л	% насыщения
Волга выше Калинина	С	6.00	41	4.27	29
Тверца выше устья	С	2.03	14	1.60	11
Волжский плес:					
Городня	П	4.40	30	3.25	22
	Д	-	-	3.10	21
выше устья Шоши	П	-	-	2.90	20
	Д	-	-	2.70	18
ниже устья Шоши	П	-	-	2.24	15
	Д	-	-	1.60	11
Конаково	П	2.37	16	1.95	11
	Д	2.05	14	0.48	3
Иваньковский плес:					
Корчева	П	-	-	9.83	76
	Д	-	-	9.91	78
Шошинский плес:					
у плотины	П	0.93	6	9.00	62
	Д	-	-	8.94	61
Безбородово	С	-	-	1.02	7

П р и м е ч а н и е. Д - 1 м от дна, П - 1 м от поверхности, С - половина глубины.

связи с эксплуатацией Конаковской ГРЭС [93, 131] и уменьшением с 1970 г. сработки водохранилища [20, 163].

Влияние Конаковской ГРЭС на химический состав воды сводится в основном к изменению содержания растворенных газов. Степень насыщения кислородом исходной воды и температура нагрева определяют направление и интенсивность аэрационно-деаэрационного процесса. Зимой при большом дефиците кислорода в исходной воде содержание его в сбросных водах ГРЭС увеличивается до 4-5 мг/л,

а после прохождения отводного канала (длина около 3 км) и водослива насыщение достигает 88% и более. Среднее поступление кислорода за счет аэрации в феврале-марте 1968 г. составляло 41.5 т в сутки [131]. Отсутствие ледяного покрова в Мошковичском заливе и большая полынья на выходе подогретых вод в водохранилище также способствуют поступлению кислорода из атмосферы.

В результате аэрационного эффекта в русловой части Ивановского плеса обеспечиваются благоприятные кислородные условия в течение зимнего периода. Неблагоприятными в отношении содержания кислорода в настоящее время остаются Шошинский плес и нижний участок Волжского плеса от устья Шоши до Мошковичского залива. Так, зимой 1976 г. концентрация растворенного кислорода у Конакова была ниже, чем в марте 1964 г., когда сработка водохранилища достигала 6 м (табл. 15).

Свободная углекислота

Содержание углекислоты в водохранилище обычно составляет несколько миллиграммов, реже около 10, а в придонных слоях до 15-20 мг/л. Наименьшее ее содержание характерно для Шошинского плеса. Максимальные величины свойственны рекам с болотным питанием - Орше и Сози (до 30 мг $\text{CO}_2/\text{л}$). Сезонный ход изменений обычен. Зимой концентрация углекислоты возрастает, достигая нескольких десятков миллиграммов на литр. В этот период заметное изменение содержания CO_2 происходит под влиянием Конаковской ГРЭС. В сбросных водах концентрация углекислоты снижается [131]. Летом количество углекислоты уменьшается, а в поверхностных слоях нередко вовсе исчезает и появляются карбонатные ионы. Однако концентрации карбонатов и кальция таковы, что содержание CaCO_3 редко достигает насыщения. Наиболее вероятны моменты насыщения для Шошинского плеса, где летом содержание солей несколько выше, чем в других частях водоема (HCO_3^- в среднем около 2.8 мг-экв/л), а pH в отдельные периоды достигает 8.8-8.9 - величин, при которых значительная часть угольной кислоты находится в форме CO_3^{2-} (4% при pH 9 [1]). Однако выпадение карбоната кальция из насыщенных растворов происходит далеко не всегда, так как кальциевые соли производных угольной кислоты образуют устойчивые пересыщенные растворы. Устойчивости их способствует присутствие гумусовых веществ. В Шошинском плесе количество гуминовых соединений наименьшее, а интенсивное развитие фотосинтезирующих организмов препятствует устойчивости пересыщенных растворов и делает возможным выпадение CaCO_3 .

В других плесах водохранилища pH несколько ниже, чем в Шошинском, в среднем 7.4-7.8. Величина эта довольно устойчива (табл. 13) и даже зимой обычно не опускается ниже 7.1. И только в реках с заболоченным водосбором (Сози и Орше) pH может снижаться до 6.8-6.9 даже в открытый период.

Содержание общего азота в водах, заполняющих водохранилище в конце весеннего периода, в среднем за 5 лет наблюдений составило 1.32 мг/л. Минимальное количество (1.13 мг/л) было в многоводном 1970 г., максимальное (1.65 мг/л) – в маловодном 1973 г.; однако четкой зависимости между объемом половодья и содержанием в воде общего азота не наблюдалось.

В разных плесах водохранилища концентрации общего азота довольно близки (табл. 16). В главных притоках – Волге (выше Калинина) и Тверце – содержание его несколько ниже, чем в плесах. Эти различия объясняются увеличением в питании рек доли грунтового стока, бедного азотом. Орша, где концентрация общего азота выше, чем в водохранилище, из-за малых расходов (объем стока ее составляет около 2.5% общей приточности) не оказывает влияния на содержание азота в водохранилище.

Летом в Волжском и Шошинском плесах количество общего азота возрастает, тогда как в Ивановском оно практически не меняется (табл. 16). В Волжском плесе увеличение идет за счет усиления влияния сточных вод. Различие концентраций в речной воде выше Калинина и ниже, у Городни, где происходит полное смешение сточных вод с речными [181], составляет в среднем 0.95 мг/л, т.е. около 45%. В Шошинском плесе высокое содержание соединений азота, вероятно, вызвано поступлением их из донных отложений и из остатков прошлогодней растительности, а также в результате процессов азотфиксации, поскольку концентрация минеральных форм азота здесь во время интенсивного развития фитопланктона измеряется сотыми долями миллиграмма на литр и нередко снижается до аналитического нуля. В придонном и поверхностном горизонтах концентрации общего азота довольно близки, хотя содержание минеральных форм выше в придонном слое, а органического азота – у поверхности. Различия находятся в пределах 0.15–0.30 мг/л.

Осенью количество общего азота в воде уменьшается, составляя в среднем 1.08 мг/л. Наименьшие концентрации, как и летом, характерны для Ивановского плеса (табл. 16).

Зимой по мере сработки водохранилища содержание в воде общего азота возрастает, достигая к концу зимы более 2.0 мг/л. Это увеличение связано главным образом с усилением влияния сточных вод г. Калинина. По многолетним данным, содержание общего азота в них колеблется от 18.3 до 90 мг/л. После ввода в строй очистных сооружений средняя концентрация азота составила 30 мг/л. Преобладают минеральные формы – соли аммония и нитраты (в сумме 85% от общего). По ориентировочным расчетам, в период половодья сброс азота со сточными водами дает 6% от общего поступления и не оказывает заметного влияния на содержание его в водохранилище. В меженьный период азот сточных вод составляет примерно половину вносимого Волгой и Тверцой, а в отдельные периоды превышает поступление с водами этих рек.

Содержание общего и аммонийного азота

Притоки и плесы водохранилища	Весна			Лето			Осень			Зима		
	число проб	мин.-макс.	среднее	число проб	мин.-макс.	среднее	число проб	мин.-макс.	среднее	число проб	мин.-макс.	среднее
Общий азот, мг N/л												
Волга	6	0.88-1.12	0.91	8	0.83-1.41	0.90	2	0.48-0.56	0.52	6	0.96-1.19	1.10
Тверца	4	0.83-1.19	1.05	7	0.73-1.97	1.18	2	0.63-1.26	0.95	9	1.28-1.52	1.40
Орша	4	1.22-2.01	1.51	3	0.77-3.70	2.47	2	1.82-2.59	2.21	-	-	-
Созь	2	1.11-1.12	1.11	3	1.30-1.32	1.31	2	1.39-1.54	1.47	-	-	-
Волжский плес	26	1.13-1.56	1.34	34	1.08-2.30	1.50	14	1.10-1.30	1.20	21	1.57-3.40	2.55
Иваньковский	20	1.11-1.77	1.30	34	0.94-1.81	1.34	21	0.98-1.12	1.00	9	1.57-2.75	2.18
Шошинский . . .	7	1.14-1.68	1.37	10	1.32-2.11	1.72	7	0.94-1.20	1.07	2	0.87-1.58	1.23
Среднее для водохранилища	53	1.13-1.65	1.32	78	1.05-1.90	1.43	42	0.96-1.19	1.08	32	1.45-3.00	2.23
Аммонийный азот, мг N/л												
Волга	7	0.00-0.27	0.11	9	0.03-0.17	0.07	2	0.04-0.14	0.09	4	0.04-0.25	0.15
Тверца	5	0.01-0.32	0.12	8	0.01-0.20	0.07	2	0.06-0.13	0.09	3	0.08-0.43	0.26
Орша	5	0.08-0.20	0.15	4	0.08-0.22	0.13	1	-	0.04	-	-	-
Созь	3	0.07-0.15	0.11	4	0.07-0.19	0.12	1	-	0.16	-	-	-
Волжский плес	23	0.11-0.43	0.24	32	0.17-0.76	0.30	6	0.24-0.85	0.54	21	0.33-1.02	0.58
Иваньковский	18	0.09-0.28	0.17	25	0.08-0.22	0.16	7	0.07-0.23	0.15	7	0.20-0.81	0.40
Шошинский . . .	7	0.00-0.13	0.07	8	0.11-0.29	0.21	4	0.09-0.48	0.28	2	0.14-1.22	0.68
Среднее для водохранилища	48	0.10-0.31	0.19	65	0.13-0.40	0.22	17	0.13-0.47	0.30	30	0.23-0.95	0.48

Анализ сбросных вод Конаковской ГРЭС показал, что при прохождении через агрегаты станции содержание общего азота в воде практически не меняется. Соотношение минеральных форм (мг N/л) может несколько варьировать, но суммарное их количество остается тем же.

Дата	Станция	N _{общ.}	Σ _{мин.}	NO ₃ ⁻	NO ₂ ⁻	NH ₄ ⁺
19 У 1968	Водозабор . . .	1.38	0.53	0.30	0.003	0.23
	Сбросной канал	1.35	0.56	0.30	0.001	0.26
30 IX 1968	Водозабор . . .	-	0.59	0.08	0.012	0.50
	Сбросной канал	-	0.60	0.15	0.006	0.44
27 VI 1969	Водозабор . . .	1.54	0.37	0.15	0.001	0.22
	Сбросной канал	1.60	0.40	0.20	0.002	0.20
29 VI 1969	Водозабор . . .	1.54	0.30	0.10	0.001	0.20
	Сбросной канал	1.60	0.32	0.08	0.002	0.24

Даже в устье отводного канала (точка 3), ниже выпуска городских сточных вод содержание азота (мг N/л) практически не меняется.

Дата	Станция	N _{общ.}	Σ _{мин.}	NO ₃ ⁻	NO ₂ ⁻	NH ₄ ⁺
19 У 1968	Водозабор . . .	1.38	0.53	0.30	0.003	0.23
	Точка 3	1.40	0.54	0.25	0.005	0.29
16 У 1970	Водозабор . . .	1.16	0.43	0.29	0.006	0.13
	Точка 3	1.15	0.41	0.29	0.006	0.11
15 III 1976	Водозабор . . .	2.49	2.08	1.00	0.012	1.06
	Точка 3	2.21	1.78	0.80	0.026	0.96

Сточные воды г. Конаково проходят полную биологическую очистку, содержание общего азота в них около 20 мг/л. Прибавка за счет стоков не превышает 1-4% от общего содержания азота и находится в пределах точности определений.

Воды Шошинского плеса практически не влияют на содержание общего азота (мг N/л) в основной части водохранилища.

	У	УП	Х	III
Выше Шоши	1.27	1.39	1.30	2.29
Шоша у Безбородова	1.02	2.05	1.20	1.58
Ниже Шоши	1.35	1.43	1.30	2.86

Основная форма азота в водохранилище – азот органических соединений. Весной он составляет около половины общего азота, в среднем 0.72 мг/л. В Волжском и Ивановском плесах содержание его примерно одинаково – 0.69–0.64 мг/л. Судя по отношению C/N, равному 20, органический азот в этих плесах аллохтонного происхождения. Большая часть его (до 90–95%) состоит из негидролизующихся, по-видимому, трудноусвояемых соединений (средняя концентрация легкогидролизующего азота 0.08 мг/л). В Шошинском плесе, быстрее прогреваемом, увеличение количества органического азота (до 70%) происходит за счет развития фитопланктона и потребления им минеральных форм, концентрация которых в отдельные годы уже в мае снижается до сотых долей миллиграмма на литр. Величина C/N в этом плесе равна 11, легкогидролизующий азот составляет 0.16 мг/л (14%)

Летом содержание органического азота возрастает до 1.19 мг/л (70–80%). Более 20% его составляет легкогидролизующий азот (0.25–0.33 мг/л), который почти полностью находится в растворенном состоянии. В водах, поступающих с заболоченного водосбора (р. Орша), доля легкоусвояемого азота примерно в 2 раза меньше.

Осенью концентрация органического азота снижается почти вдвое (в среднем до 0.56 мг/л). На долю его приходится 50–60% от валового. Легкогидролизующий азот (0.15–0.37 мг/л) составляет в среднем 30% общего органического.

После вступления в строй очистных сооружений в г. Калинин концентрации органического азота в водохранилище зимой снизились и в последние годы выражаются минимальными из всех сезонов величинами. Так, в марте 1976 г. содержание его в среднем для водохранилища равнялось 0.39 мг/л (17% от общего). Наименьшее количество органического азота содержалось в Шошинском плесе (0.20 мг/л), наибольшее – в Ивановском (0.45 мг/л).

Весной из минеральных соединений азота в водоеме преобладают нитраты (табл. 17): в среднем около 70% от суммы минеральных форм, что объясняется особенностями водосбора. Более 60% площади водосбора занято сельскохозяйственными угодьями, поверхностному стоку которых свойственны окисленные формы. Лишь в высокоцветных болотных водах, например в р. Созь, содержание нитратов весной выражается сотыми долями миллиграмма азота на литр. Наибольшее количество нитратов характерно для Ивановского плеса, наименьшее – для Шошинского, где уже в первой половине мая

Т а б л и ц а 17

Содержание нитратного и нитритного азота, мг N/л

Притоки и плесы водохранилища	Весна			Лето			Осень			Зима		
	число проб	мин.-макс.	сред.-нее	число проб	мин.-макс.	сред.-нее	число проб	мин.-макс.	сред.-нее	число проб	мин.-макс.	сред.-нее
Нитратный азот												
Волга	7	0.05-0.45	0.30	10	0.002-0.10	0.04	2	0.005-0.01	0.01	6	0.52-0.73	0.63
Тверца	5	0.15-0.30	0.24	9	0.04-0.45	0.19	2	0.04-0.32	0.18	3	0.45-0.80	0.52
Орша	5	0.08-0.35	0.24	5	0.07-1.00	0.33	1	-	0.85	-	-	-
Созь	3	0.05-0.08	0.07	5	0.00-0.03	0.01	1	-	0.14	-	-	-
Волжский плес	26	0.19-0.61	0.40	40	0.11-0.43	0.21	6	0.06-0.36	0.21	22	0.62-1.21	0.87
Иваньковский . . .	20	0.28-0.87	0.49	43	0.04-0.17	0.10	7	0.03-0.30	0.17	10	0.65-1.00	0.87
Шошинский	7	0.01-0.46	0.24	13	0.00-0.11	0.04	4	0.003-0.015	0.01	2	0.14-0.40	0.27
Среднее для водохранилища	53	0.20-0.69	0.41	98	0.10-0.19	0.13	17	0.03-0.27	0.15	34	0.64-0.91	0.79
Нитритный азот												
Волга	7	0.001-0.005	0.004	9	0.000-0.005	0.002	2	0.001-0.002	0.002	1	-	0.003
Тверца	5	0.002-0.006	0.005	8	0.001-0.014	0.006	2	0.007-0.008	0.008	1	-	0.010
Орша	5	0.000-0.012	0.007	4	0.000-0.070	0.019	1	-	0.003	-	-	-
Созь	4	0.001-0.005	0.004	4	0.000-0.006	0.003	1	-	0.007	-	-	-
Волжский плес	26	0.001-0.006	0.005	37	0.001-0.030	0.009	6	-	0.008	8	0.005-0.030	0.016
Иваньковский . . .	20	0.004-0.007	0.005	36	0.001-0.017	0.007	7	0.004-0.010	0.007	4	0.010-0.019	0.015
Шошинский	7	0.001-0.016	0.008	8	0.000-0.018	0.006	4	0.002-0.015	0.009	1	-	0.025
Среднее для водохранилища	53	0.002-0.007	0.005	81	0.001-0.013	0.007	17	0.007-0.008	0.008	13	0.013-0.025	0.017

происходит интенсивное развитие диатомовых. Максимальные концентрации нитратного азота наблюдались в маловодном 1973 г., минимальные – в многоводном 1970 г. Среднее для водохранилища содержание аммонийного азота колебалось по годам от 0.1 до 0.3 мг/л. Концентрация его, как и нитратного, в Шошинском плесе ниже, чем в других частях водохранилища (табл. 16). Какой-либо зависимости содержания солей аммония от водности года не наблюдалось. Концентрация нитритов выражалась тысячными долями и лишь в Шошинском плесе и р. Орше достигала 0.01–0.02 мг N /л.

Летом содержание нитратного азота снижается. В отношении солей аммония изменения незначительны, концентрации аммонийного азота обычно выше, чем нитратного. Нитриты присутствуют в количестве нескольких тысячных долей миллиграмма на литр, но нередко наблюдается и увеличение до 0.01 и даже 0.02 мг N /л, особенно в придонных слоях. В целом для водохранилища в летний период характерно постоянное присутствие минеральных соединений азота.

Осенью количество минерального азота возрастает, составляя 43% от общего. Наиболее заметно его увеличение в Волжском плесе ниже выпуска сточных вод.

Зимой содержание минерального азота продолжает увеличиваться, составляя к концу марта более 80% от общего. В Шошинском плесе преобладают соли аммония. В остальной части водохранилища соотношение форм варьирует. В 1976 г. нитратный и аммонийный азот содержались в близких количествах. В русловых участках поверхностные и придонные горизонты различаются незначительно.

Фосфор

Весенние воды, заполняющие водохранилище после зимней сработки, богаты соединениями фосфора, что обусловлено значительной освоенностью и окультуренностью почв Волжского водосбора. Прямая зависимость содержания фосфора от объема весеннего стока отсутствует. Минимальные концентрации были в маловодном 1972 г., максимальные – в средних по водности 1968 и 1974 гг. Существенные колебания по годам (примерно в 2 раза), по-видимому, связаны с особенностями снеготаяния и различием интенсивности эрозийных процессов [43]. Весной на долю минерального фосфора приходится около 1/4 от общего. В зависимости от интенсивности развития диатомовых содержание фосфатов может заметно отклоняться от указанной величины (табл. 18).

Летом концентрация общего фосфора в водохранилище возрастает, заметно превышая таковую в летних межених водах основных притоков. Ниже Калинина под действием сточных вод содержание фосфора увеличивается по сравнению с расчетным, установленным с учетом соотношения расходов Волги и Тверцы и содержания в них фосфора. В разные годы прибавка колеблется от 20 до 40%, состав-

ния в среднем 30%, или 32 мкг/л. В Ивановском плесе тенденция к увеличению общего фосфора наиболее отчетливо проявилась в маловодные и жаркие 1972 и 1973 гг., когда летняя концентрация была больше, чем весной, на 30–45 мкг. В основном увеличивается содержание минерального фосфора. Выделение фосфатов происходит в результате восстановительных процессов в придонном слое при резком дефиците кислорода [23]. В течение лета содержание фосфатов изменяется в широких пределах: от нескольких (в поверхностном слое) до сотен микрограммов (в придонном). В Шошинском плесе концентрации общего фосфора максимальны. Однако в силу малой проточности воды его не оказывают влияния на содержание фосфора (мкг Р/л) в основной ветви водохранилища.

	У	VII	X
Выше Шоши	102	110	82
Шоша у Безбородова	110	280	92
Ниже Шоши	85	125	79

Осенью содержание общего фосфора во всех плесах водохранилища снижается, составляя в среднем 75 мкг/л (табл. 18). Одна из причин снижения – относительная бедность фосфором меженных вод, которые в этот период преобладают в водохранилище. Как показало сопоставление фактической концентрации общего фосфора с расчетной, в Волжском плесе ниже г. Калинина прибавка фосфора за счет сточных вод осенью такая же, как и летом, но ее относительное значение увеличилось до 50%.

Зимой, несмотря на низкое содержание фосфора в меженных водах, концентрация его уменьшается только в Шошинском плесе. В этот период наиболее отчетливо проявляется влияние сточных вод. Ниже г. Калинина количество общего фосфора удваивается. В зимних водах большая часть фосфора представлена фосфатным. В марте 1976 г. он составлял в Волжском плесе 95% от общего, в Ивановском 80%, тогда как в Шошинском всего лишь 50%.

По многолетним данным, среднее содержание общего фосфора в сточных водах г. Калинина равно 2,7 мг/л. Растворенный минеральный фосфор преобладает в течение всего года, составляя в среднем 75% от общего. Аналогичное количество общего и минерального фосфора содержится в сточных водах г. Конакова. Расчеты показывают, что годовое поступление фосфора в составе городских сточных вод соизмеримо с годовым стоком взвешенного фосфора в Волге у Калинина. Большая часть стока взвесей (до 80%) приходится на период половодья и проходит транзитом. Последнее обстоятельство усиливает значимость сточных вод в фосфорном бюджете водохранилища.

Содержание общего фосфора и фосфатов, мкг Р/л

Приютки и плесы водохранилища	Весна			Лето			Осень			Зима		
	число проб	мин.-макс.	среднее	число проб	мин.-макс.	среднее	число проб	мин.-макс.	среднее	число проб	мин.-макс.	среднее
Общий фосфор												
Волга	9	19-88	51	8	43-70	58	5	16-47	26	5	14-50	33
Тверца	6	48-210	87	8	49-97	67	4	29-62	50	2	68-130	99
Орша	5	82-147	108	4	55-200	129	2	89-130	110	-	-	-
Созь	3	56-82	70	5	69-107	84	2	74-79	77	-	-	-
Волжский плес	31	56-108	79	42	72-118	91	20	58-80	74	24	72-105	89
Иваньковский . .	37	58-110	77	51	50-97	87	31	55-79	70	11	50-86	72
Шошинский . . .	10	65-150	91	12	129-280	206	9	84-116	99	2	67-81	74
Среднее для водохранилища	78	59-113	80	105	67-148	101	60	66-83	75	37	58-90	75
Фосфаты												
Волга	9	2-27	11	9	7-70	26	5	2-12	6	5	1-50	22
Тверца	6	10-33	20	9	14-73	33	4	10-32	22	2	48-72	60
Орша	5	9-114	61	4	12-84	43	2	56-77	67	-	-	-
Созь	3	7-24	18	5	11-27	17	2	16-23	20	-	-	-
Волжский плес	32	3-32	19	41	17-65	38	20	20-41	35	24	45-113	66
Иваньковский . .	35	6-33	18	37	15-57	38	30	24-44	34	11	27-71	48
Шошинский . . .	10	5-29	14	8	27-62	41	9	12-31	20	2	34-41	38
Среднее для водохранилища	77	6-29	18	86	16-57	38	59	26-37	32	37	34-78	52

Анализ сбросных вод Конаковской ГРЭС показал, что во время прохождения воды через агрегаты содержание фосфора (мкг Р/л) не меняется.

Дата	Станция	PO_4^{3-}	$P_{\text{общ}}$
23 V 1968	Водозабор	28	112
	Сбросной канал	26	116
19 VII 1968	Водозабор	31	130
	Сбросной канал	36	134
30 IX 1968	Водозабор	24	68
	Сбросной канал	26	60
27 VI 1969	Водозабор	28	67
	Сбросной канал	29	46

Содержание фосфора (мкг Р/л) в сбросных водах ниже выпуска сточных вод г. Конакова и в устье Мошковичского залива практически такое же, как и у водозабора.

Дата	Станция	PO_4^{3-}	$P_{\text{общ}}$
20 V 1974	Водозабор	31	123
	Устье залива	46	121
27 VII 1974	Водозабор	36	90
	Устье залива	30	84
12 X 1974	Водозабор	28	73
	Устье залива	40	85
31 I 1975	Водозабор	58	78
	Устье залива	48	67

Отсутствие различий обусловлено относительно малым объемом стока и высокой степенью разбавления водами основного потока [43].

Весенние воды Волги относительно богаты кремнием.

В пик половодья содержание реактивного кремния¹ в Волге у Ржева колеблется от 3.5 до 5.0 мг/л, на спаде половодья – от 2.6 до 4.3 мг/л [126]. Сравнительно низкие концентрации (но не менее 1.0 мг Si/л) в мае как в притоках, так и в водохранилище обусловлены значительным развитием в это время диатомовых. Наиболее четко сезонный ход изменений, связанных с продукционными процессами, выражен в Шошинском плесе (табл. 19). Осенний минимум наблюдается во всех плесах водохранилища, однако в Ивановском колебания концентраций кремния по годам находятся в более широких пределах.

Зимой в притоках и водохранилище содержание кремния резко возрастает (табл. 19).

В городских сточных водах кремний содержится в таких же количествах, как и в водохранилище.

Железо

В поверхностных водах при наличии кислорода преобладает, как известно, трехвалентное железо, которое находится преимущественно в виде коллоидальной гидроокиси. Содержащиеся в воде гуминовые вещества, вступая во взаимодействие с железом, образуют растворимые комплексные соединения и таким образом препятствуют его осаждению. По-видимому, вследствие этого наиболее богаты железом высокоокрашенные воды весеннего половодья. Так, в мае среднее за ряд лет содержание реактивного железа составляло:

	Fe, мг/л	Цветность, град.
Волга	0.16	65
Тверца	0.41	110
Созь	0.42	150
Орша	0.79	245

В водохранилище весной от верховьев к плотине снижение концентраций железа не наблюдается. Среднее его содержание во всех

¹ Термин „реактивный кремний“ применяется в связи с тем, что в нефiltrованной воде при использовании стандартного метода определяется не только растворенный минеральный кремний, но кремний, выделяемый под действием реагентов из коллоидов и более крупных взвесей. В равной мере это замечание относится к определению железа и цинка.

Т а б л и ц а 19

Содержание реактивного кремния и железа

Прытоки и плесы волохранилища	Весна			Лето			Осень			Зима	
	число проб	мин.-макс	среднее	число проб	мин.-макс.	среднее	число проб	мин.-макс.	среднее	число проб	мин.-макс.
Кремний, мг Si/л											
Волга	6	1.0-1.4	1.2	5	1.0-2.1	1.6	5	0.9-1.2	0.8	2	5.3-6.3
Тверца	4	1.0-1.6	1.3	6	0.7-3.0	1.7	4	0.8-3.6	1.9	1	-
Орша	4	0.4-1.8	0.9	3	1.4-2.7	1.9	2	1.4-2.7	2.1	-	-
Созь	2	0.7-1.0	0.9	3	0.8-0.9	0.8	2	0.5-1.0	0.7	-	-
Волжский плес	23	1.1-1.8	1.5	28	0.9-2.6	1.5	20	0.7-1.7	1.1	12	4.5-6.3
Иваньковский	28	1.2-1.8	1.4	40	0.5-2.0	1.4	31	0.5-1.9	1.1	5	5.0-6.2
Шошинский . . .	8	0.5-1.8	0.9	9	1.2-2.8	2.3	9	0.5-3.4	1.6	1	-
Среднее для волохранилища	59	1.1-1.8	1.5	77	0.8-2.3	1.6	60	0.6-2.1	1.1	18	4.7-6.2
Железо, мг Fe/л											
Волга	9	0.07-0.23	0.16	9	0.07-0.23	0.13	3	0.06-0.14	0.10	1	-
Тверца	6	0.26-0.55	0.41	9	0.18-0.80	0.38	3	0.12-0.27	0.18	1	-
Орша	4	0.50-0.93	0.79	4	0.19-2.12	1.01	2	0.58-0.90	0.74	-	-
Созь	3	0.29-0.51	0.42	5	0.22-0.42	0.27	2	0.19-0.46	0.32	-	-
Болжский плес	39	0.11-0.37	0.27	44	0.16-0.74	0.35	18	0.10-0.21	0.15	9	0.14-0.30
Иваньковский	36	0.11-0.31	0.24	45	0.09-0.38	0.25	23	0.13-0.22	0.17	4	0.14-0.24
Шошинский . . .	11	0.04-0.33	0.23	8	0.19-1.03	0.58	7	0.19-0.35	0.30	1	-
Среднее для волохранилища	80	0.11-0.33	0.26	97	0.20-0.39	0.32	46	0.16-0.22	0.18	14	0.14-0.49
Волга											0.17
Тверца											0.41
Орша											-
Созь											-
Болжский плес											0.23
Иваньковский											0.19
Шошинский . . .											0.49
Среднее для волохранилища											0.25

плесах выражается близкими величинами (табл. 19). Летом средние значения в Волжском и Ивановском плесе аналогичны весенним. В мелководном Шошинском плесе высокие концентрации железа обусловлены частыми ветровыми волнениями, сопровождающимися поступлением тонкодисперсной взвеси из придонного слоя. Осенью концентрации железа как в притоках, так и в водохранилище снижаются (табл. 19). Зимой 1976 г. (март) при высокой минерализации (HCO_3^- — 3.90 мг-экв./л) и низкой цветности (30 град.) содержание железа в среднем для водохранилища составляло 0.25 мг/л. Однако по литературным данным, концентрация железа в этот период может достигать 1 мг и более [190], что сопровождается высокой цветностью (55 град.) и более низким содержанием солей (HCO_3^- — 2.80 мг-экв./л [179]).

В городских сточных водах после очистки содержание железа находится на уровне природной воды.

Цинк

В водах поверхностного стока цинк преимущественно содержится во взвешенном состоянии, поскольку при слабощелочной реакции среды он наименее подвижен и легко сорбируется взвесью. Концентрации взвешенного цинка в Волге у Ржева во время половодья были наибольшими и их колебания соответствовали изменениям мутности. Максимальная концентрация цинка, отмеченная в этот период, достигала 270 мкг/л, а средняя за 5 месяцев (март-июль) составила 30 мкг/л.

В мае на спаде половодья содержание общего цинка в Волге выше Калинина находилось в пределах 6–13 мкг/л, в Тверце выше устья — 15–17 мкг/л¹ [69].

Концентрация реактивного цинка в ручье Перемерки в 1968–1969 гг. равнялась 30.3 мг/л [75]. В 1973–1974 гг. содержание его снизилось примерно на порядок, составив в среднем из 6 определений 2.1 мг/л. Содержание в этих же пробах общего цинка, определение которого производилось после минерализации органического вещества методом мокрого сжигания, колебалось от 1.39 до 6.50 мг/л при среднем значении 2.45 мг/л, т.е. практически соответствовало количеству реактивного цинка.

В весенний период при высоком содержании общего цинка в водах поверхностного стока увеличение его в водохранилище за счет сточных вод в настоящее время обнаружить не удастся. Так, в 1974 г. весной в Волжском, Ивановском и Шошинском плесах концентрация общего цинка составила соответственно 29, 37 и 13 мкг/л. В летне-осенний период, когда в основных притоках цинк содержится в очень малых количествах (6–9 мкг/л), концентрация общего цинка в Волжском и Ивановском плесах была равна 26 и 19 мкг/л.

¹

Определения цинка проведены Л.А. Калининой.

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ РАСПАДА
ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА

Микроорганизмы Ивановского водохранилища изучены недостаточно. Исследования носили в основном эпизодический характер, касались специального вопроса или отдельного участка водоема [24, 84, 105, 154, 157]. Принимая во внимание возрастающее значение Ивановского водохранилища как источника питьевого водоснабжения г. Москвы и важную роль микроорганизмов в формировании качества воды, микробиологические исследования водоема были усилены. Их цель — изучение интенсивности микробных превращений органического вещества и влияния, оказываемого на них подогретыми водами Конаковской ГРЭС. Сетка станций, где с мая по октябрь 1973–1974 гг. производился стерильный отбор проб воды в поверхностном слое, охватывала все водохранилище. На Волжский плес приходилось 6 станций: верхний участок — 4, нижний — 2. В Шошинском плесе было 2 станции, в Ивановском — 16: в зоне влияния подогретых вод — 6, вне зоны подогрева — 3, мелководных заливах — 7.

По общепринятым методикам [156] определяли численность бактериопланктона и гетеротрофных бактерий, суточные величины деградации органического вещества и продукции бактериальной биомассы, биохимическое потребление кислорода (БКП полное).

Бактериальная продукция рассчитывалась по количеству потребленного за сутки кислорода [222].

$$P = 0.08 \cdot D \text{ мг/С/л в день.}$$

Для математико-статистической обработки данных использованы руководство Бейли [6], Ашмарина и Воробьева [4] и др. Статистические критерии рассчитаны на пятипроцентном уровне значимости.

Оценка степени связи между сравниваемыми показателями производилась с помощью выборочного коэффициента линейной корреляции.

Зависимость различий сравниваемых выборок оценивалась с помощью t_x — критерия Стьюдента. Различие определялось как значи-

мое при $t_x/t_{0.05} > 1.0$ и как незначимое при $t_x/t_{0.05} < 1.0$ при данном числе степеней свободы (f).

Биохимическое потребление кислорода

Биохимическое потребление кислорода (БПК полное) служит показателем содержания в воде взвешенного и растворенного органического вещества. Его минимальные величины за оба года исследований наблюдались в Верхневолжском плесе, максимальные – в Шошинском плесе. Минимум БПК наблюдался осенью (октябрь), максимум – летом. Весенние (майские) значения БПК занимают промежуточное положение (табл. 20–22).

Наиболее богат лабильным органическим веществом Шошинский плес, статистически достоверно отличающийся по этому показателю от всех других участков (табл. 23, 24). Некоторое исключение составляет зона влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС, где в 1973 г. содержание лабильного органического вещества не отличалось от такового в Шошинском плесе (табл. 23).

В связи с использованием Ивановского водохранилища как источника снабжения г. Москвы определенное значение имеет вопрос о влиянии водных масс Шошинского плеса на качество воды нижележащей части водоема. БПК может быть достаточно чувствительным индикатором такого влияния. Сравнение БПК водной толщи верхнего и нижнего участков Волжского плеса обнаруживает, что оно статистически достоверно выше в нижнем участке плеса (табл. 23, 24). Таким образом, ниже бывшего устья р. Шоши содержание лабильного органического вещества несколько повышается, что может обуславливаться влиянием Шошинского плеса.

В зоне влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС БПК значительно больше, чем в выше- и нижерасположенных контрольных участках (табл. 23, 24). Это объясняется обогащением воды органическим веществом гибнущих при прохождении агрегатов ТЭС организмов зоопланктона, а также некоторым влиянием очищенных хозяйственно-бытовых стоков г. Конаково. Непосредственно у водосброса БПК часто возрастает более, чем в 2 раза по сравнению с исходным. Однако вниз по Мошковичскому заливу величины БПК быстро падают, что указывает на интенсивно идущую деструкцию органического вещества. К станции Корчева (на участке длиной 6–7 км) эти показатели снижаются до фоновых значений.

Около 24% площади Ивановского водохранилища занимают мелководные участки, обильно зарастающие высшей водной растительностью (см. гл. VIII). В процессе жизнедеятельности и при отмирании она поставляет в водоем большое количество органического вещества. Об этом свидетельствуют повышенные величины БПК в воде мелководных заливов Приплотинного плеса: Перетрусовском, Омутнинском, Коровинском, Большом Корчевском. БПК в этих заливах составляло 2.1–8.6 (1973 г.) и 1.6–9.8 мг O_2 /л (1974 г.) и

Т а б л и ц а 20

Характеристика отдельных участков водохранилища по содержанию и скорости деструкции лабильного органического вещества и микробиологическим показателям (по осредненным данным за 1973 г.)

Показатель	Верхний участок Волжского плеса					Шошинский плес					Нижний участок Волжского плеса				
	У	У1-У11	У111	Х	Х	У	У1-У11	У111	Х	Х	У	У1-У11	У111	Х	Х
БПК полн., мг O_2 /л	2.9	3.2	3.1	2.3	2.9	5.3	7.5	6.8	4.2	5.9	3.8	4.2	2.6	1.9	3.1
Деструкция органического вещества, мг O_2 /л в сутки	0.62	1.31	0.88	0.19	0.75	1.16	1.85	2.03	0.16	1.32	-	0.85	1.04	0.21	0.73
Бактериальная продукция, мгт С/л в сутки	49.6	104.8	70.4	15.2	60.0	82.8	158.0	182.4	12.8	105.8	-	76.0	89.2	16.8	58.4
Численность сапрофитных бактерий, кл./мл.	140	150	200	140	160	120	570	560	120	940	-	140	180	90	130
Зона подогрева															
Иваньковский плес (русловая часть)															
БПК полн., мг O_2 /л	6.0	5.8	5.2	2.2	4.8	4.0	4.0	3.5	1.8	3.3	3.4	5.0	5.8	2.4	4.1
Деструкция органического вещества, мг O_2 /л	0.43	1.08	1.21	0.17	0.72	0.38	0.81	0.55	0.16	0.50	0.60	1.10	1.32	0.35	0.84
Бактериальная продукция, мгт С/л в сутки	34.4	86.4	98.8	13.8	57.6	80.4	84.8	44.0	12.8	40.0	48.0	88.0	105.8	28.0	67.2
Численность сапрофитных бактерий, кл./мл	680	400	470	480	500	80	140	260	70	140	-	820	880	130	540
Мелководья															

Т а б л и ц а 21

Характеристика отдельных участков водохранилища по содержанию и скорости деструкции лабильного органического вещества и микробиологическим показателям (по осредненным данным за 1974 г.)

Показатель	У	УІ	УІІ	УІІ-УІІІ	Х	Х̄
Верхний участок Волжского плеса						
БПК _{полн.} , мг О ₂ /л	2.6	4.3	4.1	3.9	1.9	3.4
Деструкция органического вещества, мг О ₂ /л в сутки	0.2	0.38	0.3	0.89	0.27	0.41
Бактериальная продукция, мкг С/л в сутки	16.0	30.4	24.0	71.2	21.6	32.8
Численность бактериопланктона, млн кл./мл	2.2	1.7	1.3	2.5	2.1	2.0
Численность сапрофитных бактерий, кл./мл	410	490	300	120	290	320
Зона подогрева (Приплотинный плес)						
БПК _{полн.} , мг О ₂ /л	4.2	6.3	5.4	5.9	2.9	4.9
Деструкция органического вещества, мг О ₂ /л в сутки	0.30	0.42	0.50	0.88	0.22	0.46
Бактериальная продукция, мкг С/л в сутки	24.0	33.6	40.0	70.4	17.6	36.8
Численность бактериопланктона, млн кл./мл	1.7	2.4	2.5	3.7	2.4	2.5
Численность сапрофитных бактерий, кл./мл	560	370	480	710	130	450
Показатель	У	УІ	УІІ	УІІ-УІІІ	Х	Х̄
Шошинский плес						
БПК _{полн.} , мг О ₂ /л	5.9	9.0	6.1	7.5	4.0	6.5
Деструкция органического вещества, мг О ₂ /л в сутки	0.73	1.2	1.41	2.11	0.16	1.12
Бактериальная продукция, мкг С/л в сутки	58.4	96.0	112.8	168.8	12.8	89.6
Численность бактериопланктона, млн кл./мл	3.2	5.1	4.3	9.0	4.0	5.1

Т а б л и ц а 21 (продолжение)

Показатель	V	VI	VII	VII-VIII	X	\bar{X}
Шошинский плес						
Численность са- профитных бак- терий, кл./мл . .	920	920	880	1200	960	980
Иваньковский плес (русловая часть)						
БПК _{полн.} , мг O ₂ /л	2.1	5.1	4.6	5.2	0.9	3.6
Деструкция орга- нического ве- щества, мг O ₂ /л в сутки	0.49	0.69	0.42	0.68	0.13	0.48
Бактериальная продукция, мкг С/л в сутки	35.2	55.2	33.6	54.4	10.4	38.4
Численность бак- териопланктона, млн кл./мл . . .	1.6	2.2	1.7	3.8	2.0	2.3
Численность са- профитных бак- терий, кл./мл . .	70	170	150	80	60	110

Показатель	V	VI	VII	VII-VIII	X	\bar{X}
Нижний участок Волжского плеса						
БПК _{полн.} , мг O ₂ /л	3.0	7.5	4.2	4.8	3.2	4.5
Деструкция орга- нического ве- щества, мг O ₂ /л в сутки	0.25	0.53	0.53	0.93	0.21	0.49
Бактериальная продукция, мкг С/л в сутки	20.0	42.4	42.4	74.4	16.8	39.2
Численность бак- териопланктона, млн кл./мл . . .	2.0	2.2	2.6	4.0	3.0	2.8
Численность сапро- фитных бактерий, кл./мл	460	80	200	160	120	200

Т а б л и ц а 21 (продолжение)

Показатель	У	УІ	VII	VII-VIII	X	\bar{X}
Мелководья						
БПК _{полн.} , мг O ₂ /л	5.3	7.2	-	8.3	2.7	5.8
Деструкция органического вещества, мг O ₂ /л в сутки	0.56	0.77	-	3.56	0.2	1.27
Бактериальная продукция, мкг С/л в сутки	44.8	61.6	-	284.8	16.0	101.6
Численность бактериопланктона, млн кл./мл	2.0	2.9	-	4.8	2.7	3.1
Численность сапрофитных бактерий, кл./мл	260	300	280	250	110	240

статистически достоверно не отличалось от такового в Шошинском плесе (табл. 20-24).

Трансформация лабильного органического вещества водных масс водохранилища завершается в Ивановском плесе. Регистрируемые здесь величины БПК характеризуют качество воды, забираемой для питьевого водоснабжения Москвы. БПК на станциях плеса достоверно не отличается от такового в верхней части Волжского плеса (табл. 20-24). Следовательно, по рассматриваемому показателю качество воды при ее прохождении через Ивановское водохранилище не ухудшается.

Деструкция органического вещества

В колебаниях суточной деструкции органического вещества и БПК полного в сезонном аспекте и по продольной оси водохранилища много общего. В течение сезона наибольшие величины суточной деструкции наблюдаются летом, наименьшие - осенью. Гораздо сложнее изменяется деструкция по акватории водоема. В 1973 г. участки водохранилища, за исключением Ивановского плеса, по этому показателю достоверно не различались. В последнем плесе деструкция органического вещества была ниже, чем в Шошинском плесе, зоне подогрева и на мелководьях, но не отличалась от таковой в Волжском плесе (табл. 20, 23).

В 1974 г. деструкция органического вещества в Шошинском плесе была выше, чем в остальных участках, за исключением мел-

Т а б л и ц а 22

Характеристика различных участков водохранилища по содержанию и скорости деструкции лабильного органического вещества и микробиологическим показателям (по среднесезонным данным)

Место отбора проб	Год	БПК _{полн.} , мг/л O ₂ /л	Деструкция, мг O ₂ /л в сутки	Численность бак- териопланктона, млн кл./мл	Численность сап- рофитных бакте- рий, кл./мл
				$\bar{x} \pm \Delta \bar{x}$	$\bar{x} \pm \Delta \bar{x}$
Верхний участок Волжского плеса	1973	2.88±0.22	0.71±0.14	- -	159±22
	1974	3.25±0.27	0.43±0.09	2.0±0.2	323±82
	1973	5.97±0.52	1.32±0.30	- -	345±86
	1974	6.32±0.62	1.12±0.24	5.3±0.7	979±102
Шошинский плес	1973	3.12±0.53	0.73±0.17	- -	130±15
	1974	4.67±0.56	0.46±0.12	2.6±0.3	203±46
Нижний участок Волжского плеса	1973	4.78±0.49	0.88±0.14	- -	498±106
	1974	4.85±0.28	0.51±0.10	2.6±0.1	448±80
Зона подогрева (Иваньковский плес)	1973	3.32±0.30	0.47±0.09	- -	123±26
	1974	3.58±0.47	0.48±0.09	2.3±0.2	103±27
Иваньковский плес (русловой участок)	1973	4.65±0.47	0.89±0.14	- -	663±230
	1974	5.99±0.49	0.73±0.10	3.0±0.3	266±28
Мелководья Иваньковского плеса	1973				
	1974				

Достоверность различий между Верхневолжским (ВВ), Шосинским (Ш), Нижневолжским (НВ), зоной подогрева (ЗП) приплотинным (П) и мелководным (М) участками водохранилища по содержанию и скорости деструкции лабильного органического вещества и микробиологическим показателям (по данным 1973 г.)

Сравни- ваемые участки	БПК _{полн.}			Деструкция орга- нического вещества			Численность са- профитных бактерий		
	t_x	f	$\frac{t_x}{t_{0.05}}$	t_x	f	$\frac{t_x}{t_{0.05}}$	t_x	f	$\frac{t_x}{t_{0.05}}$
ВВ, Ш	5.50	22	>1.0	1.81	21	<1.0	2.08	22	>1.0
ВВ, НВ	4.23	18	>1.0	0.09	19	<1.0	1.11	20	<1.0
ВВ, ЗП	3.54	38	>1.0	0.84	28	<1.0	3.11	35	>1.0
ВВ, П	1.18	26	<1.0	1.49	24	<1.0	1.06	24	<1.0
ВВ, М	3.42	32	>1.0	0.92	32	<1.0	2.18	30	>1.0
Ш, НВ	3.84	12	>1.0	1.68	12	<1.0	2.45	12	>1.0
Ш, ЗП	1.67	30	<1.0	1.32	21	<1.0	1.11	27	<1.0
Ш, П	4.42	18	>1.0	2.67	17	>1.0	2.46	16	>1.0
Ш, М	1.90	24	<1.0	1.28	25	<1.0	1.29	22	<1.0
НВ, ЗП	2.29	26	>1.0	0.66	19	<1.0	3.41	25	>1.0
НВ, П	0.33	14	<1.0	1.38	15	<1.0	0.23	14	<1.0
НВ, М	2.16	20	>1.0	0.73	23	<1.0	2.31	22	>1.0
ЗП, П	2.54	34	>1.0	2.46	24	>1.0	3.41	29	>1.0
ЗП, М	0.20	40	<1.0	6.74	32	>1.0	0.65	35	<1.0
П, М	2.38	28	>1.0	2.59	28	>1.0	2.33	24	>1.0

Достоверность различий между Верхневолжским (ВВ), Шонинским (Ш), Нижневолжским (НВ), зоной подогрева (ЗП), приплетинным (П) и мелководным (М) участками водохранилища по содержанию и скорости деструкции органического вещества и микробиологическим показателям (по данным 1974 г.)

Сравни- ваемые участки	БПК полн.			Деструкция органическо- го вещества			Численность бактерио- планктона			Численность сапрофитных бактерий		
	t_x	f	$\frac{t_x}{t_{0.05}}$	t_x	f	$\frac{t_x}{t_{0.05}}$	t_x	f	$\frac{t_x}{t_{0.05}}$	t_x	f	$\frac{t_x}{t_{0.05}}$
ВВ, Ш	4.80	28	>1.0	2.64	25	>1.0	4.13	25	>1.0	5.01	27	>1.0
ВВ, НВ	2.28	28	>1.0	0.19	22	<1.0	1.55	24	<1.0	1.27	27	<1.0
ВВ, ЗП	4.32	48	>1.0	0.60	33	<1.0	2.09	45	>1.0	1.09	48	<1.0
ВВ, П	0.61	33	<1.0	0.36	30	<1.0	0.83	31	<1.0	2.53	32	>1.0
ВВ, М	4.89	42	>1.0	2.24	40	>1.0	2.63	35	>1.0	0.65	44	<1.0
Ш, НВ	2.21	18	>1.0	2.38	15	>1.0	3.25	15	>1.0	6.96	18	>1.0
Ш, ЗП	2.29	38	>1.0	2.29	26	>1.0	3.55	36	>1.0	2.08	39	>1.0
Ш, П	3.77	23	>1.0	2.47	23	>1.0	3.73	22	>1.0	8.33	23	>1.0
Ш, М	0.67	32	<1.0	1.48	33	<1.0	2.76	26	>1.0	6.76	35	>1.0
НВ, ЗП	0.45	38	<1.0	0.31	23	<1.0	0.21	35	<1.0	8.96	39	>1.0
НВ, П	1.50	23	<1.0	0.10	21	<1.0	0.78	21	<1.0	1.90	23	<1.0
НВ, М	1.78	32	<1.0	1.65	30	<1.0	0.91	25	<1.0	1.18	35	<1.0
ЗП, П	2.50	43	>1.0	0.26	31	<1.0	0.85	42	<1.0	4.07	42	>1.0
ЗП, М	1.84	52	<1.0	1.52	41	<1.0	1.98	46	<1.0	2.13	44	>1.0
П, М	3.55	37	>1.0	1.89	38	<1.0	1.78	32	<1.0	4.23	40	>1.0

ководий (табл. 21, 24). Выделить же участок, где процессы деструкции идут с наименьшей интенсивностью, не удастся, поскольку наблюдаемые различия статистически не значимы.

В зоне влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС максимальная деструкция органического вещества отмечается обычно непосредственно у водосброса (1.77 мг O_2 /л в августе 1973 г.), затем она быстро снижается к устью Мошковичского залива (1.17 мг O_2 /л).

Бактериальная продукция

Бактериальная продукция, рассчитанная по суточной деструкции органического вещества, естественно повторяет ее временную и пространственную динамику. Однако приведенные данные (табл. 20, 21) дают дополнительную информацию о масштабах пополнения запасов органического вещества в водоеме за счет бактериальных конструктивных процессов. Среднесезонные величины бактериальной продукции колебались в 1973 г. в пределах 0.038–0.126 мг С/л, а в 1974 г. – 0.034–0.090 мг С/л. Содержание лабильного органического вещества в воде Ивановского водохранилища, рассчитанное по БПК полному при кислородном эквиваленте 1.50 мг O_2 /мг органического вещества [168] и 50%-ом содержании углерода в органическом веществе [127], колебалось в 1973 г. в пределах 0.54–1.99 мг С/л, в 1974 г. – 1.08–2.10 мг С/л. Таким образом, суточный прирост бактериальной биомассы составлял в среднем в 1973 г. 6.3–7.0%, в 1974 г. – 3.1–4.3% наличного лабильного органического вещества.

Численность бактериопланктона

Общая численность бактерий – весьма важный показатель как степени трофии, так и качества воды водоема [86]. Максимальная численность бактерий на протяжении всего сезона устойчиво отмечалась в Шошинском плесе, где она была в 1.7–2.0 раза выше, чем на остальных участках (табл. 21, 24). Последние по численности бактериопланктона между собой не различались.

В отличие от БПК и деструкции общая численность бактерий не возрастает даже в зоне сильного подогрева воды. Так, у водозабора Конаковской ГРЭС и посередине Мошковичского залива (ст. 4, зона сильного подогрева) в среднем за сезон в 1 мл воды содержалось 2.6 млн бактерий.

Сезонная динамика численности бактериопланктона на всех участках водохранилища оказалась сходной: минимум – весной, максимум – летом. Из 3 летних месяцев она была максимальной в конце июля–начале августа. В октябре численность бактериопланктона выше, чем в мае.

Общезвестно, что сапрофитные бактерии – чувствительный индикатор органического загрязнения воды, а их численность – один

и обязательных показателей, по которому определяется степень способности водоема. По результатам 1973 г., в водохранилище можно выделить 2 группы участков, различия между которыми по численности сапрофитов статистически значимы. В первую группу, характеризующуюся повышенным содержанием сапрофитов в воде, входят Шошинский плес, зона подогрева и мелководные заливы Иваньковского плеса, во вторую – Волжский плес и русловая часть Иваньковского плеса (табл. 20, 22, 23).

В 1974 г. картина была несколько сложнее. Максимальная численность сапрофитов оказалась в Шошинском плесе (табл. 21, 22, 24). В зоне подогрева количество сапрофитов было меньше, чем в Шошинском плесе, не отличалось от содержания их в верхней части Волжского плеса и было выше по сравнению с нижней частью русловых и мелководных участков Иваньковского плеса. У плотины Иваньковской ГЭС численность сапрофитов была меньше, чем в верховье водохранилища.

Таким образом, сброс подогретых вод Конаковской ГРЭС вызывает увеличение содержания в воде Мошковичского залива лабильного органического вещества, о чем помимо БПК и деградации свидетельствует повышенная численность сапрофитов. Судя по рассматриваемым показателям, качество воды при прохождении Иваньковского водохранилища не ухудшается.

Между колебаниями содержания в воде Иваньковского водохранилища лабильных органических веществ и некоторых микробиологических показателей обнаруживается определенная согласованность, объясняемая очевидной функциональной зависимостью между микрофлорой водоема и его органическим веществом. Она проявляется на фоне сложных экологических факторов, в значительной мере ее осложняющих. В связи с этим представляет интерес оценить количественно степень связи между изученными параметрами, например с помощью парных коэффициентов корреляции.

В 1974 г. наиболее отчетливая корреляция наблюдалась между БПК и суточной деградацией ОВ, а также между БПК и численностью сапрофитных бактерий (табл. 25). В свою очередь корреляция между деградацией органического вещества и численностью сапрофитов была умеренной.

В 1974 г. (табл. 26) корреляция между БПК и суточной деградацией органического вещества в целом за сезон была умеренной. Корреляция между БПК и численностью бактериопланктона колебалась от очень слабой (весной) до сильной (летом), однако в целом за сезон была слабой. Более отчетливо численность бактериопланктона коррелирует с суточной деградацией органического вещества: от слабой осенью до сильной летом и сильной в целом за сезон.

Корреляция между БПК полн., суточной деградацией и численностью бактерий, растущих на РПА, колебалась от слабой (весной и осенью) до сильной (летом).

Т а б л и ц а 25

Парные коэффициенты корреляции между биохимическим потреблением кислорода (БПК), деструкцией органического вещества (Д) и численностью сапрофитных бактерий (СБ) (по результатам 1973 г.)

Сравниваемые показатели	УІ-УІІ	УІІІ	Х	За сезон
БПК, Д	+0.79	+0.78	+0.89	+0.79
БПК, СБ . . .	+0.81	+0.80	+0.83	+0.71
Д, СБ	+0.59	+0.67	-0.16	+0.62

Т а б л и ц а 26

Парные коэффициенты корреляции между биохимическим потреблением кислорода (БПК), деструкцией органического вещества (Д), численностью бактериопланктона (БП) и сапрофитных бактерий (СБ) (по результатам 1974 г.)

Сравниваемые показатели	У	УІ	УІІ-УІІІ	Х	За сезон
БПК, Д . . .	+0.46	+0.62	+0.64	+0.14	+0.57
БПК, БП	+0.26	+0.78	+0.80	+0.45	+0.44
БПК, СБ	+0.16	+0.70	+0.76	+0.60	+0.36
Д, БП	+0.56	+0.79	+0.75	+0.48	+0.72
Д, СБ	+0.30	+0.75	+0.75	+0.13	+0.56
БП, СБ . . .	+0.64	+0.90	+0.64	+0.56	+0.56

И, наконец, о согласованности колебаний самих микробиологических показателей. С общей численностью бактерий отчетливо коррелирует численность гетеротрофов, растущих на РПА: от умеренной (весной и осенью) до сильной (летом) и умеренной за сезон.

По большинству рассмотренных показателей Иваньковское водохранилище можно разделить на 2 группы участков. К первой, характеризующейся повышенными значениями параметров, следует отнести Шошинский плес, зону влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС и мелководные заливы Иваньковского плеса; ко второй группе - Волжский и русловые участки Иваньковского плеса.

Среди участков первой группы по уровню трофии отчетливо выделяется Шошинский плес. Например, численность бактериопланктона здесь значительно выше (5.7 млн кл./мл), чем в Ивановском плесе (2.3 млн кл./мл), и находится на уровне соответствующего показателя таких евтрофных водоемов, как водохранилища Днепра [31]. В то же время зона подогрева и мелководные заливы по численности бактериопланктона достоверно не отличались от участков 2-й группы.

Влияние подогретых вод Конаковской ГРЭС, отчетливо проявляющееся в повышении содержания лабильного органического вещества, скорости его минерализации и численности гетеротрофных бактерий, не вызывает повышения общей численности бактерий. Сходную картину наблюдала в течение вегетационного сезона 1969 г. А.П. Романова [157]. Повышение численности бактериопланктона в 1.5 раза в зоне сильного подогрева отметил при эпизодическом обследовании в октябре 1970 г. М.Б. Вайнштейн [24]. Можно предположить, что повышение содержания лабильного органического вещества совместно с температурным фактором существенно стимулируют минерализующую активность гетеротрофных бактерий. Об этом свидетельствуют повышенные величины суточной деструкции органического вещества. В настоящее время становится общепризнанным, что интенсивность микробиальных процессов не имеет прямой зависимости от количества клеток микроорганизмов, а в значительно большей мере обусловлена их физиологической активностью [73, 149]. В связи с этим снижение содержания в воде лабильного органического вещества по мере удаления от водосбора Конаковской ГРЭС может происходить за счет повышения физиологической активности бактериопланктона без увеличения его численности. Определенную сдерживающую роль здесь может играть также выедание бактерий зоопланктоном, численность которого в Мошковицком заливе, по данным И.К. Ривьер (см. гл. X), значительно выше, чем в контрольных участках.

Наиболее отчетливо регулирующее влияние зоопланктона на общую численность бактерий проявляется на мелководьях. Так, в Большом Корчевском заливе в августе 1974 г. БПК полное и бактериальная продукция составляли соответственно: на глубине 5.0 м – 6.2 мг O_2 /л и 64 мкг С/л, 1.5 м – 8.1 и 89.6, 1.0 м – 10.8 и 148.0 и на глубине 0.5 м – 11.2 мг O_2 /л и 153.6 мкг С/л. Как видим, по мере уменьшения глубины содержание лабильного органического вещества возросло почти в 2 раза, а бактериальная продукция – более, чем в 2 раза. В то же время общая численность бактерий постепенно падала: на глубине 5.0 м – 5.8 млн кл./мл, 1.5 м – 4.7, 1.0 м – 3.7 и на глубине 0.5 м – 3.6 млн кл./мл. Это происходило под влиянием мощного пресса зоопланктонов – консументов бактерий, численность и биомасса которых, по данным В.Н. Столбуновой [173], напротив, возрастала в несколько раз.

Вторую группу участков Ивановского водохранилища, характеризующуюся сравнительно низкими величинами содержания в воде

лабильного органического вещества, интенсивности его минерализации и численности бактерий, составляют Волжский плес и русловая часть Ивановского.

Численность бактериопланктона второй группы участков Ивановского водохранилища (в среднем 2.3 млн кл./мл) несколько выше, чем в Рыбинском, Горьковском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах (1.6–1.9 млн кл./мл), но практически не отличается от таковой в среднем для Волги – около 2.0 млн кл./мл [155]. Сравнение суточного и полного БПК в воде Волжского и Ивановского плесов в 1974 г. (0.43–0.48 и 3.2–4.7 мг O_2 /л) с таковыми в Волге от Чебоксар до Черного Яра (0.12–1.37 и 0.6–5.0 мг O_2 /л) обнаруживает однородность сравниваемых участков. Последний участок характеризуется А.П. Остапеней [127] как сравнительно слабо загрязненный легко окисляемым органическим веществом.

Таким образом, отсутствие различий изученных показателей качества воды плесов, лежащих в верховье и низовье водохранилища, свидетельствует о завершенности процессов самоочищения. Благодаря последним качество воды при прохождении через Ивановское водохранилище не ухудшается.

ФИТОПЛАНКТОН

Первые сведения о фитопланктоне Волги на участке Иваньковского водохранилища содержатся в работе С.Н. Строганова и Н.Г. Захарова [175]. Более поздние исследования относятся уже ко времени существования водохранилища (1937–1938 гг.) [120]. В 1953 г. один рейс на Иваньковское водохранилище был проведен К.А. Гусевой [35]. Затем в 1954–1956 гг. подробное исследование распределения фитопланктона выполнено Л.Г. Буториной [16]. В дальнейшем наблюдения проводились в 1958 г., а затем в 1967–1972 гг.

Имеющиеся данные создают достаточно полное представление о фитопланктоне Иваньковского водохранилища в его современном состоянии. В то же время ретроспективная оценка изменений фитопланктона сильно затрудняется из-за различий в методах сбора и обработки материалов разных исследователей.

С.Н. Строганов и Н.Г. Захаров оценивали обилие фитопланктона с помощью камеры Кольквитца объемом 1 мл без предварительной концентрации водорослей. Е.С. Неизвестной-Жадиной учитывался сетной фитопланктон, в котором численность мелких неколонизальных водорослей, в первую очередь протококковых, вольвоксовых, эвгленовых и пирифитовых, оказывается заниженной [79]. К.А. Гусевой, Л.Г. Буториной и нами водоросли концентрировались с помощью мембранных фильтров с последующим подсчетом клеток в счетных камерах объемом 0.01–0.05 мл.

В качестве фиксирующей жидкости до 1967 г. применялся формалин. В дальнейшем пробы фиксировались видоизмененным кислым фиксатором Утермея, который сохраняет гораздо большее число форм водорослей, лишенных плотных оболочек [88].

С.Н. Строгановым и Н.Г. Захаровым, Е.С. Неизвестной-Жадиной и К.А. Гусевой приводятся лишь данные по численности фитопланктона. Первые данные по его биомассе получены Л.Г. Буториной [16], использовавшей, как и последующие исследователи, так называемый „объемный метод” расчета.

Исследование альгофлоры Иваньковского водохранилища позволило выявить в составе его современного фитопланктона 611 таксонов, что значительно больше числа видов, разновидностей и форм, приводимых для предшествующих лет (табл. 27). Однако эти данные, возможно, еще не свидетельствуют о действительном увеличении видового разнообразия фитопланктона водохранилища за последние годы, а объясняются большей полнотой современных исследований, а также продолжительным отрезком времени, в течение которого они проводились.

Из общего числа обнаруженных водорослей около 60% — типично планктонные, остальные же обычно обитают в литорали, бентосе, обрастаниях или эпифитируют на планктерах.

В процессе экологической сукцессии многие виды или исчезли совершенно, или резко сократили обилие. Другие, напротив, стали встречаться в больших количествах.

Сопоставление флористических списков [120, 175] показывает, что уже в первые годы существования водохранилища по сравнению с рекой до зарегулирования в его альгофлоре произошли сильные изменения, однако выпадения видов почти не наблюдалось. Появились лишь новые виды, занимавшие образовавшиеся в водохранилище экологические ниши. Коэффициент флористической общности Чекановского-Серенсена [33] между списками С.Н. Строганова, Н.Г. Захарова и Е.С. Неизвестной-Жадиной равен всего 0.38 [90].

При сопоставлении последних сведений с данными предыдущих исследователей оказалось, что 51 вид и разновидность, характерных для планктона реки, не найдены. Коэффициент (K) флористической общности современного списка со списком С.Н. Строганова и Н.Г. Захарова крайне низок — 0.3. Несколько выше он ($K=0.4$) в сравнении со списком Е.С. Неизвестной-Жадиной, но число отмеченных ею и не обнаруженных в современных условиях видов возросло до 67.

Говоря о значительных изменениях в видовом составе фитопланктона, произошедших за годы существования водохранилища, нельзя не отметить и некоторой общности состава его руководящих форм в разные годы исследований. Такие виды, как *Diatoma vulgare*, *Cymbella lanceolata*, *Navicula radiosa*, *Closterium moniliferum*, присущие речному планктону и отмеченные С.Н. Строгановым и Н.Г. Захаровым в числе ведущих, развиваются в настоящее время преимущественно в бентосе и в обрастаниях, а в планктоне встречаются единично. Слабое развитие в настоящее время олигосапробов (*Fragilaria virescens*) и золотистых водорослей (*Synura*, *Dinobryon*), также отмеченных С.Н. Строгановым и Н.Г. Захаровым в числе руководящих форм, можно связать с усиливающимся эвтрофированием водохранилища. В то же время многие массовые виды фитопланктона реки (*Melosira italica*, *Tabellaria fenestrata*, *Fragilaria crotonensis*, *Dic-*

Таксон: Эмическое разнообразие фитопланктона

Годы исследований	Месы и участки Волги	Синезеленые	Золотистые	Диатомовые	Желтозеленые	Пирофитовые	Эвгленовые	Зеленые	Всего видов, разновидностей и форм
1913-1915 (С.Н. Строганов)	Волга до Соси	18	2	50	0	2	1	33	106
	Шоша	16	3	53	0	2	1	28	103
	Волга ниже Соси	16	2	48	0	2	2	30	100
1937-1938 (Е.С. Неизвестнова-Жадина)	Волга в целом	33	3	75	0	1	1	40	153
	Волжский	27	3	43	0	6	4	64	147
	Шешинский	4	6	12	0	4	6	26	58
	Иваньковский	29	10	53	0	11	12	67	182
1954-1956 (Л.Г. Буторина)	Водохранилище в целом	36	11	60	0	15	13	89	224
	Волжский	14	1	42	0	2	8	74	141
	Шошинский	19	2	52	0	4	18	82	177
	Иваньковский	20	3	60	0	5	13	90	191
1967-1972	Водохранилище в целом	21	3	80	0	5	22	109	240
	Волжский	17	16	87	2	11	9	59	201
	Шошинский	60	23	144	7	16	35	163	448
	Иваньковский	54	19	175	4	19	49	201	521
	Водохранилище в целом	70	29	202	7	21	52	230	611

tyosphaerium pulchellum, Pedicstrum duplex, Eudorina elegans, Pandorina morum, Microcystis aeruginosa, M. pulverea, Aphanizomenon flos-aquae и некоторые другие) сохраняли свое ведущее положение на протяжении всех лет существования водоема.

По данным предыдущих исследователей, все плесы водохранилища резко различались по видовому составу фитопланктона. Теперь же, когда закончилась переработка берегов и сформировались грунты ложа, а высшая водная растительность представлена вполне сложившимися сообществами [211], четко вырисовывается флористическая близость Шошинского и Иваньковского плесов. Флористическая обособленность Волжского плеса, по-видимому, обусловлена его высокой проточностью и слабым развитием поймы. Значительные площади мелководий наблюдаются лишь в нижней части Волжского плеса, где в зону затопления попали пойменные озера и понижения рельефа.

Сезонная и годовичная динамика развития фитопланктона

Проводившиеся в 1967–1972 гг. наблюдения свидетельствуют, что ранней весной (начало мая) во всех плесах водохранилища доминируют диатомовые с руководящим видом *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus*, достигающим наибольшего развития в Волжском и Иваньковском плесах. Позднее (первая декада июня) он уступает лидерство *Melosira italica*, которая интенсивнее (до 20 г/м³) развивается в Шошинском и Иваньковском плесах. Этому виду на разных станциях сопутствуют *Stephanodiscus tenuis*, *S. binderanus*, *Melosira islandica*, *M. granulata*, *Diatoma elongatum*, *Pediastrum duplex*, *P. boryanum*, *Cryptomonas ovata*, *Peridinium cinctum*.

В конце весеннего–начале летнего периода (вторая декада июня) относительное обилие диатомовых водорослей на большинстве станций сокращается и состав фитопланктона становится более мозаичным. Наиболее существенная перестройка сообщества происходит в верховьях Волжского плеса, где ценозообразующая роль переходит к пиррофитовым (*Peridinium*, *Cryptomonas*), золотистым (*Synura*) и зеленым (*Chlamydomonas*) водорослям.

В мелководном и быстрее прогреваемом Шошинском плесе наряду с диатомовыми (*Melosira italica*, *Stephanodiscus tenuis*) развиваются синезеленые (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis viridis*) и др. Лишь в Иваньковском плесе, несмотря на возрастание разнообразия фитопланктона, ведущая роль остается за диатомовыми (*Melosira italica*, *M. islandica*, *Stephanodiscus binderanus*).

Летом на большей части акватории водохранилища по-прежнему преобладают диатомовые. В Волжском и Иваньковском плесах доминируют *Melosira italica* в сопровождении *M. granulata*,

Stephanodiscus subtilis, *S. tenuis*, а в отдельные годы *Tabellaria fenestrata*. Из синезеленых водорослей в Волжском плесе летом довольно обильна *Anabaena scheremetievi*, а в Ивановском – *Microcystis viridis*, однако общая биомасса синезеленых в сравнении с диатомовыми невелика.

В Шошинском плесе летом наряду с интенсивным развитием диатомей (*Melosira italica*, *M. granulata*, *Stephanodiscus tenuis*) обильно вегетируют синезеленые – *Microcystis viridis*, *Coelosphaerium dubium*, *Aphanizomenon flos-aquae*.

В конце летнего периода относительная роль диатомовых падает, и на этом фоне возрастает роль синезеленых, хотя биомасса последних почти не увеличивается по сравнению с летней.

Осенью (сентябрь) численность и видовое разнообразие синезеленых обычно снижаются, но в Волжском плесе они продолжают развиваться в значительном количестве до конца октября. Синезеленым здесь в это время сопутствуют зеленые. Среди последних особенно обильно представлен *Dictyosphaerium pulchellum* в сопровождении *Sphaerocystis schroeteri* и *Scenedesmus quadricauda*.

В Шошинском плесе синезеленые с понижением температуры воды постепенно выпадают из планктона. Возрастает разнообразие и обилие диатомовых, эвгленовых, пиропитовых и зеленых водорослей. Основным аспектом осеннего ценоза создают здесь *Melosira italica*, *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus*, *S. binderanus*, виды *Scenedesmus*, *Crucigenia*, *Oocystis*, *Glenodinium* и *Trachelomonas*.

В Ивановском плесе основу осеннего планктона составляют диатомовые и зеленые (*Melosira italica*, *M. ambigua*, *Asterionella formosa*, *Scenedesmus quadricauda*, *Dictyosphaerium pulchellum* и *D. erenbergianum*).

Во второй половине октября со снижением температуры воды до 5–6° синезеленые или полностью выпадают из планктона, или резко сокращают обилие, и только в Шошинском плесе они еще довольно многочисленны. Относительное обилие диатомовых водорослей возрастает в конце вегетационного периода до 80–98%.

Во время наблюдений последних лет развитие синезеленых не достигает уровня сильного цветения. Их максимальная средневзвешенная биомасса не превышала 10 г/м³. Однако следует учитывать, что это данные в основном лишь так называемых „интегрированных“ проб [89]. Поскольку синезеленые имеют тенденцию к скоплению в верхнем горизонте водной толщи, их биомасса у поверхности воды может быть в несколько раз больше, чем средняя взвешенная по глубине. Но с другой стороны, очевидно, что интегрированная проба дает более правильное представление о запасах водорослей на исследуемом участке водоема независимо от их вертикального распределения [87]. Наряду с интегрированными пробами в Ивановском плесе водохранилища в 1967–1972 гг. учитывалось также обилие фитопланктона в верхнем 2-метровом слое воды, но и в этом случае

доминирующей группой фитопланктона на протяжении вегетационного периода оставались диатомовые.

На основе средних показателей биомассы фитопланктона (табл. 28-31), а также по данным опубликованных работ по Иваньковскому плесу водохранилища [38] можно сделать вывод, что до сих пор цветение воды в нем вызывалось диатомовыми водорослями и только в Шошинском плесе совместным развитием диатомовых и синезеленых. Однако в связи с наблюдающимся евтрофированием водохранилища, темпы которого постоянно ускоряются в результате роста промышленности, населения, интенсификации сельского хозяйства окружающих территорий, а также возрастающей рекреационной нагрузки, можно ожидать уже в ближайшие годы дальнейшего усиления цветения водохранилища и возрастания относительной роли синезеленых.

Водохранилище в целом по биомассе водорослей ($4-8 \text{ г/м}^3$) можно отнести к среднепродуктивным. Сезонная динамика развития фитопланктона обычно одновершинная с максимумом в летний период. Диатомовые водоросли в течение всего вегетационного периода преобладают над другими группами.

Средняя за вегетационный период биомасса фитопланктона (г/м^3) Иваньковского водохранилища в разные годы наблюдений представлена следующими величинами.

1955 г.	1956 г.	1958 г.	1970 г.	1972 г.
4.2	7.6	4.2	5.6	6.8

В связи со значительными различиями морфометрических, гидрологических и гидрохимических характеристик отдельных плесов продуктивность их фитопланктона также различается. Наиболее беден Волжский плес, среднесезонная биомасса которого в 1972 г. была равна всего 3.0 г/м^3 (табл. 30). Здесь доминируют диатомовые и зеленые водоросли (в основном протококковые). Летом во время сбросов из Верхневолжского водохранилища руководящая роль переходит к синезеленым водорослям в сопровождении зеленых. Выше района выклинивания подпора фитопланктон заметно беднее, чем на расположенных ниже станциях.

Впадающая у Калинина р. Тверца несколько богаче Волги и весьма своеобразна по составу фитопланктона, в котором диатомовым сопутствуют пиррофитовые, зеленые и золотистые при ничтожном развитии синезеленых.

Биомасса фитопланктона в Иваньковском плесе вдвое выше, чем в Волжском. Здесь также доминируют диатомовые и зеленые, но в сопровождении пиррофитовых, а в 1972 г. руководящая роль принадлежала синезеленым. Наибольшая биомасса фитопланктона ($7-12 \text{ г/м}^3$) отмечена в 1972 г. в верхней части плеса. Наиболее продуктивной была зона смешения вод Волжского и Шошинского

Т а б л и ц а 28

Биомасса фитопланктона в 1970 г., г/м³

Станция	Синезеленые		Золотистые		Диатомовые		Пиррофитовые		Эвгленовые		Зеленые		Общий состав	
	У	IX	У	IX	У	IX	У	IX	У	IX	У	IX	У	IX
Выше Калинина (ст. 1)	0	0	0.028	0	0.649	0.343	0.194	0.202	0.034	0	0.138	0.114	1.043	0.659
Ниже Калинина (ст. 3)	0	0	0.005	0	0.645	0.517	0.170	0	0.034	0	0.315	0.125	1.169	0.642
Городня (ст. 5) .	0.001	0.007	0.067	0.192	1.509	0.904	0.296	0.611	0	0.060	0.209	2.591	2.082	4.365
Шошинский плес (ст. 7)	0.185	0.943	0	0	1.876	3.696	0.007	0	0.017	1.358	0.415	0.363	2.500	6.360
То же (ст. 9) . .	0.277	2.260	0	0	4.514	5.085	0.672	0.305	0.079	2.210	0.931	1.026	6.473	10.896
Конаково (ст. 15)	0.007	0.370	0.017	0	14.390	2.908	0.073	1.129	0.151	0	0.086	2.338	14.724	6.745
Предплотинный плес (ст. 25) .	0	0.099	0	0	9.079	4.549	1.367	0.652	0	0.132	0.233	0.613	10.679	6.045

Т а б л и ц а 29

Средневзвешенная биомасса фитопланктона в 1972 г., г/м³
(по данным отдельных рейсов)

Отдел	6-9 V	10-14 VI	29-31 VII	9-11 IX	19-21 X
Синезеленые . .	0.047	1.127	2.100	2.085	0.415
Диатомовые . . .	5.192	5.772	5.556	2.830	1.355
Пирофитовые . .	0.278	0.574	0.371	0.149	0.014
Эвгленовые . . .	0.149	0.120	0.180	0.142	0.041
Зеленые	0.453	0.847	1.450	0.899	0.204
Общий состав . .	6.216	8.553	9.688	6.112	2.039

Т а б л и ц а 30

Средневзвешенная биомасса фитопланктона в среднем
за вегетационный период 1972 г. в различных плесах, г/м³

Плес	Синезе- леные	Диато- мовые	Пирофи- товые	Зеленые	Общий состав
Волжский	0.218	1.806	0.273	0.584	2.984
Шошинский . . .	4.393	4.608	0.567	1.162	11.070
Иваньковский . .	0.508	5.358	0.187	0.845	7.031
Все водохрани- лище	1.351	4.165	0.301	0.846	6.838

плесов. Здесь зарегистрирована и наибольшая в 1972 г. биомасса синезеленых (1.1 г/м³ в среднем за вегетационный период с максимумом 2.9 г/м³ в начале сентября). По мере приближения к плотине обилие синезеленых снижается. Предплотинный участок заметно беднее и зелеными водорослями. В канал им. Москвы поступает сравнительно небогатый фитопланктон, в котором преобладают диатомовые и зеленые (протококковые) водоросли.

Наиболее богатый фитопланктон развивается в Шошинском плесе (табл. 30). Его средневегетационная биомасса в 1972 г. превышала 11 г/м³, причем обилие синезеленых соизмеримо здесь с обилием диатомовых. Интенсивнее, чем на других участках водохранилища, развиваются здесь и остальные группы фитопланктона. Все исследованные участки Шошинского плеса близки по составу, соотношению доминирующих групп и общей биомассе фитопланктона. Несмотря на интенсивное развитие фитопланктона в Шошинском пле-

Т а б л и ц а 31

Биомасса фитопланктона водохранилища в июне 1975 г., г/м³

Станция	Синезеленые	Дiatомовые	Пирифитовые	Эвгленовые	Зеленые	Общий состав
Выше Калинина (ст. 1) . . .	0.023	0.237	0.113	0	0.120	0.495
Низе Калинина (ст. 3) . . .	0	1.644	0.406	0.028	0.263	2.344
Оршино (ст. 4)	0.012	2.044	0.311	0.036	0.672	3.099
Городня (ст. 5)	0.057	3.376	0.599	0.097	0.940	5.114
Горки (ст. 6)	0.093	3.282	0.368	0.122	0.309	4.184
Шошинский плес перед 1-м мостом (ст. 12)	8.303	1.448	1.289	0.579	0.655	12.278
Свердлово (ст. 14)	1.564	2.474	0.555	0.206	0.316	5.126
Скрылево (ст. 16)	1.332	3.905	0.497	0.065	0.515	6.314
III разрез (ст. 19)	0.319	0.306	1.699	0.053	0.374	2.799
IV разрез (ст. 21)	0.714	0.321	0.311	0	0.277	1.636
V разрез (ст. 23)	0.671	0.498	2.250	0.235	0.634	4.304
Предплотинный плес (ст. 25)	0.021	0.005	0.850	0.049	0.092	1.027
Канал им. Москвы (ст. 26)	0.009	0.095	0.055	0.005	0.167	0.332

се, его влияние сказывается лишь на прилегающей части акватории Иваньковского.

Сопоставление величин средневегетационной биомассы фитопланктона за ряд лет свидетельствует, что с 1955 по 1972 г. обилие фитопланктона Иваньковского водохранилища колебалось незначительно, что характерно для стабилизированных экосистем [186]. Однако в последние годы наблюдается повышение роли синезеленых, пирифитовых и протококковых водорослей, что свидетельствует об увеличении поступления в водоем биогенных соединений. Поэтому установившаяся относительная стабильность фитоценозов может быть нарушена, а в этом случае можно ожидать мощной вспышки развития водорослей, прежде всего синезеленых.

Влияние Конаковской ГРЭС на фитопланктон

Общее видовое разнообразие фитопланктона в зоне воздействия подогретых вод заметно повышается. Если принять число видов, разновидностей и форм в районе водозабора за 100%, то их количество в районах сильного, умеренного и слабого подогрева составит соответственно 120, 113 и 108%. Увеличение видового разнообразия фитопланктона в зоне воздействия подогретых вод связано, как нам кажется, в основном с двумя причинами. Так, увеличение видового разнообразия диатомей, которое происходит почти исключительно за счет бентосных и эпифитных видов, вызвано увеличением скорости течения, а возрастание видового разнообразия синезеленых, криптононад и эвгленовых водорослей связано с повышением температуры.

Сопоставление видового состава фитопланктона различных участков Иваньковского плеса свидетельствует о формировании в зоне воздействия подогретых вод своеобразного комплекса эвгленовых и пирифитовых водорослей [90].

Изменения численности, биомассы и соотношения основных групп водорослей под влиянием подогрева в отводящем канале ГРЭС и Мошковичском заливе (рис. 9) по сравнению с районом водозабора сравнительно невелики. К устью залива в фитопланктоне несколько возрастает относительная роль пирифитовых и зеленых, а зимой диатомовых водорослей (рис. 10). Общая биомасса фитопланктона в пределах залива заметно возрастает лишь зимой, тогда как в течение вегетационного периода ее изменения по сравнению с районом водозабора невелики.

С выходом подогретых вод из Мошковичского залива начинается их интенсивное разбавление. На мелководных участках, прилегающих к устью залива, температура выше по сравнению с районом водозабора на 2–6° [19]. Вследствие замедления проточности влияние подогретых вод проявляется здесь более отчетливо, чем в заливе. По сравнению с районом водозабора на участке разрезов IX–X в течение вегетационного периода увеличивается относительная роль пирифитовых и зеленых, а зимой диатомовых водорослей. Общая

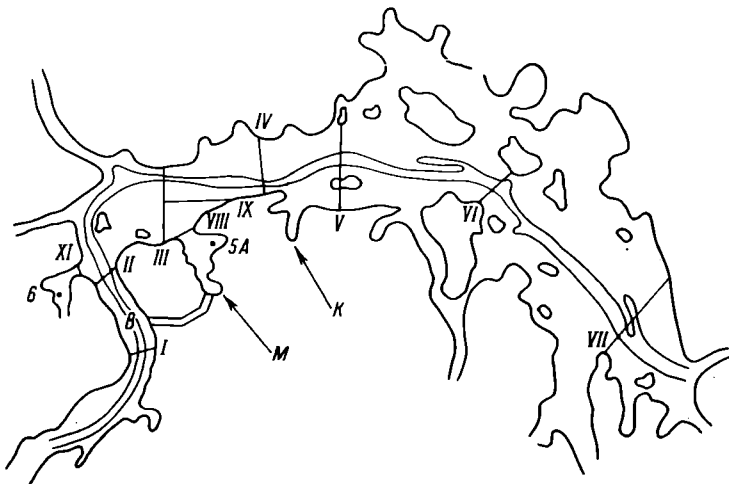


Рис. 9. Схема нижнего (Иваньковского) плеса с сеткой станций.

Римские цифры – разрезы, арабские – станции. В – водозабор, К – Корчевский залив, М – Мошковичский залив.

численность и биомасса фитопланктона, особенно зимой, заметно выше, чем в Мошковичском заливе [37, 38].

Обилие фитопланктона на русловых станциях участка водохранилища, прилегающего к устью Мошковичского залива (разрезы III, IV), как правило, выше, чем в районе водозабора, но не более чем в 1.5–3.0 раза. Влияние ГРЭС на соотношение доминирующих групп фитопланктона проявляется здесь в увеличении относительной роли пиропитовых водорослей летом, а диатомовых – зимой (рис. 10).

Таким образом, из-за интенсивного водообмена воздействие ГРЭС проявляется более отчетливо уже за пределами Мошковичского залива, когда температура воды начинает понижаться (рис. 11). Район активного влияния подогретых вод в течение вегетационного периода на фитопланктон ограничивается участком водохранилища от дер. Заборье (разрез II) до о-ва Грабильовский (разрез V) протяженностью около 15 км. Влияние ГРЭС на фитопланктон предплотинного участка, откуда поступает вода в канал им. Москвы, судя по данным проведенных наблюдений, незначительно.

Влияние подогретых вод на фитопланктон водохранилища сильно зависит от гидрометеорологических условий. В период повышенного водообмена водохранилища (весна, осень) оно менее заметно, чем в период летней межени, когда разбавление и скорость охлаждения подогретых вод наименьшие. При сильном ветровом перемешивании влияние подогретых вод проявляется менее отчетливо, чем

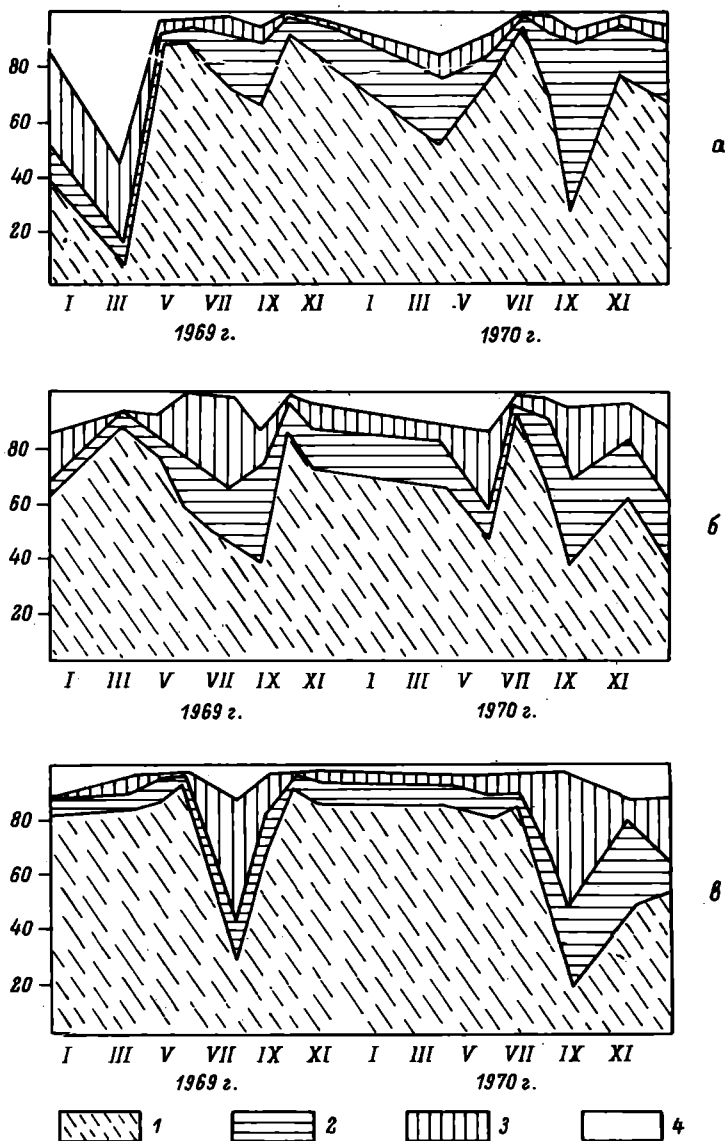


Рис. 10. Соотношение основных групп фитопланктона верхнего 2-метрового горизонта по данным 1969-1970 гг.

а - район водозабора, б - Мошковичский залив, в - прилегающий к заливу участок.

1 - диатомовые, 2 - зеленые, 3 - пиррофитовые, 4 - прочие. По оси ординат - соотношение групп, %; по оси абсцисс - месяцы.

Т а б л и ц а 32

Биомасса фитопланктона верхнего 2-метрового горизонта в нижнем (Иваньковском) плесе в среднем за вегетационный период (осредненные данные)

Место отбора проб	1968 г.		1969 г.		1970 г.	
	г/м ³	%	г/м ³	%	г/м ³	%
Район водозабора	1.614	100	1.678	100	1.564	100
Мошковичский залив	0.978	61	1.613	96	1.760	112
Прилегающее к заливу мелководье (разрезы IX, X)	1.876	116	2.128	127	1.954	125
Район слабого подогрева (разрезы III-Y)	2.255	140	3.049	182	2.224	142
Предпочинный участок . . .	1.262	78	1.805	108	1.432	92

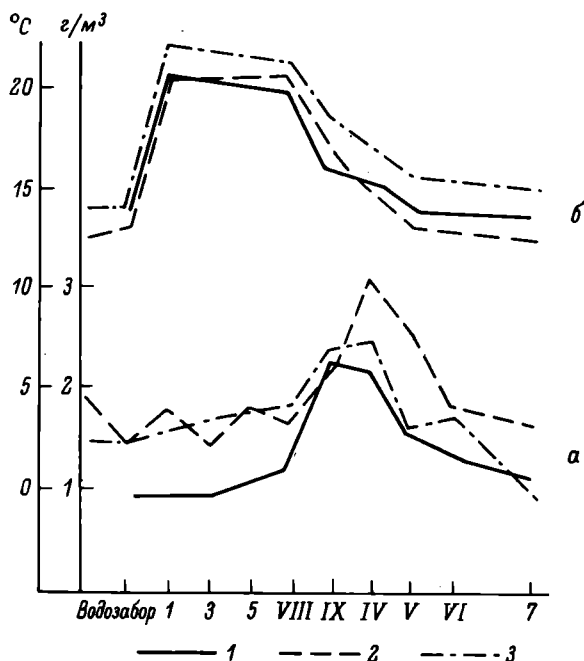


Рис. 11. Температура воды и биомасса фитопланктона в среднем за вегетационные периоды 1968, 1969 и 1970 гг. на разных станциях Ивановского плеса.

а – биомасса фитопланктона, б – температура воды.
1 – в 1968 г., 2 – в 1969 г., 3 – в 1970 г. По оси ординат – температура и биомасса; по оси абсцисс: римские цифры – разрезы, арабские – станции.

в тихую погоду, и локализуется на расстоянии 1–1.5 км от устья Мошковичского залива.

В зависимости от расхода воды в створе, плотины и направления преобладающих в данный период ветров воздействие ГРЭС на фитопланктон проявляется по-разному. Обычно поток подогретых вод сносится стоковым течением по направлению к плотине ГЭС. В этом случае воздействие ГРЭС прослеживается на нижерасположенных от устья Мошковичского залива участках водохранилища. При преобладании северного и северо-восточного ветров влияние подогретых вод может сказываться и на фитопланктоне вышерасположенного района. Однако часто изменение биомассы фитопланктона под влиянием подогрева проявляется слабо и регистрируется лишь на отдельных станциях. Поэтому среднесезонные величины биомас-

сы на разных участках нижнего плеса различаются не столь значительно (табл. 32).

Воздействие подогретых вод ГРЭС на фитопланктон водохранилища в течение вегетационного периода заметно проявлялось лишь в верхнем 2-метровом слое воды. Отчетливая связь между температурой и распределением фитопланктона по горизонтам наблюдалась зимой, а также в период естественного весеннего прогрева толщи воды. Различия в величине средневзвешенной биомассы на русловых станциях в зоне подогрева по сравнению с необогреваемыми участками в течение вегетационного периода оказались недостоверными. В то же время в зимний период средняя биомасса, рассчитанная по 3 горизонтам (поверхностному, среднему и придонному) в зоне подогрева заметно выше, чем в районе водозабора [37].

Таким образом, воздействие ГРЭС на общие запасы биомассы планктонных водорослей в Иваньковском плесе в течение вегетационного периода незначительно, поскольку подогрев в это время локализуется в поверхностном горизонте на участке водоема, составляющем около 10% площади нижнего плеса [91]. Заметное возрастание средней биомассы фитопланктона Иваньковского плеса под влиянием Конаковской ГРЭС происходит лишь зимой.

МИКРОФИТОБЕНТОС

Микрофитобентос Ивановского водохранилища, как и других волжских водохранилищ, до сих пор еще не стал предметом специальных гидробиологических исследований. Некоторое представление об этой группе организмов дают наблюдения 1971–1973 гг. в нижнем (Ивановском) плесе в связи с изучением влияния Конаковской ГРЭС на гидробиологический режим Ивановского водохранилища [118]. Сбор и обработка материалов производились по принятой в ИБВВ АН СССР методике [108].

Видовой состав

Всего в составе микрофитобентоса было обнаружено 410 видов, разновидностей и форм водорослей, из них более половины (249) отмечено в фитопланктоне нижнего плеса.

Коэффициент флористической общности фитопланктона и микрофитобентоса, рассчитанный по формуле Чекановского–Серенсена [33], равен 0.53. Среди разных групп водорослей выше всего он для флористически наиболее богато представленной группы диатомовых (табл. 33) – 0.63. Характерно, что для лишенных шва водорослей (порядки *Discinales*, *Soleniales*, *Biddulphiales*, *Araphinales*) коэффициент общности значительно выше, чем для порядка *Raphinales* – 0.84 и 0.43 соответственно.

Из 161 вида, разновидности и формы водорослей, отмеченных в нижнем плесе, лишь в составе микрофитобентоса 13 принадлежит синезеленым, остальные – диатомовым. Таким образом, основа прироста флористического разнообразия микрофитобентоса по сравнению с фитопланктоном произошла за счет диатомей, главным образом представителей порядка *Raphinales*. К числу специальных приспособлений к обитанию на различного рода субстратах, особенно грунтах, следует отнести способность к движению с помощью вырабатываемых клеткой слизевых образований. Было бы интересно сопоставить распространенность такого рода приспособлений среди

Таксономическое разнообразие фитопланктона
и микрофитобентоса Иваньковского плеса

Отдел	Фито- планктон	Микрофи- тобентос	Общий состав	Значение коэффициен- та общности
Синезеленые . . .	54	33	87	0.46
Золотистые . . .	19	0	19	0.00
Диатомовые . . .	175	299	324	0.63
Желтозеленые . .	4	0	4	0.00
Пирофитовые . . .	19	3	19	0.27
Эвгленовые . . .	49	19	49	0.56
Зеленые	201	56	201	0.44
Всего:	521	410	683	0.53

форм планктона и бентоса водоемов разного типа. Что касается фитопланктона и микрофитобентоса нижнего плеса Иваньковского водохранилища, то к такого рода движению способны прежде всего многие представители порядков *Oscillatoriales* (синезеленые), *Raphinales* (диатомовые) и *Desmidiaceales* (зеленые).

В планктоне нижнего плеса общее число таксонов рангом ниже рода, представленных этими порядками, составляет около 22% общего числа таксонов. В то же время в бентосе их доля возрастает до 60%. И все же движение с помощью жгутов, по-видимому, более присуще планктонным организмам. Во всяком случае число форм фитопланктона, снабженных жгутами, составляет в нижнем плесе около 20%, тогда как в микрофитобентосе их было обнаружено всего около 6%.

Общее видовое разнообразие микрофитобентоса заметно ниже, чем фитопланктона (521 и 410 видов, разновидностей и форм соответственно), что обусловлено, с одной стороны, значительным числом бентосных видов с единичной встречаемостью, обнаруженных также и в планктоне и включенных в его флористический список (около 40% таксонов), а с другой, возможно, меньшей продолжительностью наблюдений над микрофитобентосом (1971–1973 гг.) по сравнению с фитопланктоном (1967–1972 гг.).

В отличие от фитопланктона, в котором флористически наиболее богатой группой водорослей оказались зеленые, основу видового разнообразия микрофитобентоса (свыше 70% общего числа таксонов рангом ниже рода) составляют диатомовые.

Изучение распределения общего микрофитобентоса (включая планктонные виды) проводилось в 1971–1972 гг. В июле и октябре 1971 г. были отобраны пробы на 10–15 станциях открытого побережья и в Мошковичском заливе. В 1972 г. отбор проб производился ежемесячно с мая по октябрь в Бабнинском и Мошковичском заливах, а также на прилегающих к последнему участках побережья Нижнего плеса.

Наблюдения 1971–1972 гг. свидетельствуют, что в течение всего вегетационного периода в микрофитобентосе (включая планктонные виды) побережья Нижнего плеса Ивановского водохранилища доминируют диатомовые. Сопутствующие диатомеям зеленые (главным образом протококковые) и синезеленые водоросли играют существенную роль лишь в период максимального прогрева водохранилища в середине и в конце летнего периода (июль–август).

Биомасса микрофитобентоса (табл. 34–36) колеблется в прибрежье в течение вегетационного периода в пределах $3\text{--}25 \text{ г/м}^2$, причем на слабо заиленных песчанистых грунтах она заметно ниже ($2\text{--}10 \text{ г/м}^2$), чем на заиленном песке и почве ($10\text{--}25 \text{ г/м}^2$). С увеличением глубины наблюдается тенденция к возрастанию обилия микрофитобентоса, более выраженная в Бабнинском заливе, чем в Мошковичском, что, по-видимому, связано с наличием в последнем течения. Возрастание биомассы микрофитобентоса с увеличением глубины, видимо, обусловливается снижением волнового воздействия и параллельным увеличением заиленности грунтов.

Характерной особенностью микрофитобентоса водохранилища, как и многих других водоемов с замедленным стоком, является количественное преобладание планктонных видов, составляющих обычно свыше 90% общей биомассы. Среди них как на участке с естественным температурным режимом, так и в зоне подогрева ведущую роль в группе диатомовых играют виды рода *Melosira* (*M. italica*, *M. granulata*, *M. ambigua*, *M. islandica*), в группе зеленых – виды *Pediastrum* и *Scenedesmus*, а в группе синезеленых – *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*. Однако следует отметить, что набор и соотношение руководящих форм микрофитобентоса не являются точным отображением таковых фитопланктона. Многие весьма характерные для фитопланктона Нижнего плеса формы, такие как *Stephanodiscus*, *Asterionella formosa*, *Diatoma elongatum*, *Tabellaria fenestrata* и др., встречаются в микрофитобентосе в небольшом количестве.

Некоторое представление о развитии микрофитобентоса в зимний период можно получить на основе проб, собранных в конце второй декады марта 1972 и 1973 гг.

Условия обитания донных организмов под влиянием Конаковской ГРЭС изменяются в зимний период более значительно, чем в летний. Если летом температура придонных горизонтов воды в Мошковичском заливе на $3\text{--}6^\circ$ выше, чем в необогреваемых участках, то зи-

Биомасса микрофитобентоса в июле 1971 г.

Место отбора проб	Грунт	Температура, °С	Число станций	Биомасса (в среднем по участкам), г/м ³				
				диагномо- вые	зеленые	синезе- леные	прочие	общая биомасса
Разрез III	Песок, слабо зайленный песок	20.7	3	3.87	0.30	0.05	0.07	4.29
	То же	22.6	3	1.72	0.62	0.08	0.00	2.42
Разрез IX	Зайленная почва	22.1	4	3.73	0.40	0.08	0.05	4.26
	Песок	25.0	2	0.54	0.24	0.04	0.02	0.84
Разрез V	Песок, зайлен- ный песок	18.0	2	2.06	0.54	0.08	0.08	2.76
	То же	18.2	2	2.07	0.50	0.06	0.29	2.92

Т а б л и ц а 35

Биомасса микрофитобентоса в октябре 1971 г.

Место отбора проб	Грунт	Температура, °С	Число станций	Биомасса (в среднем по участкам), г/м ²				
				диатомовые	зеленые	синезеленые	прочие	общая биомасса
Разрез I	Песок	8.2	2	0.32	0.03	0.25	0.02	0.62
Разрез III	"	7.6	3	1.33	0.12	0.01	0.04	1.50
Разрез IX	Песок, слабо заиленный песок	10.9	4	3.68	0.16	0.34	0.10	4.28
Мошковичский залив	Заклещенная почва	13.2	6	4.36	0.46	0.00	0.05	4.87
	Песок	14.2	5	1.89	0.12	0.40	0.03	2.44
Разрез IV	"	8.9	2	1.50	0.07	0.05	0.01	1.63

мой – на 8–10°. Другой связанный с работой ГРЭС фактор – течение в Мошковичском заливе, которое воздействует на донные биоценозы в зимний период интенсивнее в связи с понижением в это время уровня водохранилища. Если в летний период при уровне водохранилища, близком к НПУ, скорость течения в Мошковичском заливе около 0.2 м/с, то в период зимней сработки водохранилища она достигает 1.0–1.5 м/с. С работой ГРЭС связано образование обширной полыньи, что является причиной многократного увеличения количества проникающей в толщу воды солнечной радиации в зоне подогрева по сравнению с участками водохранилища, покрытыми льдом и снегом.

Как и в другие сезоны, в зимнем микрофитобентосе нижнего плеса доминируют диатомовые водоросли. Численность и биомасса водорослей других отделов незначительна. Однако в отличие от летнего в зимний период воздействие Конаковской ГРЭС вызывает весьма заметные различия в составе руководящих форм на участках нижнего плеса. Так, в районе водозабора ГРЭС, а также в предплотинном участке, т.е. в районах с минимальным влиянием подогретых вод, как в прибрежье, так и на русловых станциях до 90% и более биомассы микрофитобентоса приходится на долю видов *Melosira*. Эти же виды преобладают и на русловых станциях образованной подогретыми водами полыньи (рис. 9, разрезы III, IV). В противоположность этому роль планктонных видов в зимнем микрофитобентосе Мошковичского залива невелика. Основной фон микрофитобентоса здесь создают виды *Nitzschia* (*N. recta*, *N. vermicularis*, *N. sp. sp.*), а также *Surirella ovata* var. *ovata* et var. *pinnata*, *Diatoma vulgare*, *Melosira varians*. В прибрежье образованной подогретыми водами полыньи за пределами залива микрофитобентос смешанного типа: среди отмеченных форм виды *Melosira* играют существенную роль (рис. 12).

Биомасса микрофитобентоса в прибрежье (0–5 м) колебалась в марте 1972 г. от 0.3 до 11 г/м², а в марте 1973 г. составляла 0.3–19 г/м². Несмотря на снижение в зимнем микрофитобентосе Мошковичского залива обилия планктонных видов, его биомасса выше, чем в районе водозабора и плотины. Лишь на стрежне потока подогретых вод (глубина 3–4 м, течение до 1.5 м/с) обилие микрофитобентоса невелико – биомасса около 0.3 г/м².

На русловых станциях нижнего плеса водохранилища (глубина 13–15 м) биомасса водорослей на дне, основу которой составляют виды *Melosira*, в 1972 г. была равна 1.2–3.4 г/м², а в 1973 г. – 7–30 г/м² без заметного увеличения или снижения в районе выхода подогретых вод (разрезы III, IV).

Биомасса фитопланктона Ивановского водохранилища в зимний период обычно не превышает 0.1 г/м³ и лишь в зоне воздействия Конаковской ГРЭС повышается до 0.5 г/м³ [37]. Сопоставляя эти данные с показателями по обилию микрофитобентоса, можно утверждать, что основные запасы водорослей Ивановского водохранилища сосредоточены зимой на дне водоема.

Биомасса микрофитобентоса в Бабнинском и Мошковичском

Глубина, м	15-18 У				14-20 УІ			3-7 УІІІ		
	1.0	2.0	3.0	4.0	1.0	2.0	5.0	1.0	2.0	5.0
Бабнинский										
Температура, °С	14.0	13.5	-	13.0	-	21.5	18.8	-	24.5	24.0
Диатомовые	2.1	7.9	-	20.8	-	4.6	13.1	-	1.4	13.0
Зеленые . . .	0.0	0.3	-	0.2	-	0.9	0.2	-	0.0	0.3
Синезеленые	0.0	0.0	-	1.4	-	1.7	0.0	-	0.2	0.0
Общая био-масса . . .	2.6	8.2	-	21.7	-	9.0	13.5	-	1.6	13.6
Мошковичский										
Температура, °С	17.7	17.6	17.4	-	26.0	24.5	22.0	20.9	-	27.4
Диатомовые	1.9	3.6	1.9	-	4.1	3.4	6.2	3.1	-	14.0
Зеленые . . .	0.0	0.1	0.3	-	0.1	0.4	0.2	1.2	-	0.0
Синезеленые	0.1	0.0	0.3	-	0.9	0.4	0.0	0.7	-	0.0
Общая био-масса . . .	2.0	3.7	2.6	-	6.0	4.7	6.5	5.0	-	15.0

Таким образом, на участках, свободных от влияния подогретых вод, в условиях низкой освещенности и температуры состав и обилие микрофитобентоса определяются количеством сохраняющихся на дне планктонных водорослей. Снижение обилия последних в зоне подогрева, по-видимому, обусловлено „вымыванием“ из грунтов в результате действия течения и волн. Отсутствие ледового покрова вследствие повышения температуры при наличии достаточного количества биогенных соединений создает условия для формирования в зоне воздействия подогретых вод Конаковской ГРЭС своеобразного комплекса организмов микрофитобентоса, состоящего преимущественно из типично бентосных и литоральных видов с довольно высоким видовым разнообразием и биомассой.

заливах в мае-октябре 1972 г., г/м²

19-22 VII			20-23 VIII			28-30 IX			19-22 X		
0.5	1.5	2.5	1.0	2.0	5.0	1.0	3.0	5.0	1.0	3.0	5.0

залив

24.5	24.5	24.5	-	23.0	-	10.0	10.0	10.2	7.0	7.2	7.2
2.4	3.9	1.3	-	6.7	-	14.3	13.6	4.3	8.4	16.3	16.3
3.2	2.0	0.2	-	0.9	-	2.3	1.3	1.4	1.9	1.4	1.7
2.0	0.0	0.0	-	0.2	-	1.3	0.3	0.7	0.2	1.7	0.0
6.1	6.0	1.6	-	8.6	-	18.8	15.2	6.4	10.6	20.0	18.0

залив

32.7	32.3	27.0	28.6	28.6	23.6	16.0	16.0	15.4	13.0	13.6	13.6
4.8	3.6	4.2	3.9	4.7	16.7	16.0	7.2	10.3	11.6	5.8	7.5
0.6	1.0	0.8	0.5	0.6	2.5	1.4	1.4	0.3	0.7	0.1	0.4
0.1	0.1	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.7	0.0	1.4	0.2	0.1
5.9	4.8	5.3	5.0	5.4	19.2	17.3	9.3	10.6	13.7	6.2	8.1

Распределение и сезонная динамика развития еумикрофитобентоса

В микрофитобентосе Иваньковского водохранилища наряду с типично бентосными видами обнаруживаются также виды, характерные для обрастаний (перифитона) и планктона. Причем, как и во многих других водоемах с замедленным стоком, особенно велика роль планктонных видов, которые в прибрежье и на глубоководных участках водохранилища на протяжении большей части года, за исключением ранневесеннего периода, намного превосходят бентосные по численности и биомассе.

Совершенно очевидно, что обилие планктонных, перифитонных и бентосных видов на дне водоема определяется разными сочетаниями факторов среды. Так, численность и биомасса типичных планктеров и обрастателей в микрофитобентосе зависят от их численности

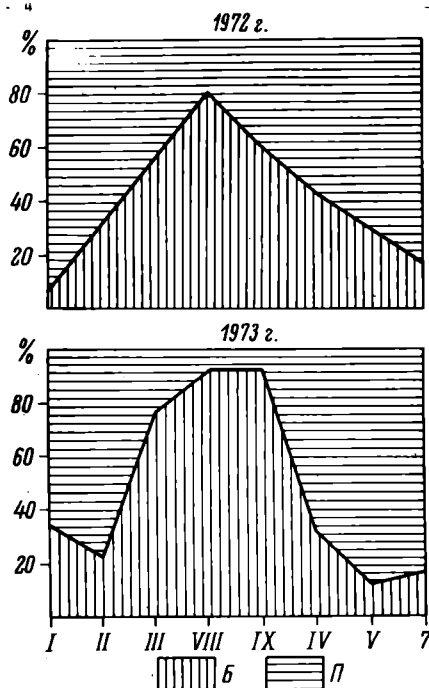


Рис. 12. Соотношение бентосных (Б) и планктонных (П) видов в микрофитобентосе на разных участках нижнего плеса в марте 1972 и 1973 гг.

По оси ординат – соотношение видов, %; по оси абсцисс: римские цифры – номера разрезов, арабская – станция.

и биомассы в планктоне и обрастаниях, от гидродинамических условий в толще воды, а также определяются способностью планктонных и перифитонных видов сохранять жизнеспособность при обитании на грунте. В тех же случаях, когда „планктонные“ и „перифитонные“ виды не только сохраняются, но и интенсивно размножаются после опускания на дно водоема, речь идет о видах с очень широким экологическим спектром, по-

этому в данном случае понятия „планктонный“ и „бентосный“ теряют применительно к этим видам всякий смысл.

С другой стороны, обилие „типично бентосных“ видов, постоянно обитающих на дне водоема, зависит, в первую очередь, от создающихся здесь условий и в меньшей степени от условий толщ воды. Конечно, противопоставление экологических условий толщ воды и дна водоема в значительной степени искусственно, поскольку они взаимосвязаны, как в значительной мере условно деление всех видов на планктонные, бентосные и перифитонные. Видимо, лишь часть видов водорослей, населяющих внутренние водоемы, безусловно относится к одной из этих категорий, а по отношению к некоторым из них эти определения вообще неприменимы, поскольку водоросли могут процветать в любом из этих (планктоне, обрастаниях и бентосе) местообитаний. Причем число видов, относимых к категории „политопных“, на наш взгляд, будет увеличиваться по мере накопления данных о микрофитобентосе и обрастаниях различных водоемов, так как эти сообщества до сих пор изучены крайне недостаточно даже по сравнению с фитопланктоном.

Однако кроме этих двух крайних групп видов 1) обитающих только в планктоне, в бентосе или в обрастаниях и 2) развивающихся во всех этих местообитаниях, видимо, существует и достаточно обширная третья группа, к которой должны быть отнесены виды,

развивающиеся обычно в планктоне или в бентосе, либо в обрастаниях, но при определенном сочетании условий способные входить в состав других сообществ.

Этот „релятивизм“ многих видов водорослей не исключает, однако, попыток их классификации по типу основного местообитания, по крайней мере применительно к какому-либо конкретному водоему. Подобная классификация необходима и в отношении микрофитобентоса Иваньковского водохранилища. В связи с этим мы выделили здесь две группы водорослей. Одна из них – планкто-микрофитобентос – представлена типично планктонными или преимущественно планктонными видами. Основу планкто-микрофитобентоса Нижнего плеса Иваньковского водохранилища составляют виды *Melosira*. Во вторую группу – еумикрофитобентос – включены все остальные виды. Подобная классификация, конечно, несовершенна. Обладая большими познаниями в области экологии водорослей, необходимо было бы выделить еще по крайней мере перифито-микрофитобентос, включив в него виды, развивающиеся преимущественно в обрастаниях.

Мы включили в состав еумикрофитобентоса все виды, связанные в течение жизненного цикла с субстратом, в том числе и виды, характерные для обрастаний, так как чрезвычайно трудно точно определить, попал ли данный вид в пробу грунта, взятую стратометром из обрастаний, или же он постоянно присутствует в микрофитобентосе. В предстоящих исследованиях биология видов водорослей пополнится новыми данными, уточнены будут и границы еумикрофитобентоса. Необходимость же введения этого понятия, по нашему мнению, очевидна, так как, обращая основное внимание на наиболее обильно представленные виды, которыми в большинстве водоемов с замедленным стоком являются планктеры, исследователи часто не уделяют достаточного внимания постоянно обитающим на дне водоемов видам водорослей. Лишь в сравнительно немногих работах [5, 96] делается попытка раздельного учета планктонных и бентосных видов.

При разделении планкто- и еумикрофитобентоса мы встретились со значительными трудностями. В качестве одного из главных критериев принадлежности разных видов к еумикрофитобентосу принималась способность к движению с помощью выделяемой слизи. В связи с этим к числу форм еумикрофитобентоса мы отнесли из синезеленых всех представителей родов *Oscillatoria*, *Lyngbya* и *Phormidium*, из зеленых – *Closterium* и *Cosmarium*, из диатомовых – всех представителей порядка *Raphinales*. Среди последних, видимо, не все виды обладают способностью к перемещению, но тогда это прикрепляющиеся к субстрату формы и лишь отдельные представители (*Rhisosolenia*, *Atthea* и некоторые другие) приспособлены к обитанию в планктоне. Кроме того, к еумикрофитобентосу отнесен ряд неподвижных форм, которые обитают преимущественно в бентосе или в обрастаниях.

При отнесении к планкто- или к еумикрофитобентосу наиболее массовых видов, экология которых изучена лучше, сомнений было меньше.

Все отмеченные в Ивановском водохранилище виды *Melosira*, за исключением *M. varians*, видимо, типичные планктеры, приспособившиеся к переживанию на дне периодов неблагоприятных для них условий в толще воды.¹

В то же время, составляющие основу диатомового еумикрофитобентоса виды *Pinnularia*, *Navicula*, *Surirella*, *Nitzschia*, — типичные обитатели дна водоемов. Из числа массовых форм диатомовых к еумикрофитобентосу нами были также отнесены *Melosira varians* и *Diatoma vulgare* с разновидностями. Эти виды лишены подвижности, но обладают толстым панцирем, что характеризует их как обитателей дна водоемов и обрастаний.

Серьезные возражения может вызвать причисление к еумикрофитобентосу *Oscillatoria agardhii* — наиболее массовой формы синезеленых. Известно, что этот вид приспособлен к обитанию в планктоне и иногда даже вызывает цветение [35]. Однако массового развития этого вида в планктоне исследуемого участка мы не наблюдали, в то время как в грунтах он постоянно присутствует, достигая наибольшего развития в летний период, что, вообще говоря, не характерно для видов, вызывающих цветение в летний период. В бентосных пробах *O. agardhii*, как правило, либо вовсе без газовых вакуолей, либо с их зачатками. „Коллапс“ газовых вакуолей при переходе на грунт отмечали у *O. agardhii* и другие исследователи [220]. Видимо, этот вид экологически широко пластичный, способный к обитанию как в планктоне, так и в бентосе.

Некоторое представление о сезонной динамике развития еумикрофитобентоса в нижнем плесе Ивановского водохранилища можно получить на основе наблюдений, проводившихся 2–4 раза в месяц с мая по октябрь 1973 г. в Корчевском и Мошковичском заливах на глубине 1–3 и 5 м. Точки отбора проб на глубине 1 м располагались на расстоянии 5–10 м от границы зарослей полупогруженных макрофитов (тростник, рогоз, манник и др.), в зоне распространения погруженных, преимущественно рдестов и гречихи земноводной. Пробы отбирались на свободных от макрофитов участках, чтобы уменьшить возможность попадания в них водорослей, эпифитирующих на макрофитах. Точки отбора проб на глубинах 2, 3 и 5 м находились за пределами зоны распространения высшей водной растительности.

В Корчевском заливе в течение мая при температуре в начале месяца около 12°, в конце — 16–19° доминировали диатомовые. Лишь среди зарослей макрофитов на глубине 0.5–1.0 м наблюдалось

¹ Приобретенная некоторыми видами водорослей способность к перенесению неблагоприятных условий на дне водоема оказалась исключительно полезным для них свойством. Очевидно, не случайно почти все вызывающие цветение в наших водоемах виды обладают этой способностью, на что уже обращалось внимание [220]. Это лишний раз подчеркивает необходимость широкого изучения микрофитобентоса в связи с проблемой цветения воды.

заметное развитие десмидиевых (виды *Closterium*) с биомассой до 0,5 г/м². В конце месяца на глубинах 3 и 5 м появились сине-зеленые (виды *Oscillatoria*). Обилие диатомовых было наибольшим в начале месяца, а затем постепенно понижалось. Руководящими видами в течение мая были *Pinnularia nobilis* (биомасса до 5 г/м²), *P. viridis*, *Surirella capronii*, *S. elegans*. Во второй декаде мая к ним присоединилась *Surirella ovata*.

В июне обилие диатомовых продолжало сокращаться, но состав их руководящих видов почти не изменился, однако в число последних вместо *Surirella ovata* вошла *Nitzschia triblyonella*. В то же время синезеленые (*Oscillatoria agardhii*) появились в значительном количестве на глубине 1 и 2 м.

В июле при температуре 20–23° параллельно дальнейшему сокращению численности и биомассы диатомовых происходило нарастание обилия синезеленых (*O. splendida*, *O. agardhii*, *O. sp.*), которые на глубинах 3 и 5 м составляли 80–90% общей биомассы.

Численность и биомасса диатомовых в августе были минимальны за весь вегетационный период. Синезеленые (главным образом *Oscillatoria agardhii*) составляли свыше 90% общей биомассы на глубине 3 и 5 м и свыше 60% на глубинах 1 и 2 м.

В сентябре при понижении температуры от 15–16° в начале месяца до 6–7° в конце происходило заметное нарастание обилия диатомовых водорослей и понижение численности и биомассы синезеленых. Ведущими видами диатомовых, как в июне и июле, были *Pinnularia nobilis*, *Surirella elegans*, *S. capronii*, *Cyrtopleura elliptica*. Место выпавшей *Nitzschia triblyonella* было занято *Campylodiscus noricus*. Среди синезеленых по-прежнему доминировали виды *Oscillatoria*.

Последние сборы микрофитобентоса были произведены в конце первой декады октября 1973 г. при температуре 7–9°. Состав руководящих видов еумикрофитобентоса по сравнению с таковым в конце сентября не изменился, но биомасса диатомовых и особенно синезеленых заметно понизилась.

Таким образом, в развитии диатомовых можно выделить два подъема: 1) весенний, по-видимому, начинающийся еще в апреле, до массового появления фитопланктона, и продолжающийся до середины июня и 2) более короткий осенний – в конце сентября. Максимальное обилие диатомового еумикрофитобентоса, как правило, отмечается на глубине 2 м и лишь в конце сентября при отмирании макрофитов и понижении уровня солнечной радиации на глубине 1 м.

Массовое развитие синезеленых наблюдается с конца июля до середины сентября. Их численность и биомасса, как правило, возрастают с глубиной, что, возможно, обусловлено способностью к миксотрофному усвоению энергии.

Следует отметить также сравнительное постоянство и немногочисленность доминирующих видов еумикрофитобентоса Корчевского залива, основу которого составляют 5–7 видов диатомовых (*Pinnularia nobilis*, *P. viridis*, *Surirella elegans*, *S. capronii*,

Т а б л и ц а 37

Биомасса еумикрофитобентоса без планктонных видов в прибрежье водохранилища в 1973 г., г/м²
(усредненные данные)

Глубина, м	Май					Июнь					Июль				
	1	2	3	5	1	2	3	5	1	2	3	5	1	2	3
Корчевский залив															
Диагетовые	5.22	7.33	2.19	1.30	0.43	1.89	0.85	1.89	0.37	1.24	0.24	0.03	0.37	1.24	0.24
Синезеленые	0.02	0.15	0.02	0.36	0.16	1.16	0.12	0.13	0.01	0.23	1.92	3.16	0.01	0.23	1.92
Прочие	0.18	0.15	0.0	0.0	0.14	0.08	0.01	0.20	0.04	0.0	0.01	0.04	0.04	0.0	0.01
Всего:	5.42	7.63	2.21	1.66	0.73	3.11	0.98	2.22	0.42	1.47	2.17	3.23	0.42	1.47	2.17
Мошковицкий залив															
Диагетовые	1.29	3.18	0.98	2.37	0.54	0.83	0.15	0.63	0.06	0.08	0.02	0.02	0.06	0.08	0.02
Синезеленые	0.35	0.49	0.26	0.03	0.85	0.84	0.22	0.64	0.13	0.36	0.16	3.02	0.13	0.36	0.16
Прочие	0.04	0.46	0.0	0.0	0.11	0.33	0.0	0.03	0.01	0.0	0.01	0.0	0.01	0.0	0.01
Всего:	1.68	4.13	2.24	2.40	1.51	2.00	0.37	1.30	0.20	0.44	0.19	3.04	0.20	0.44	0.19

Глубина, м	Август					Сентябрь - Октябрь					В среднем				
	1	2	3	5		1	2	3	5		1	2	3	5	
Корчевский залив															
Диатомовые	0.26	0.50	0.08	0.0		2.30	0.10	0.16	0.07		1.72	2.21	0.70	0.73	
Синезеленые	0.0	0.82	0.80	2.75		0.0	0.46	0.16	0.48		0.04	0.56	0.60	1.30	
Прочие	0.02	0.13	0.0	0.0		0.0	0.0	0.0	0.0		0.08	0.07	0.0	0.05	
Всего:	0.28	1.45	0.88	2.75		2.30	0.56	0.32	0.74		1.84	2.84	1.30	2.08	
Мошковичский залив															
Диатомовые	0.01	0.23	0.0	0.0		0.62	0.84	0.08	0.0		0.50	1.03	0.25	0.60	
Синезеленые	0.06	0.60	0.16	0.80		0.36	0.81	0.43	2.18		0.35	0.62	0.25	1.33	
Прочие	0.0	0.0	0.0	0.0		0.10	0.0	0.0	0.0		0.05	0.16	0.0	0.01	
Всего:	0.07	0.83	0.16	0.80		1.08	1.65	0.51	2.18		0.90	1.70	0.50	1.94	

Cymatopleura elliptica, *Nitzschia triblyonella*, *Campylo-discus noricus*) и 2-3 вида синезеленых из рода *Oscillatoria*, широко распространенных в водоемах разного типа.

В Мошковичском заливе в начале мая при температуре около 19° на всех горизонтах, как и в Корчевском, преобладали диатомовые с ведущими видами *Nitzschia vermicularis*, *N. palea* var. *palea* et var. *capitata*, *Surirella ovata* var. *ovata* et var. *pinnata*, а на глубине 2 м также и *Melosira varians*. В течение второй декады мая набор доминирующих видов не изменился, однако на глубине около 2 м отмечено массовое развитие *Oscillatoria agardhii* с биомассой до 4 г/м². К середине третьей декады мая обилие видов *Nitzschia* сильно уменьшилось, но *Melosira varians* и *Surirella ovata* сохранили лидирующее положение. К ним присоединились *Cymatopleura elliptica*, *C. solea* и *Surirella elegans*, а на глубине 2 м – *Pinnularia nobilis*. Эти же виды диатомей сохранили ведущее положение до конца месяца. Синезеленые (виды *Oscillatoria*) были сравнительно многочисленны лишь на глубине около 2 м.

В первой декаде июня при температуре около 27° наблюдалась короткая вспышка развития *Holopedia geminata* (биомасса на глубине 1 м – 3 г/м², 2 м – 1 г/м²). Ведущими видами диатомей были по-прежнему *Melosira varians*, *Surirella elegans* и *Cymatopleura elliptica*, а также *Surirella capronii*.

В течение июня численность, биомасса и видовое разнообразие еумикрофитобентоса постепенно снижались. В конце месяца при температуре 27-28° биомасса диатомовых не превышала 0.05 г/м², синезеленых – 0.25 г/м². Низкая (до 0.1-0.2 г/м²) биомасса диатомей наблюдалась и в течение всего июля, а также в августе при температуре 26-29°. В то же время синезеленые отмечались в значительном количестве (биомасса 1-5 г/м²) лишь в русле Мошковичского залива на глубине около 5 м. Среди них преобладали те же виды, что и в Корчевском заливе.

Лишь в конце сентября-начале октября при понижении температуры ниже 20° отмечено возрастание биомассы (до 2 г/м²) и видового разнообразия диатомовых на глубине 1-2 м.

Ведущими видами диатомей в осенний период были *Melosira varians*, *Nitzschia vermicularis*, *N. sigmoidea*, *Surirella biseriata* var. *bifrons* и *Cymatopleura elliptica*. Численность и биомасса синезеленых (по-прежнему виды *Oscillatoria*) продолжали и осенью держаться, особенно в районе русла Мошковичского залива, на сравнительно высоком уровне.

Таким образом, по сравнению с Корчевским заливом, состав доминирующих видов микрофитобентоса и сезонная динамика их развития в Мошковичском заливе сильно различаются. Как и в Корчевском заливе, в Мошковичском заливе весной доминируют диатомовые, но набор руководящих форм (виды *Nitzschia*, *Melosira varians*, *Surirella ovata*) иной. Эти же виды присутствуют и в бентосе Корчевского залива, но в значительно меньшем количестве. Весен-

ний еумикрофитобентос Мошковичского залива несет явные черты сходства с развивающимся здесь зимой сообществом, что обнаруживается вплоть до середины июня, когда диатомовый микрофитобентос начинает проявлять признаки депрессии.

Набор руководящих видов поздневесеннего и осеннего диатомового еумикрофитобентоса Мошковичского залива более сходен с таковым Корчевского благодаря присутствию *Pinnularia nobilis*, *Surirella elegans*, *S. capronii* и *Cymatopleura elliptica*. Однако даже осенью *Melosira varians*, *Surirella ovata* и виды *Nitzschia* играют в еумикрофитобентосе Мошковичского залива гораздо более заметную роль, чем в Корчевском.

Следовательно, как применительно к Мошковичскому заливу, так и к Корчевскому можно говорить об известном постоянстве набора ведущих видов каждого из этих участков, что только подчеркивает различие между ними.

Состав ведущих видов синезеленых сравниваемых заливов более сходен, поскольку одни и те же виды *Oscillatoria* играют в них доминирующую роль на протяжении летне-осеннего периода. Однако синезеленые еумикрофитобентоса Мошковичского залива более разнообразны по составу. Здесь наряду с весьма характерными для Корчевского залива *Oscillatoria agardhii*, *O. splendida* в заметном количестве развиваются *O. sancta*, *O. princeps*, *O. limosa*, а также *Holopedia geminata* и *Merismopedia elegans*. Массовое появление синезеленых наблюдается в Мошковичском заливе почти на месяц раньше и продолжается до глубокой осени.

Как и в Корчевском заливе, в Мошковичском диатомовые более обильны на глубинах 2 и 1 м. В то же время развитие синезеленых в Мошковичском заливе в меньшей степени приурочено к глубине 3 и 5 м, хотя максимальное их обилие обычно отмечалось в русле залива. Следует отметить, что 3-метровая изобата Мошковичского залива проходит по довольно крутому склону искусственно прорытого русла, характеризующегося слабой заиленностью грунтов и бедностью микрофитобентоса вообще. Кроме того, на глубинах 1 и 2 м в Мошковичском заливе обычно отмечалось относительно большее количество синезеленых, чем в Корчевском.

Биомасса диатомовых в Мошковичском заливе была обычно ниже, чем в Корчевском, а биомасса синезеленых — несколько выше (ниже лишь на глубине 3 м). Вследствие более низкой биомассы диатомовых общая биомасса еумикрофитобентоса в Мошковичском заливе в среднем за вегетационный период заметно ниже, чем в Корчевском (табл. 37).

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА

Сведения о фотосинтезе фитопланктона Иваньковского водохранилища можно найти в ряде работ [25, 85, 142, 147, 170, 177]. Однако они не дают достаточного представления о современном уровне его первичной продукции, так как в большинстве своем опираются на эпизодические данные. Единственная же работа, основанная на регулярных наблюдениях по всей акватории [142], относится к 1958 г.

В 1970–1974 гг. были предприняты новые подробные исследования по первичной продукции в водохранилище, явившиеся в известной степени повторением работ 1958 г. Их результаты рассматриваются здесь в сопоставлении с данными 1958 г.

Наблюдения проводились ежемесячно с мая по октябрь на нескольких станциях, охватывающих все участки водохранилища (рис. 13). Учитывались интенсивность фотосинтеза, пигменты (хлорофиллы α, b, c , каротиноиды, феопигменты) и биомасса фитопланктона¹ в одной и той же пробе воды, взятой на глубоких станциях в слое 0–2 м пластмассовым метровым батометром системы Элгморка, а на мелководьях – с поверхности.

Пигменты определялись спектрофотометрическим методом, описанным применительно к процедуре данных анализов ранее [53, 166], с последующим расчетом хлорофиллов α, b, c по стандартным уравнениям [224], каротиноидов – по формуле Парсонса и Стрикленда [219], феопигментов – по Лоренцену [217].

Интенсивность фотосинтеза определялась скляночным кислородным методом при суточной экспозиции проб в палубном инкубаторе с проточной заборной водой на глубине 0.25 м, фотосинтез на разных глубинах водоема (0.01, 0.10, 0.25, 0.5, 1.0, 2.0, 3.0, 4.0 м) определялся расчетным способом [2, 63, 148, 160].

¹ В определении пигментов и биомассы фитопланктона принимали участие В.А. Елизарова и Л.Е. Сигарева; методику подсчета биомассы фитопланктона см. в главе У.

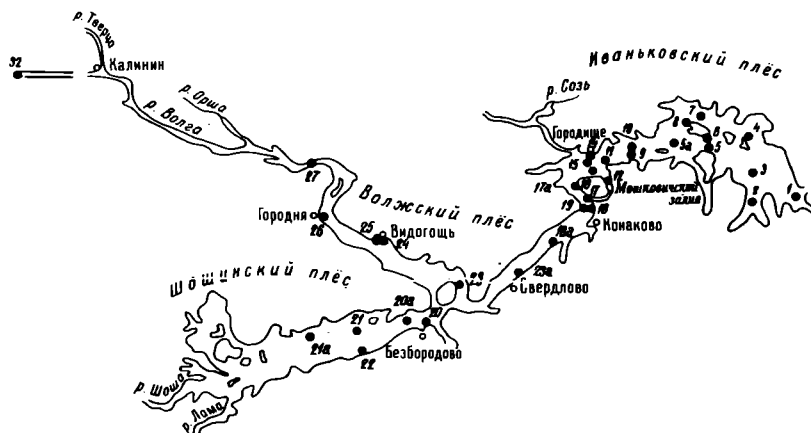


Рис. 13. Схема расположения станций.

1958 г. – ст. 3, 9, 18а, 20а, 21а, 26. 1970 г. – ст. 1, 3, 5, 5а, 8, 9, 14, 17, 17а, 18, 20, 21, 26. 1973 г. – все станции, кроме помеченных буквой „а“. 1974 г. – 1–5, 8, 9, 11, 14, 17, 20, 21, 23, 23а, 26, 27, 32.

Интегральная первичная продукция под 1 м^2 находилась отдельно для участков с разными глубинами (0–1, 1–2, 2–3, более 3 м), относящихся к определенному плесу. При этом сначала по данным различных станций участка вычислялись среднеарифметические величины интенсивности фотосинтеза на исследуемых горизонтах, а затем из этих средних рассчитывалась (арифметическим интегрированием) первичная продукция под 1 м^2 всей его площади. На участках с глубиной более 3 м расчет производился до полного прекращения фотосинтеза (3–4 м), на менее глубоких – до горизонта, соответствующего их средней глубине.

Средние для плеса величины первичной продукции определялись с учетом площади участков разных глубин, а средние для водохранилища – площади плесов. Средние для водохранилища величины содержания пигментов и биомассы фитопланктона вычислялись с учетом объемов верхнего 2-метрового слоя воды плесов. Площади и объемы брались при НПУ, поскольку колебания уровня за безледный период в водохранилище незначительны [65]. Даже в засушливом 1973 г. отклонение уровня от НПУ с мая по октябрь не превышало 0.3 м. При этом в расчетах пигментов и биомассы фитопланктона использовались общепринятые значения площадей плесов: 74, 112, 141 км^2 для Волжского, Шошинского и Иваньковского соответственно [29], а в расчетах первичной продукции (в процессе измерения размеров участков разной глубины) равные соответственно 88, 122, 117 км^2 .

Богатые фитопланктоном воды эвфотной зоны водохранилища характеризуются и весьма высокими концентрациями пигментов: до 104 мкг/л хлорофилла α , до 6 мкг/л хлорофилла b , до 26 мкг/л хлорофилла c и до 70 мк SPU /л¹ каротиноидов. Максимальные величины отмечались в 1974 г. Преобладает хлорофилл α , который определяет главным образом сезонную динамику и пространственное распределение всех пигментов.

Сезонный ход концентрации пигментов в общих чертах повторяет динамику биомассы фитопланктона и тоже характеризуется отсутствием резко выраженных максимумов и минимумов, какие наблюдаются, например, в соседнем, менее проточном, Рыбинском водохранилище [50]. Так, в 1970 г. [53] на большинстве русловых станций Ивановского водохранилища хотя и прослеживались два основных подъема концентраций пигментов (в начале безледного периода и во второй его половине), однако они были незначительными, весьма растянутыми. Судя по данным отдельных станций, наиболее типичных для каждого плеса, примерно та же картина наблюдалась и в 1973–1974 гг. (рис. 14).

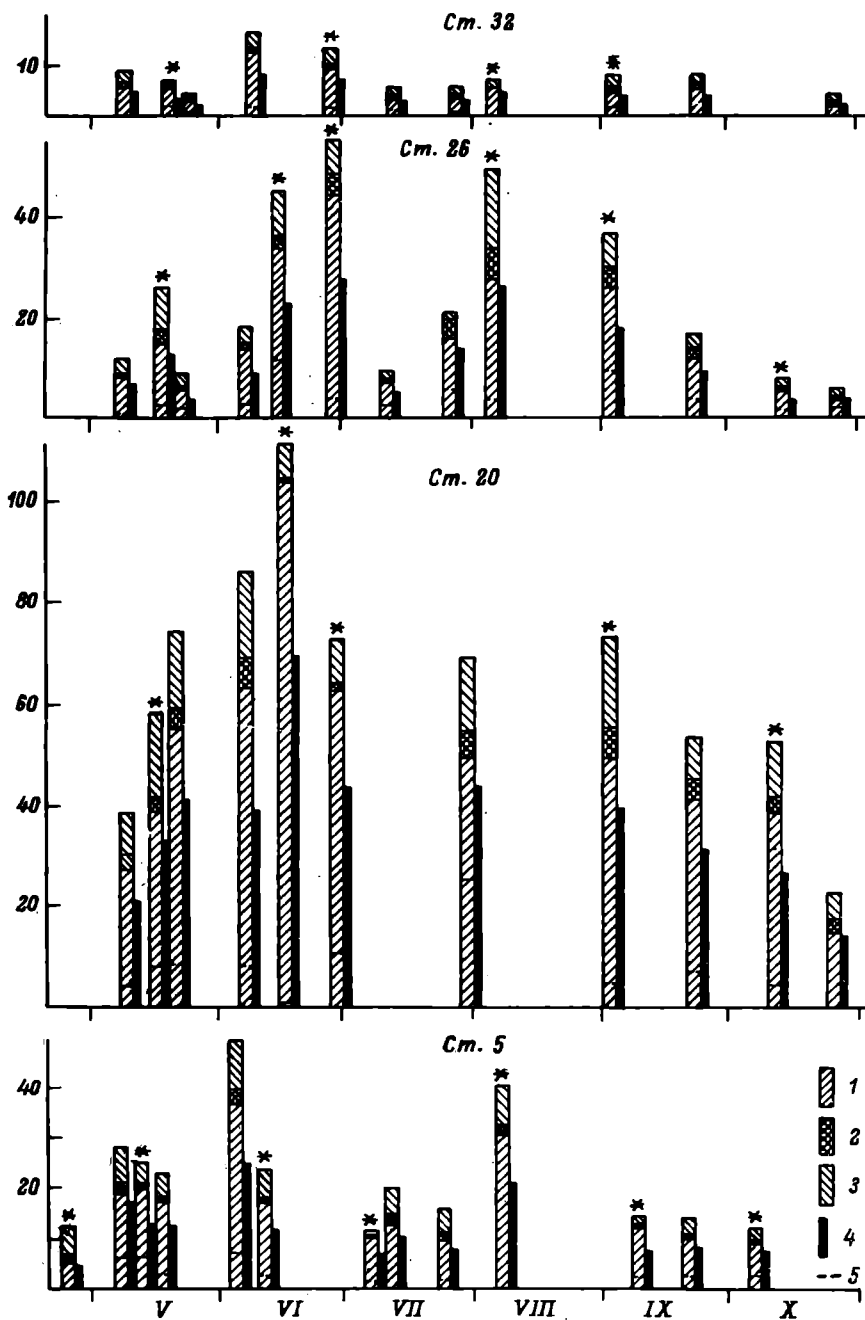
Распределение пигментов в пределах основной, открытой и наиболее проточной части акватории довольно равномерное. Значительно больше по этому признаку различаются мелководные участки (табл. 38). Среди них особенно высокими величинами концентраций пигментов выделяются изолированные мелководья: около Мошковицкого залива (ст. 16), Коровинский залив (ст. 2), обширный мелководный участок близ д. Видогащ (ст. 25), станции Шошинского плеса.

По уровню среднего содержания хлорофилла α на первом месте стоит Шошинский плес, на втором – Ивановский, на последнем – Волжский (табл. 39). Правда, разница между Ивановским и Волжским плесами небольшая. Шошинский же плес отличается значительно. Особенно заметно это стало в последние годы. Если в 1958 г. Шошинский плес был самым продуктивным только в августе, когда лишь здесь отмечались синезеленые, то в 1970–1974 гг. – уже на протяжении всего безледного периода, причем тоже, как правило, за счет синезеленых.

¹ SPU – условная пигментная единица, близкая к 1 г.

Рис. 14. Сезонные колебания содержания пигментов на некоторых станциях в 1973 (столбики со звездочкой) и 1974 гг.

1–3 – соответственно хлорофиллы α, b, c , 4 – каротиноиды, 5 – фео-пигменты. По оси ординат – концентрация пигментов: хлорофилл, фео-пигменты, мкг/л, каротиноиды, мк SPU /л; по оси абсцисс – месяцы.



Содержание пигментов фитопланктона на русловых и мелководных станциях в 1973 г.

Место отбора проб	Станция	15-24 у						28 У1-12 УII						6-14 X					
		а	б	с	к	φ	а	б	с	к	φ	а	б	с	к	φ	а	б	с
Верховье Волжского плеса:	23	34.5	2.8	15.4	28.8	13.6	58.9	8.6	13.6	38.8	9.6	11.4	0.9	3.1	8.6	2.2			
русло	26	14.8	3.1	8.5	12.9	2.8	43.7	4.3	6.6	27.8	3.6	4.8	0.5	2.2	3.4	1.3			
закрытое мелководье у бывш. оз. Видогошь	27	16.3	2.9	9.4	13.4	-	15.2	1.7	5.5	10.0	1.6	1.9	0.2	0.6	1.4	0.8			
Нижняя часть Волжского плеса:	25	8.7	1.3	3.6	8.3	2.4	29.9	2.1	7.2	22.4	3.3	44.4	0.9	12.6	29.6	1.8			
русло	17	21.2	3.7	13.5	21.4	2.3	30.0	0.7	3.0	20.2	1.6	33.6	0.8	5.9	22.8	5.0			
открытое мелководье против д. Скрылево	18	21.8	0.6	5.8	16.1	6.5	28.0	1.6	5.4	18.5	2.4	32.2	1.8	5.2	23.6	4.6			
Шошинский плес:	19	34.0	1.3	7.8	21.2	6.8	26.0	1.7	5.2	-	3.3	39.9	1.0	8.6	30.6	5.0			
русло	20	38.5	3.0	16.7	32.3	8.0	62.4	1.6	8.7	43.8	10.6	38.0	3.0	11.0	26.6	4.5			
открытое мелководье выше ж.-д. моста	21	23.2	2.3	8.4	16.6	5.5	61.0	4.3	21.0	51.5	0.1	38.3	2.0	8.6	38.6	4.3			
Иваньковский плес у д. Го-родиче:	22	28.7	2.5	12.5	24.0	3.9	61.2	0.9	12.4	31.9	0.4	-	-	-	-	-			
русло	14	23.1	1.1	7.7	14.7	5.0	24.8	0.2	2.4	16.4	0.3	14.9	0.4	3.2	10.3	2.6			
открытое мелководье на правой пойме	15	23.1	1.1	7.7	14.7	5.0	30.8	0.3	4.0	19.1	0	14.0	0.8	3.2	10.7	2.6			

Иваньковский плес близ Мошковицкого залива: ручья Мошковицкого ручья	11	24.6	1.3	5.9	16.0	3.6	20.4	0.4	3.2	12.6	2.8	14.0	0.4	4.6	9.6	2.1
	18	28.5	1.6	7.1	15.8	3.7	36.0	0	5.2	24.4	5.2	23.7	0.4	4.0	16.8	4.0
Средний участок Иваньков- ского плеса: русло	5	20.0	0.8	4.4	12.7	6.4	10.7	0.2	0.8	7.4	1.4	9.4	0.1	2.8	7.6	2.6
	9	16.3	1.0	2.6	10.6	3.0	21.3	0.5	0.2	11.3	0	11.3	0.6	2.8	8.2	1.5
мелководье на левой пойме	6	14.8	1.4	5.0	9.0	6.3	6.9	0	0	5.4	0.3	6.0	0.4	1.1	4.3	1.4
	10	20.6	1.2	4.8	11.4	3.6	46.0	0	5.4	30.4	0	10.0	0.7	1.6	6.6	1.8
Перетрусовское мел- ководье	7	23.3	0.6	5.3	15.0	7.1	6.1	1.1	2.4	5.4	0.2	2.5	0.8	1.3	1.3	0.2
	8	26.5	1.2	6.1	18.2	12.4	13.3	1.2	3.8	9.8	3.2	6.7	0.3	0.5	4.6	1.5
Нижний участок Иваньков- ского плеса: русло	1	12.6	0.7	3.4	9.9	3.3	24.9	0	1.6	16.7	4.4	5.0	0.6	1.9	4.2	2.1
	3	16.2	0.4	4.4	10.0	5.5	12.6	0.1	1.0	7.5	0.7	6.6	1.6	0.8	5.8	0.4
Коровинский залив	2	21.5	0.8	6.2	15.8	14.8	26.2	1.8	4.1	21.6	8.6	6.8	1.0	2.3	6.7	1.3
	4	15.4	0.3	2.2	10.0	8.5	10.6	0.8	4.0	8.5	2.3	3.8	0.7	2.3	4.1	1.0

Примечание. α, β, γ - хлорофилл, ϕ - феофигменты, мкг/л; К - каротиноиды, мкг SPU/л.

Т а б л и ц а 39

Содержание хлорофилла *C* в плесах водохранилища,
мкг/л (в среднем по русловым станциям)

Дата	Волжский плес	Шошинский плес	Иваньковский плес
1 9 5 8 г.			
17-21 V	10.7	11.1	9.1
8-14 VI	8.3	7.7	13.0
12-15 VII	16.1	11.4	15.1
10-13 VIII	13.2	31.1	15.9
3-15 IX	16.7	15.2	26.6
1 9 7 0 г.			
6-10 V	5.1	30.4	8.7
5-8 VI	11.1	30.1	8.2
30 VI-3 VII	10.3	18.3	10.5
4-6 VIII	9.0	24.6	6.1
4-6 IX	11.8	18.3	11.6
30 IX-4 X	7.6	24.8	3.7
30 X-2 XI	4.3	16.8	4.6
1 9 7 3 г.			
25-27 IV	4.1	-	4.8
15-24 V	21.7	30.8	18.8
12-18 VI	32.7	79.8	12.8
29 VI-12 VII	35.2	61.7	19.1
4-9 VIII	27.9	-	33.6
2-10 IX	20.2	49.2	14.1
6-14 X	16.8	38.2	10.2
1 9 7 4 г.			
9-11 V	12.8	21.6	16.3
17-22 V	9.6	52.8	17.1
5-9 VI	27.3	62.6	29.6
10-13 VII	10.1	68.6	11.6
24 VII-3 VIII	19.1	47.7	17.4
20-24 IX	15.3	40.0	9.5
23-27 X	7.8	14.7	6.2

Каротиноиды в расчете на единицу объема воды сопоставимы с хлорофиллом α (рис. 14). Обычно их концентрации немного ниже, чем хлорофилла, и отношение к/хл α составляет 0.7–0.8. Оно увеличивается до 0.90–0.95 только в середине лета, во время массового развития синезеленых. Более высокие величины этого отношения (>1) в период наблюдений не отмечались, что говорит об активном физиологическом состоянии иваньковского фитопланктона.

В довольно больших количествах обнаруживаются феопигменты-продукты распада хлорофилла (рис. 14). Их относительное содержание (от суммы с чистым хлорофиллом α) достигает 70%. Больше всего феопигментов повсеместно наблюдается весной и осенью, а в летний период – в проточных участках водохранилища, т.е. при наличии перемешивания, от которого главным образом зависит присутствие дериватов хлорофилла в освещенном слое воды [48, 52].

Содержание хлорофилла α в единице биомассы фитопланктона Иваньковского водохранилища составляет 3.6–4.6 мкг на 1 мг биомассы [59]. Оно более высоко, чем в соседнем Рыбинском водохранилище (1.7–3.7 мкг/мг [51]), что представляется обусловленным повышенной долей в общей биомассе иваньковского фитопланктона зеленых водорослей, особенно богатых хлорофиллом [146].

Фотосинтез фитопланктона

Фотосинтез фитопланктона характеризуется довольно высокими величинами. Его скорость на глубине около максимума (0–0.25 м) на разных станциях составляет 1–10 мгO₂/л, а в отдельных случаях достигает 11.7–12.3 мгO₂/л за сутки. Средние же для плесов величины фотосинтеза в течение большей части вегетационного периода составляют 1–3 мгO₂/л, а в пиках – 5–11 мгO₂/л в сутки (табл. 40). Еще выше величины фотосинтеза в „истинном“ максимуме (рассчитанного для области его светового насыщения), лучше отражающего, как известно, потенциальные возможности фитопланктона в отношении синтеза органического вещества.

Значительные скорости фотосинтеза обнаруживаются уже в первой половине мая. В июне же при массовом развитии диатомовых могут быть зарегистрированы величины, близкие к наибольшим за вегетационный сезон (табл. 40). Иногда к этому сроку бывает приурочен и главный пик в сезонном ходе фотосинтеза. Если затем в массе появляются синезеленые, как это наблюдается в последние годы в Шошинском плесе, а также на некоторых мелководьях других плесов, то преобладающим становится летний пик фотосинтеза – в июле или в августе. Начиная с сентября, интенсивность фотосинтеза постепенно падает и перед ледоставом даже в верхнем 0.25-метровом слое воды составляет не более десятых долей миллиграмма кислорода на литр в сутки. Величинами такого же порядка она характеризуется и ранней весной (апрель), сразу после таяния льда. В целом сезонная динамика фотосинтеза описывается типичной одно-

Т а б л и ц а 40

Интенсивность фотосинтеза в слое 0-0.25 м ($\text{mgO}_2/\text{л}$ в сутки)
в среднем по русловым станциям

Дата	Волжский плес		Шошинский плес		Иваньковский плес	
	0.25 м	максимум*	0.25 м	максимум	0.25 м	максимум
1958 г.						
17-21 V	0.99	-	1.70	-	1.97	-
8-14 VI	1.87	-	1.62	-	2.54	-
12-15 VII	2.10	-	2.72	-	1.99	-
10-13 VIII	1.96	-	2.76	-	1.94	-
3-15 IX	0.68	-	1.14	-	1.78	-
1970 г.						
6-10 V	0.95	1.30	3.24	4.08	1.52	1.81
5-8 VI	1.72	1.95	4.48	5.18	1.11	1.24
30 VI-3 VII	2.68	2.95	7.24	8.12	1.72	1.99
4-6 VIII	2.53	2.90	6.21	7.44	1.84	2.07
4-6 IX	1.85	3.54	3.92	7.67	2.89	4.64
30 IX-4 X	0.60	2.11	2.21	9.46	0.44	2.22
30 X-2 XI	0.27	0.63	0.74	1.80	0.28	0.95
1973 г.						
25-27 IV	-	0.82**	-	-	-	0.95**
15-24 V	3.0	3.82	2.26	2.63	2.10	2.81
12-18 VI	3.40	4.79	6.50	9.04	2.44	2.98
29 VI-12 VII	5.25	6.56	8.24	10.05	4.47	5.12
4-9 VIII	4.47	5.69	11.05	13.89	4.40	5.54
2-10 IX	-	4.05**	-	9.84**	-	2.83**
6-14 X	1.15	2.30	2.07	4.50	0.58	1.48

* Фотосинтез рассчитан для области светового насыщения,

** - по хлорофиллу α .

вершинной кривой с летним максимумом, хотя и приуроченным к определенному месяцу и часто довольно растянутым, но выраженным более резко, чем на аналогичных кривых для биомассы и пигментов фитопланктона.

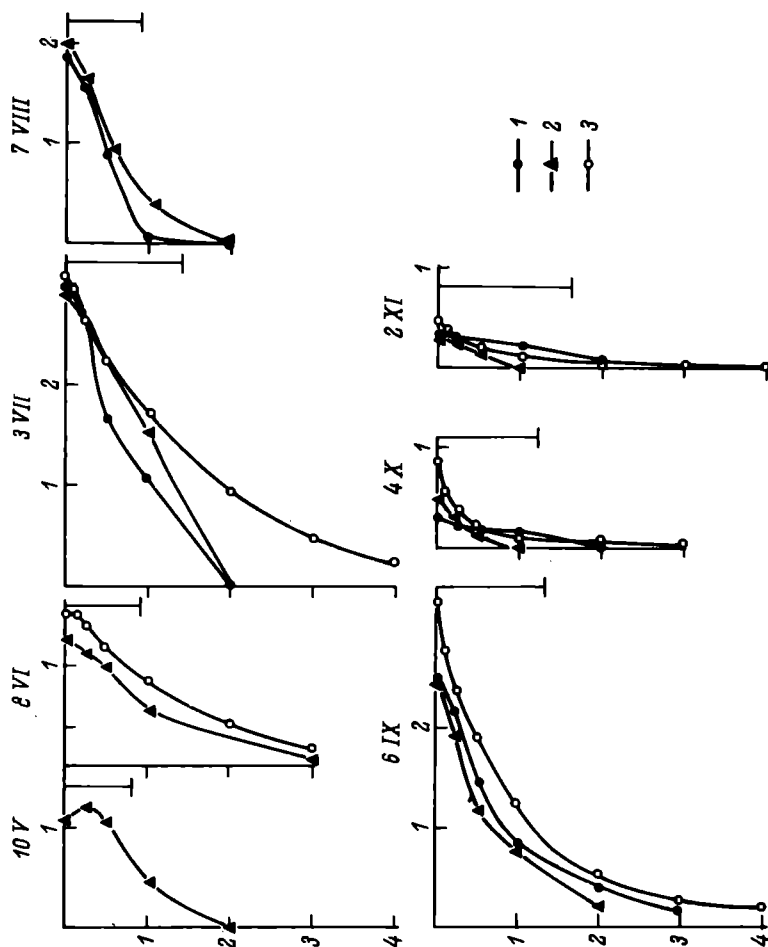
Из-за небольшой прозрачности воды (табл. 41) максимум фотосинтеза не опускается глубже 0.25 м. Чаше всего он располагается в подповерхностном 10-сантиметровом слое. Это видно из опытов „in situ” (рис. 15) и, кроме того, подтверждается результатами расчета энергии подводной радиации. Фотосинтез улавливается (кислородным методом при чувствительности ± 0.02 мгО₂/л) до глубины 3 м. Однако существенные его скорости, определяющие величину интегральной первичной продукции под 1 м², отмечаются лишь в верхнем метровом слое. В пасмурные дни, когда поступление солнечной радиации незначительно, фотосинтез распространяется только до 0.5–1 м, и основная часть продукции органического вещества создается в слое 0–0.5 м. Распределение фотосинтеза по глубинам определяется главным образом условиями подводного освещения и мало зависит от характеристик фитопланктона и воды на разных горизонтах. Последние, вероятно, весьма близки в пределах всей эвфотной зоны, на что указывает сходство вертикального профиля фотосинтеза, полученного как на пробах с различных глубин, так и на одной осредненной пробе.

Интегральная первичная продукция в целом столбе воды измеряется величинами порядка 0.3–6.7 г О₂/м² в сутки (табл. 42). Величины менее 1 г О₂/м² наблюдаются только ранней весной (апрель) и поздней осенью (октябрь). В мае и сентябре они составляют 1–2 г О₂/м², а в летние месяцы, как правило, – более 3 г О₂/м² за сутки. По этому показателю (табл. 42) не заметно столь существенной разницы между отдельными участками водохранилища, а также в разные годы как по интенсивности максимального фотосинтеза (табл. 40). Данные по первичной продукции в расчете на 1 м² не позволяют выявить закономерное различие уровня продуктивности плесов, а также его повышение в последние годы.

Подобное несоответствие между первичной продукцией под 1 м² и интенсивностью максимально возможного в единице объема воды фотосинтеза считается одним из признаков высокопродуктивных водоемов [223]. Это обуславливается тремя основными факторами: обеспеченностью фитопланктона питательными веществами, фотосинтетической активностью единицы биомассы и эффектом самозатенения. В Иваньковском водохранилище вероятнее всего имеет место эффект самозатенения. Об этом свидетельствуют пониженные величины прозрачности воды (табл. 41) и соответственно первичной продукции под 1 м² (табл. 42) при обильном развитии фитопланктона, например в 1973 г. по сравнению с 1970 г. во всем водохранилище, а в оба эти года – в Шошинском плесе по сравнению с Волжским и Иваньковским. Уменьшение фотосинтетической способности фитопланктона, связанное с повышенной плотностью его клеток в расчет на единицу объема воды [111], навряд ли имеет существенное зна-

Рис. 15. Вертикальный профиль фотосинтеза.

1 - опыты „in situ” на пробах, взятых с горизонтов экспонирования склянок, 2 - опыты „in situ” на пробах, взятых интегрально с 0-2 м, 3 - фотосинтез, рассчитанный по данным опытов в инкубаторе, энергии солнечной радиации и прозрачности воды. По оси ординат - глубина, м; по оси абсцисс - фотосинтез, $\text{mgO}_2/\text{л}$ в сутки. Вертикальная линия справа - прозрачность, м.



Т а б л и ц а 41

Показатели светового режима

8

Дата	Волжский плес			Дата	Шошинский плес			Дата	Иваньковский плес		
	радиация	прозрачность	цветность		радиация	прозрачность	цветность		радиация	прозрачность	цветность
1970 г.											
7-9 V	358	1.1	60	10 V	414	0.6	60	6-7 V	460	0.9	60
5-6 V1	526	1.1	60	5 V1	522	0.8	60	6-8 V1	568	1.0	70
1-2 VII	511	1.4	70	2 VII	451	0.8	70	30 V1-3 VII	415	1.3	70
5-6 VIII	546	1.0	60	6 VIII	480	0.5	50	4-5 VIII	553	1.0	60
5-6 IX	120	1.1	40	6 IX	110	0.6	40	4-6 IX	172	1.2	50
1-2 X	40	1.4	50	2 X	34	0.8	70	30 IX-4 X	33	1.3	60
31 X-2 XI	69	1.7	40	2 XI	60	1.2	60	30 X-2 XI	47	1.8	40
1973 г.											
27 IV	262	1.2	-	-	-	-	-	25-26 IV	219	0.9	-
18-24 V	408	1.1	60	20 V	483	0.7	60	15-18 V	288	1.0	60
16 V1	303	0.8	-	18 V1	310	0.5	-	12-15 V1	448	0.8	-
29 V1-1 VII	412	1.0	60	30 V1	430	0.4	60	2-12 VII	546	0.8	60
5-7 VIII	346	1.1	-	7 VIII	384	0.5	-	4-9 VIII	356	0.9	-
9-8 IX	94	1.0	-	3 IX	83	0.4	-	2-10 IX	180	0.8	-
11-14 X	116	1.2	40	12 X	99	0.8	50	6-10 X	119	1.0	50

П р и м е ч а н и е. Единицы измерения: радиация, кал./см² в сутки; прозрачность по диску Секки, м; цветность, град. платиново-кобальтовой шкалы в среднем за дни наблюдений.

113

Т а б л и ц а 42

Первичная продукция фитопланктона, г O_2/m^2 в сутки
(в среднем по данным русловых станций)

Дата	Волжский плес	Шошинский плес	Иваньковский плес
1958 г.			
7-21 У	1.34	2.22	3.46
8-14 У1	2.60	1.56	4.89
12-15 У1	4.67	6.50	8.12
10-13 УШ	1.91	2.11	1.66
3-15 1Х	0.80	1.37	2.16
1970 г.			
6-10 У	1.27	2.29	1.90
5-8 У1	2.30	3.53	1.50
30 У1-3 УII	3.89	5.30	2.47
4-6 УIII	3.29	4.07	2.45
4-6 1Х	1.97	2.17	3.38
30 1Х-4 Х	0.72	1.46	0.57
30 Х-2 Х1	0.31	0.51	0.37
1973 г.			
25-27 1У	0.74	-	0.66
15-24 У	3.66	1.74	2.61
12-18 У1	3.15	3.98	2.80
29 У1-12 УII	6.11	4.62	5.64
4-9 УIII	5.82	6.68	4.46
2-10 1Х	1.82	1.78	1.53
6-14 Х	1.73	1.45	0.79

П р и м е ч а н и е. Полученные в 1958 г. величины завышены в 1.4-1.5 раза для Волжского и Иваньковского плесов и в 2 раза - для Шошинского, поскольку в расчетах исходили из данных глубоководных станций и не учтены размеры участков с глубинами меньше эвфотной зоны.

чение, поскольку интенсивность фотосинтеза (табл. 40) изменяется в большинстве случаев соответственно биомассе (хлорофиллу) фитопланктона (табл. 39). По-видимому, не играет большой роли и лимитирование фотосинтеза недостатком питательных веществ. Воды водохранилища достаточно богаты биогенными элементами (см. гл. III), чтобы удовлетворить потребности обитающего там фитопланктона. Только при максимальном его развитии бывает истощение таких соединений, как растворенная углекислота, минеральные формы азота и фосфора (см. гл. III). Однако, учитывая высокую скорость биохимических процессов, в частности деструкции (см. гл. IV) и оборачиваемости фосфатов [21, 22], можно полагать, что даже в этих условиях фитопланктон не сильно страдает из-за недостатка биогенных веществ, которые могут перехватываться им сразу же по мере поступления в воду.

Общая характеристика продуктивности фитопланктона

Соотношение между интенсивностью фотосинтеза и биомассой водорослей (рис. 16) или содержащимся в них хлорофиллом (рис. 17) рассмотрено на примере данных 1970 и 1973 гг. Были взяты величины фотосинтеза в „истинном” максимуме (рассчитанного для области его светового насыщения), причем относящиеся только к периоду с июня по август, поскольку положенная в основу расчетов зависимость между фотосинтезом и энергией радиации [148] получена на пробах летнего фитопланктона. Эти величины представляют более соответствующими максимально возможному фотосинтезу, чем измеренные на глубине 0.25 м, где энергия радиации часто оказывалась ниже относящейся к области его светового насыщения.

Интенсивность фотосинтеза в расчете на единицу биомассы измеряется величинами порядка 0.6–0.7 $\text{мгO}_2/\text{мг}$, а на единицу хлорофилла – около 0.2 $\text{мгO}_2/\text{мкг}$ за сутки (рис. 16, 17). Значения фотосинтеза несколько уменьшаются по мере повышения плотности фитопланктона, особенно если сопоставлять их с биомассой. В связи с последним можно полагать, что одной из причин ослабления фотосинтетической активности единицы биомассы фитопланктона с увеличением его плотности является снижение содержания хлорофилла в клетках водорослей. На это уже указывает больший разброс данных, иллюстрирующих соотношение между фотосинтезом и биомассой, по сравнению с данными для фотосинтеза и хлорофилла. В частности, повышенной интенсивностью фотосинтеза характеризуется фитопланктон с большим количеством зеленых водорослей (более 50% от общей биомассы), которые, как упоминалось, особенно богаты хлорофиллом (рис. 16). По фотосинтетической же активности единицы количества хлорофилла (рис. 17) эти пробы почти не выделяются.

Довольно высокими величинами измеряется эффективность утилизации энергии солнечной радиации, падающей на водоем, в процес-

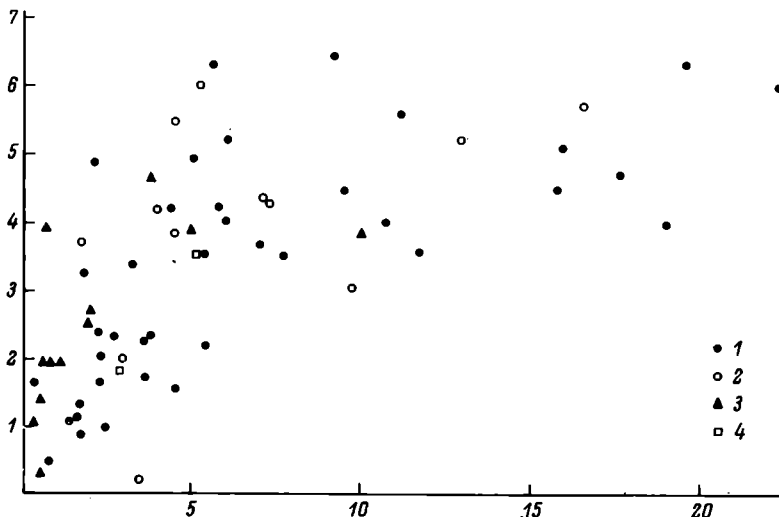


Рис. 16. Соотношение между интенсивностью фотосинтеза и биомассой фитопланктона.

1 - пробы, содержащие >50% диатомовых, 2 - >50% синезеленых, 3 - >50% зеленых, 4 - >50% пиррофитовых. По оси ординат - фотосинтез, $\text{mg O}_2/\text{л}$ в сутки; по оси абсцисс - биомасса, $\text{mg}/\text{л}$.

се фотосинтеза фитопланктона: 0.3–0.8% от энергии общего солнечного излучения, а отдельные значения достигают 1.5% (табл. 43). Они выше, чем в 1958 г.: 0.2–1.2% по отношению к энергии видимой радиации или около 0.1–0.6% по отношению к общей радиации [143]. Такими, как в 1973 г., величинами эффективности утилизации солнечной энергии характеризуются водоемы эвтрофного типа [27].

Первичная продукция фитопланктона всего водохранилища (182 тыс. т) составляет основную часть (78%) общего количества органического вещества (246 тыс. т), синтезируемого водными растениями (табл. 44). Если рассматривать каждый плес отдельно, то в Ивановском и Волжском плесах за счет фитопланктона создается более 80% органического вещества (83 и 89% соответственно), а в сильно заросшем Шошинском - только 67%. В прибрежной же полосе с глубинами до 1 м, более половины площади которой занято различными видами воздушно-водных растений, а также телорезом из плавающих, сплавами, деревьями и кустарниками (см. гл. VIII), первичная продукция фитопланктона уступает продукции макрофитов, особенно если в расчет принять только незаросшую акваторию (табл. 44). Здесь первичная продукция фитопланктона даже при интенсивном его развитии невелика из-за ограничивающего эвфотной зоны дном. В зарослях же она совсем мала, поскольку

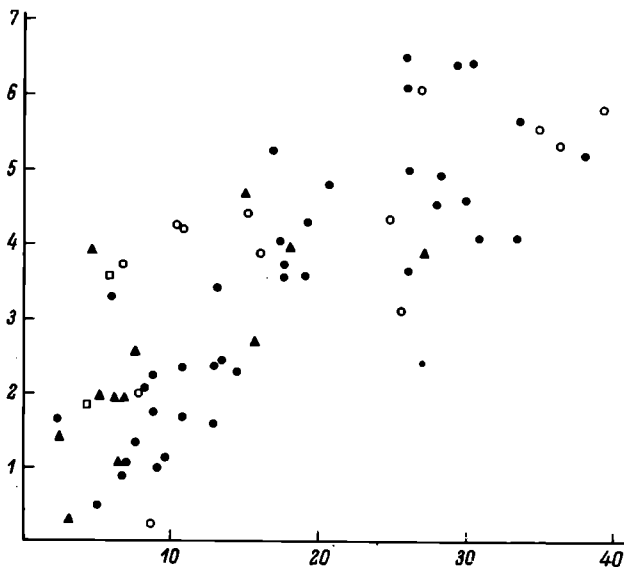


Рис. 17. Соотношение между интенсивностью фотосинтеза и содержанием хлорофилла α .

По оси абсцисс - хлорофилл α , мкг/л. Остальные обозначения те же, что на рис. 16.

ку водоросли там развиваются слабо и их фотосинтез лимитируется недостатком света. Только на участках с глубинами 1–2 м, где макрофиты представлены погруженными и плавающими растениями со сравнительно небольшой фитомассой, продукция органического вещества фитопланктона явно преобладает.

Ниже сведены средние по водохранилищу величины основных показателей, характеризующих продуктивность фитопланктона (табл. 45). Обращает на себя внимание тенденция их повышения, особенно в последние годы. С 1958 по 1970 г. эти показатели изменились мало. Несколько уменьшилась общая биомасса фитопланктона при более высоком, однако относительном содержании синезеленых, получивших широкое распространение в Шошинском плесе. Немного повысились концентрации хлорофилла и интенсивность фотосинтеза, причем тоже за счет Шошинского плеса. В 1973 г. повышение отмеченных характеристик наблюдалось уже во всех плесах, но по-прежнему особенно в Шошинском, что связано главным образом с усилившимся „цветением“ воды синезелеными. В результате средняя для водохранилища биомасса фитопланктона увеличилась более чем в 3 раза по сравнению с 1970 г., содержание хлорофилла – в 2.5 раза, интенсивность максимального фотосинтеза в единице

Т а б л и ц а 43

Эффективность утилизации общей солнечной радиации
при фотосинтезе фитопланктона, %

Дата	Волжский плес	Шошинский плес	Иваньковский плес
1 9 7 0 г.			
6-10 У	0.12	0.19	0.14
5-8 У1	0.15	0.24	0.09
30 У1-3 УII	0.27	0.41	0.21
4-6 УIII	0.21	0.29	0.16
4-6 1X	0.58	0.69	0.69
30 1X-4 X	0.53	1.51	0.61
30 X-2 X1	0.16	0.30	0.28
6 У-2 X1	0.31	0.56	0.32
1 9 7 3 г.			
25-27 1У	0.10	-	0.10
15-24 У	0.33	0.13	0.32
12-18 У1	0.36	0.45	0.22
29 У1-12 УII	0.52	0.38	0.36
4-9 УIII	0.59	0.64	0.44
2-10 1X	0.68	0.75	0.30
6-14 X	0.52	0.51	0.23
25 У-14 X	0.49	0.52	0.31

объема воды и первичная продукция под 1 м² - почти вдвое. В 1974 г., судя по концентрации хлорофилла (табл. 45), а также весьма высоким величинам фотосинтеза и биомассы фитопланктона на некоторых станциях Волжского и Иваньковского плесов, отмеченным Л.В. Тарасенко и Л.М. Саппо [177], эти показатели оставались, по-видимому, на том же уровне.

Основной причиной повышения продуктивности фитопланктона следует считать увеличение концентрации биогенных элементов, в частности наиболее эффективных для водорослей соединений фосфо-

Т а б л и ц а 44

Сравнительная характеристика первичной продукции
фитопланктона и высшей водной растительности в 1973 г.,
органического вещества

Плес	Глубина, м	Площадь участка, м	Площадь зарослей, км ²	Первичная продукция		
				макро- фитов	фито- планкто- на всего участка	фито- планкто- на участ- ка без зарослей
Волжский	0-1	17.3	9.5	6661	4446	2006
	1-2	14.0	3.5	332	7196	5388
	2-3	12.0	-	-	7639	7639
	>3	45.0	-	-	35863	35863
В целом		88.3	-	6993	55144	50896
Шошинский	0-1	59.5	38.2	34192	24941	8918
	1-2	28.5	4.9	452	21434	17753
	2-3	17.0	-	-	14603	14603
	>3	16.5	-	-	15085	15085
В целом		121.5	-	34644	76063	56359
Иваньковский	0-1	20.2	15.0	12038	4286	1102
	1-2	16.5	5.2	455	6888	4697
	2-3	15.0	-	-	7866	7866
	>3	65.5	-	-	41805	41805
В целом		117.2	-	12493	60845	55470

П р и м е ч а н и е. При пересчете первичной продукции, выраженной в кислороде, на органическое вещество использовался коэффициент 0.9375 [27].

Показатели продуктивности фитопланктона
(средневзвешенные за безледный период)

Плес	Биомасса, мг/л			Хлорофилл, мкг/л		Интенсивность фотосинтеза около максимума (0.25 м), мгО ₂ /л в сутки	Первичная продукция, гО ₂ /м ² в сутки
	диатомовые	сине-зеленые	общая	суммарный	α		
1 9 5 8 г.							
Волжский	2.10	0.02	2.33	10.9	-	1.20	1.81
Шошинский	3.40	0.77	4.63	12.3	-	1.57	2.15
Иваньковский	4.76	0.06	4.95	13.6	-	1.67	3.09
Водохранилище в целом	3.54	0.31	4.08	12.5	-	1.50	2.40
1 9 7 0 г.							
Волжский	1.55	0.03	2.01	-	9.0	1.68	2.19
Шошинский	2.63	2.11	5.42	-	23.0	4.41	3.03
Иваньковский	1.31	0.04	2.16	-	7.8	1.49	1.93
Водохранилище в целом	1.82	0.76	3.27	16	13.3	2.63	2.41
1 9 7 3 г.							
Волжский	6.46	1.23	9.82	-	24.4	3.55	3.62
Шошинский	4.77	12.40	19.84	-	53.5	7.00	3.63
Иваньковский	3.22	2.27	6.54	-	18.2	3.04	3.00
Водохранилище в целом	4.48	5.55	11.89	-	31.8	4.65	3.40
1 9 7 4 г.							
Волжский	-	-	-	-	15.9	-	-
Шошинский	-	-	-	-	47.8	-	-
Иваньковский	-	-	-	-	15.2	-	-
Водохранилище в целом	-	-	-	-	26.7	-	-

ра (см. гл. III). Правда, прямыми доказательствами это подтверждается не всегда. Положительный эффект биогенных элементов прослеживается локально, однако он не связан с непосредственной близостью источника их поступления. Представляется, что в большей степени его проявление зависит от местных гидрологических условий, таких как степень изолированности участка и интенсивность водообмена его с остальным водоемом. Например, верховье Волжского плеса (ст. 27) никогда не выделяется повышенным уровнем продуктивности фитопланктона, несмотря на то, что сюда в большом объеме сбрасываются стоки г. Калинина. Это может быть обусловлено высокой проточностью участка и быстрым разбавлением его вод водами Волги, судя по всем показателям у пос. Мигалово (табл. 46) достаточ-

Т а б л и ц а 46

Показатели продуктивности фитопланктона Волги
выше Калинина (1973 г.)

Дата	Биомасса				Хлоро- филл „а“, мкг/л	Фотосин- тез в максиму- ме, мгО ₂ /л в сутки
	диатомо- вые	синезеле- ные	зеленые	общая		
22 V	0.90	0.01	0.21	1.26	5.6	1.67
28 VI	0.43	0.00	0.38	1.20	9.0	3.46
6 VII	-	-	-	-	5.5	2.18
4 IX	0.17	0.07	0.21	0.47	4.1	0.82*
4 X	-	-	-	-	-	0.38

* Фотосинтез рассчитан по хлорофиллу.

но чистыми. Из сильно изолированного малопроточного Шошинского плеса биогенные вещества выносятся медленно. Вероятно, будучи многократно использованными в процессе обмена вещества водных растительных организмов, они усиливают развитие фитопланктона и увеличивают первичную продукцию. Этому же способствует мелководность плеса, вследствие которой основная часть его водной массы лежит в пределах эвфотной зоны, и таким образом практически весь обитающий здесь фитопланктон может активно фотосинтезировать.

Незначительный вынос вод из Шошинского плеса подтверждается наблюдениями за фитопланктоном на расположенных вокруг станциях (рис. 18). Ниже плеса (ст. 23а, 18) не заметно существенных изменений по сравнению с вышележащими станциями ни в интенсивности фотосинтеза и степени развития фитопланктона, ни в его видовом составе.

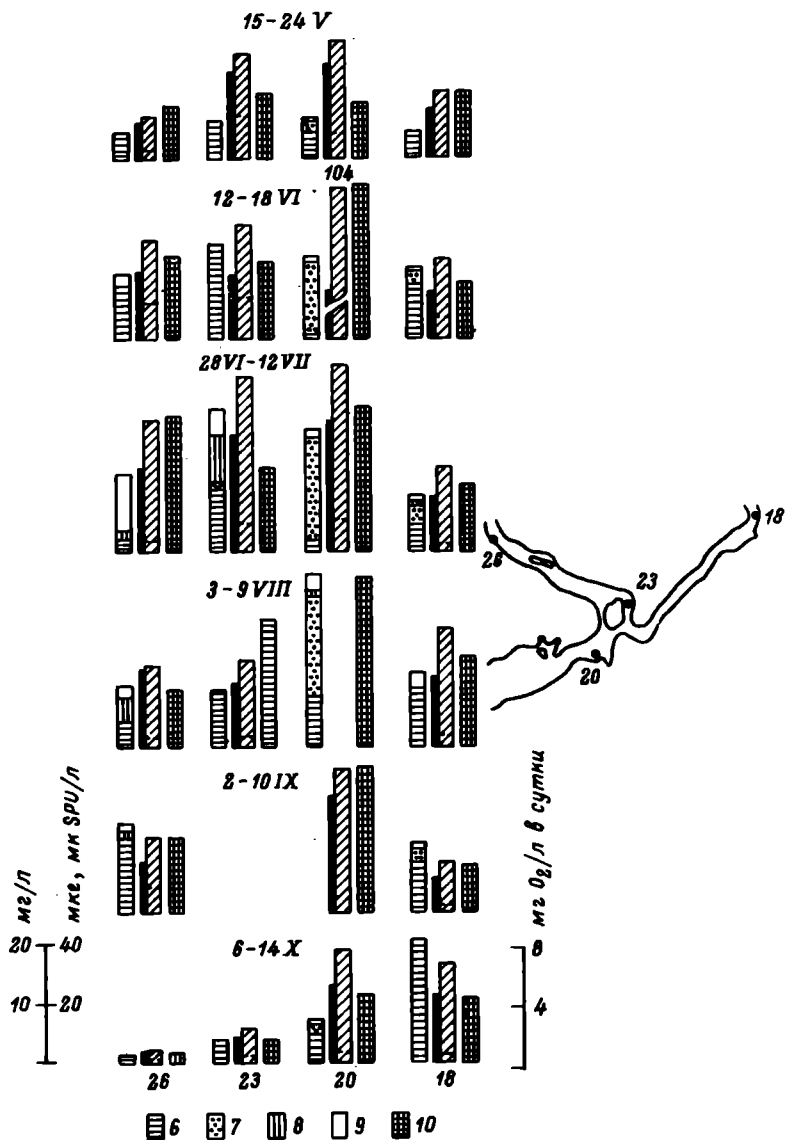


Рис. 18. Продуктивность фитопланктона на участках водохранилища выше и ниже Шошинского плеса.

6 - диатомовые, 7 - синезеленые, 8 - зеленые, 9 - прочие, 10 - фотосинтез. Остальные обозначения те же, что на рис. 14.

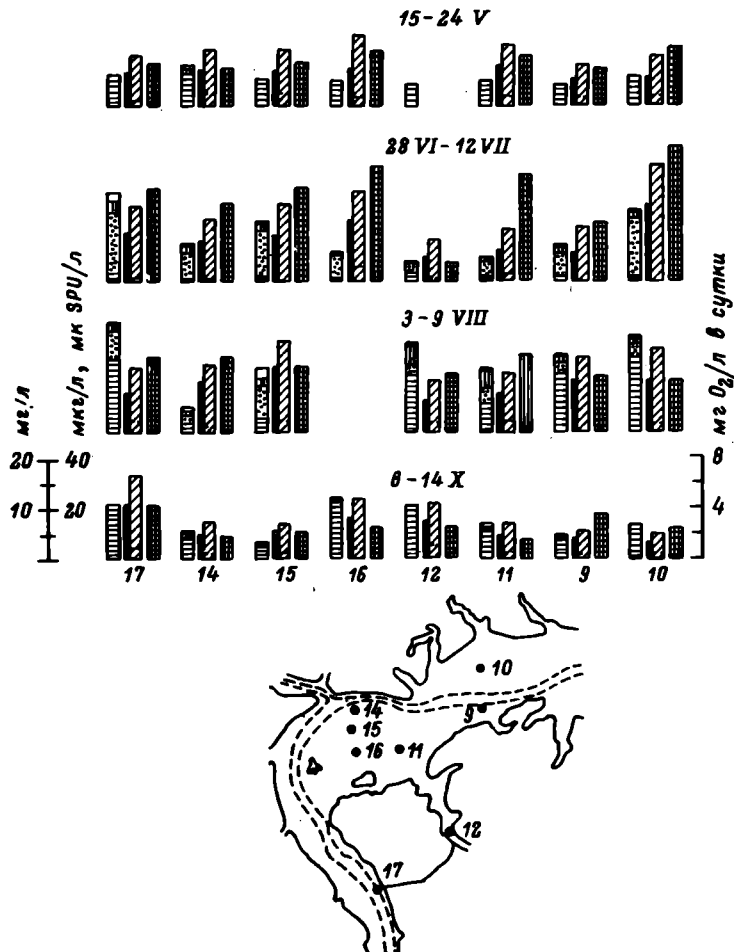


Рис. 18. Продуктивность фитопланктона на границе зоны распространения теплых вод Конаковской ГРЭС.

Обозначения те же, что на рис. 14 и 18.

Тепловые сбросы Конаковской ГРЭС, с вводом в строй которой совпало появление признаков повышения трофии водохранилища, пока не обнаруживают существенного влияния на первичную продукцию фитопланктона. При кратковременном подогреве в процессе прохождения воды через агрегаты станции (8-10 мин), а также всего пути до водохранилища (водоотводящего канала и Мошковичского залива - около 8 ч) фотосинтетическая способность фитопланктона, судя по интенсивности фотосинтеза [147] и пигментам [49], существ-

венно не меняется. Только в отдельные жаркие дни июля и августа, когда в агрегаты ГРЭС поступает вода с температурой выше 25°, возможно нарушение пигментного аппарата и фотосинтезирующей деятельности водорослей. Не заметно признаков направленного воздействия тепла на первичную продукцию и на границе зоны распространения термального потока (рис. 19). В пределах зоны выделяются высокой продуктивностью фитопланктона лишь находящиеся в стороне от основной струи теплых вод мелководья (ст. 16) с постоянно повышенной температурой. Вероятно, здесь имеет место эффект длительного подогрева, который проявляется в условиях специальных экспериментов [145] или в небольших водоемах-охладителях с напряженным термическим режимом [28, 34].

Среди всех водохранилищ Волжского каскада Иваньковское выделяется самой высокой продуктивностью фитопланктона [144]. В последние годы его уровень повышается. Если, согласно существующим градациям по этому признаку [27, 216], в 1958 г. водохранилище можно было классифицировать как типичное мезотрофное, в 1970 г. – с признаками эвтрофии, то в 1973–1974 гг. – как явное эвтрофное. Особенно отчетливо это прослеживается по хлорофиллу, концентрации которого в настоящее время измеряются величинами, характерными для умеренно эвтрофных водоемов.

ВЫСШАЯ ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

С момента наполнения Иваньковского водохранилища было начато изучение процесса формирования гидрофильной растительности. Большие работы в этом направлении выполнены Ю.Д. Шмелевой [202, 203] и А.В. Калининой [73, 74]. В 50-х годах наиболее подробно изучил зарастание мелководий искусственных водоемов А.А. Потапов [139, 140]. Начиная с 1957 г. и до настоящего времени сотрудниками Института биологии внутренних вод АН СССР проводились постоянные наблюдения за процессами формирования и смен растительности [208-211].

Флористический состав растительности

Первый обзор флоры Иваньковского водохранилища был составлен нами в 1966 г. [210]. За прошедшее время список видов уточнялся, но сколько-нибудь существенных изменений в составе флоры не произошло. К настоящему времени на мелководьях Иваньковского водохранилища зарегистрировано 277 видов растений, относящихся к 59 семействам. Из них наибольшим количеством видов представлены 10 семейств: Cyperaceae - 27, Poaceae - 22, Ranunculaceae - 12, Salicaceae - 12, Potamogetonaceae - 12, Polygonaceae - 11, Scrophulariaceae - 8, Asteraceae - 8, Juncaceae - 7, Lamiaceae - 6. Остальные 49 семейств, т.е. более 80%, представлены во флоре искусственного водоема 2-3 видами. Однако среди них находятся семейства типично водных растений, таких как Ceratophyllaceae, Nymphaeaceae, Hippuridaceae, Butomaceae, Hydrocharitaceae, Lemnaceae, Typhaceae и др. Именно небольшое число видов этих семейств играет основную роль в сложении растительного покрова литорали водохранилища.

Анализируя флору по экологическому составу, можно отметить, что по числу видов наиболее многочисленны группы растений влажных и умеренно увлажненных местообитаний (гигрофиты и мезофиты),

тогда как собственно водные и прибрежноводные растения (гидатофиты и гидрофиты) составляют 35% от флоры водоема.

Экологическая группа	Число видов	% от общего состава
Гидатофиты	39	18
Гидрофиты	40	18
Гигрофиты	92	40
Мезофиты	56	24

Однако мезофильные и гигрофильные виды не господствуют в зоне мелководий, а приспособились к своеобразным условиям переменного обводнения, единично встречаются также в фитоценозах гидрофитов. Список растений, отмеченных в водохранилище, приводится в приложении.

При обследовании мелководий Иваньковского водохранилища нами найдены новые для Калининской обл. виды: *Potamogeton friesii* Rupr. (правый берег Волги, залив у с. Городня), *P. trichoides* Cham et Schlecht (правый берег Волги, залив у дома отдыха „Игуменка“), *Alisma gramineum* Lj. (залив по р. Шоша близ пристани Тешилово), *Utricularia neglecta* Lehm. (Конаковский район, залив у дер. Федорово), *Oenothera biennis* L. (левый берег Волги близ дер. Лисицы), *Trapa natans* L. (Конаковский район, залив у дер. Новоселье). Кроме того, на мелководьях водохранилища неоднократно были обнаружены *Leersia oryzoides* (L.) Sw. и *Aristolochia clematitis* L., не приводимые для Калининской обл. М.Л. Невским.

Для пяти редких в области видов установлены новые местонахождения: *Nuphar pumila* (Timm) D.C. – Конаковский район, залив у дер. Федорово, *Rumex pseudonotronatus* Borb. – р. Созь у дер. Хорошево; *Utricularia minor* L. – Кимрский район, в прибрежье острова Карлуша, залив в устье р. Шоша; *Potamogeton pusillus* L. – р. Созь у пос. 1-е Мая, Конаковский район в Мошковичском заливе; *Zannichellia palustris* L. – залив по р. Бабня, залив по р. Шоша.

Формирование растительности

В настоящее время растительность Иваньковского водохранилища представлена вполне сложившимися структурно обособленными ассоциациями прибрежноводных и водных растений, строго приуроченных к определенным биотопам. Однако сукцессионные процессы, интенсивно начавшиеся с момента создания водоема, продолжают и в настоящее время. Для первых лет существования водохрани-

лица А.В. Калинина [73] выделяет следующие три стадии развития растительности.

Первая стадия. В первые два года благодаря богатству вод биогенными элементами и обилию зачатков водных растений на защищенных мелководьях в массе встречались нитчатые водоросли и свободноплавающие погруженные растения (элодея, роголистник, ряски).

Вторая стадия характеризуется распространением зарослей широколистного воздушно-водного разнотравья (частуха подорожниковая, стрелолист, омежник). Из погруженных видов в этот период разрастаются рдесты и на некоторых участках элодея. Эта стадия хорошо выражена во второй и третий годы существования водохранилища.

Третья стадия. В первые же годы происходит подготовка смены широколистного разнотравья рогозом. Массовое распространение рогоза А.В. Калинина выделяет как третью стадию развития растительности. Сообщества рогоза, тростника и манника большого начали формироваться к тому времени, когда мелководья в основном уже были заняты амфибийными растениями. Поэтому третья стадия в отличие от двух предыдущих характеризуется началом острых конкурентных взаимоотношений. А.В. Калинина предполагала, что в результате борьбы сообщества рогоза должны вытеснить заросли других воздушно-водных растений. Однако гидрологический режим Иваньковского водохранилища оказался благоприятным для довольно распространенного эдификатора прибрежных сообществ — манника большого. Последний начал вытеснять как заросли широколистного разнотравья, так и возникающие сообщества рогоза. А.А. Потапов [139] констатировал, что на 13-м году существования Иваньковского водохранилища на мелководьях наступает полное господство зарослей манника. В постоянно обводненной зоне преобладают сообщества урути, рдестов и элодеи. Поскольку заросли рогоза так и не достигли массового распространения, нам кажется, что третью стадию зарастания нужно характеризовать не как рогозовую (по утверждению А.В. Калининой), а как стадию господства узколистного полупогруженного разнотравья. Массовое распространение растений этой группы мы наблюдали и в 1957 г.

Четвертая стадия. В настоящее время в развитии растительности покрова Иваньковского водохранилища в результате эндогенных процессов наступила четвертая стадия, характеризующаяся массовым распространением сообществ болотных растений и образованием сплавин.

Описанный процесс смен сообществ не на всех мелководьях водоема шел по одному типу и одинаковыми темпами. Для первых лет существования водохранилища Ю.Д. Шмелева [203] и А.В. Калинина [174] отмечали различия в зарастании мелководий Иваньковского, Шошинского и Волжского плесов. На Шошинском и Волжском участках вследствие выклинивания подпора вод и неглубокого затопления частично сохранилась прибрежная и водная растительность.

Поэтому процессы формирования и смен проходили более быстрыми темпами. В Ивановском же плесе основные площади мелководий расположены на второй надпойменной террасе, где не было такого обилия сформированных гидрофильных фитоценозов. Процессы сукцессии на этих участках протекали с первых этапов сингенеза. Кроме различия этапов зарастания мелководий отдельных плесов с первых же лет на Ивановском водохранилище наметилось различие растительности заливов по ручьям и речкам и заливов без притоков. Благодаря обилию зачатков и частично сохранившимся сообществам гидрофитов верховья заливов с притоками зарастают интенсивнее, растительный покров их в первые годы характеризуется более поздними стадиями сукцессии, чем заливов без притоков.

Различия в зарастании этих заливов наблюдаются и в последние годы. Но если на первых этапах сукцессии реки обеспечивали мелководья зачатками водных растений и тем ускоряли процесс сингенеза, то в более поздний период впадающие притоки обогащали верховья заливов вносимыми минеральными солями [139] и тем самым предотвращали процесс заболачивания заливов. Неоднотипен в настоящее время растительный покров и по всей площади водохранилища. Так, растительность мелководий в верхнем речном участке водохранилища (Волжский плес) находится на более раннем этапе сукцессии, чем другие участки, несмотря на то, что на начальных стадиях процесс формирования растительности проходил здесь быстрее. Ежегодно весенний паводок, наблюдающийся в верховьях водохранилища, обогащает грунты минеральными наносами и задерживает их заболачивание.

Распределение растительности

Волжский плес по характеру зарастания можно разделить на три части: от Калинина до с. Лисицы, от с. Лисицы до устья р. Шоши и от Шоши до устья р. Сози.

Первый, верхний, участок представляет собственно глубоководную реку с обрывистыми берегами. Подпор уровня в нем незначителен, затоплены лишь пойменные низины впадающих ручьев и речек. Паводковыми водами и волной от проходящих судов размываются отвесные берега, что препятствует закреплению водных растений. Лишь кое-где вдоль обрывистого побережья на обнаженном грунте встречаются отдельные гидрофильные и сорные виды. В некоторых местах с более пологими берегами у уреза воды имеется узкая полоска крупносочиника, представленная фитоценозами осоки острой. Иногда такое побережье нацело зарастает кустами ив, которые сплошной стеной тянутся вдоль русла. В этом случае пояс макрофитов или совершенно отсутствует, или же представлен небольшими зарослями манника большого, куртинками камыша озерного и рдеста гребенчатого. По затопленным долинам небольших речек, таких как Орша и Инюха, зона мелководий невелика, однако все фитоценозы

вполне сформированы и расположены поясно. Обогащение грунтов во время весеннего паводка аллювием задерживает процесс заболачивания прибрежья.

Второй, средний, участок Волжского плеса характеризуется наличием больших площадей мелководий. Литораль с глубинами до 2 м занимает около 50% его площади. На этом участке волжские воды затопили все пойменные озера и понижения. В результате вдоль бывшего русла возникли мелководья, отделенные от него цепью островов и полуостровов. До глубины не более 0,5 м они заняты крупноосочниками и сообществами хвоща приречного. В более глубоких участках защищенной литорали, таких как мелководья между селами Горки и Городня, представлены сообщества всех растительных поясов. Степень изолированности участка определяет тип зарастания его прибрежья. В самых верховьях залива, начиная от берега, можно проследить широкие полосы следующих формаций, сменяющих друг друга с нарастанием глубины: осоки острой, хвоща приречного, телореза алоэвидного, кувшинки чистобелой. Ближе к устьевым участкам заливов сообщества хвоща замещаются сообществами манника большого, а заросли телореза фитоценозами урути и рдеста пронзеннолистного. На мелководьях левобережья в районе затопленного оз. Видогощь зарастание настолько интенсивно, что привело к образованию манниковых и хвощевых сплавин. В окнах между плавающими коврами разрастаются фрагменты ассоциаций телореза и кувшинки.

В средней части волжского плеса имеются и менее изолированные мелководья, лежащие вдоль основного русла, часто не отделенные от него островами. Во время весеннего паводка на таких участках скорости течений значительно ниже, чем на русловых, благодаря чему здесь ежегодно происходит аккумуляция взвешенных частиц. Ежегодное отложение аллювия и обогащение грунтов способствуют интенсивному развитию доминантов, требовательных к минеральному питанию. В этом случае зона погруженных растений представлена сплошными полями рдеста блестящего, среди воздушно-водной растительности преобладают фитоценозы манника большого.

Своеобразен растительный покров протоки между Волгой и Шошей, возникшей на месте затопленного горелого болота. Интенсивное ее зарастание отмечалось уже с первых лет создания водохранилища [164]. В настоящее время она целиком занята от берегов манниковой, а в центре хвощевой сплавинами, протянувшимися вдоль более чем на 2 км. Перед протокой со стороны Волги на мелководьях преобладают сообщества манника, камыша озерного и тростника. В поясе погруженных растений в 1956–1958 гг. господствовали сообщества урути. В последние годы заросли урути здесь вытеснены телорезом. Со стороны Шоши сплавина окаймлена сплошными полями телореза.

В третьем участке Волжского пояса, начиная от устья Шоши, характер прибрежья резко меняется. Подъем вод настолько велик, что вся пойма затоплена на большую глубину, а урез воды прошел

по обрывистому склону надпойменной террасы. Небольшие по площади островки и мелководья имеются лишь на участках от устья Шоши до с. Свердлово и около Конакова. Приурочены они к гривам прирусловых валов. Здесь господствуют преимущественно сообщества манника большого. В этой части плеса имеется несколько заливов, побережье которых занято сообществами манника большого, урути колосистой и кувшинки чистобелой. Однако в третьем участке Волжского плеса большая часть берегов обрывиста и не подвержена зарастанию.

Шошинский плес в большей части мелководен, сильно изрезан, изобилует островами. Степень зарастания плеса очень велика. В его верховьях подпертые реки Шоша и Лама несут свои воды среди целой системы островов, заросших проток и болот. Участки мелководий, отделенные от русла островами, заняты пышно развитыми зарослями, среди которых преобладают сообщества хвоща приречного, манника большого, тростника, телореза, урути и кувшинки. Вдоль бывшего русла хорошо выражена зона осоки островной. Здесь же в верховьях Шошинского плеса по р. Инюхе оказались затопленными большие массивы болот. В результате подъема уровня растительность этих болот претерпела некоторые изменения. В настоящее время основным элементом их растительного покрова являются плавающие тростниковые острова, непроходимые заросли хвоща, телореза, вахты и белокрыльника. По краю болотных массивов преобладают снытьевые дубравы.

В среднем участке Шошинского плеса затоплена уже большая часть поймы, однако и здесь глубины не превышают 2 м. Большинство этих мелководий нацело заросло, так что свободным от растительности осталось только бывшее русло реки, петляющее между массивов манника большого, сообществ хвоща приречного, рогоза узколистного, тростника, полей горца земноводного и рдеста блестящего. Ниже, в открытой части плеса, разбросаны куртины камыша озерного. Особенно большие их скопления встречаются вдоль левого бережья средней части.

В нижнем участке плеса, не столь широком, имеются большие массивы растительности, среди которой доминируют сообщества тростника, манника и хвоща. Вообще литораль Шошинского плеса характеризуется сильной степенью зарастания и заболоченности. Сплавины и болотные группировки встречаются в большинстве участков его прибрежья.

Иваньковский плес, или Нижний, – озерный участок водохранилища. Обилие заливов, островов и изолированных мелководий способствует широкому распространению прибрежно-водной растительности и сплавин (рис. 20). В средних и нижних частях заливов господствуют заросли крупноосочников, манника большого, местами тростника. В поясе погруженных растений преобладают сообщества рдеста пронзеннолистного. В верховьях заливов зона воздушно-водных растений представлена фитоценозами хвоща приречного и хвощово-рогозовыми сплавинами, а зона погруженных –



Рис. 20. Зарастающий залив.

фитоценозами телореза алоэвидного (рис. 21). В ряде заливов по всей их площади пышно разрослась кувшинка чистобелая. Однако такое распределение господствующих сообществ часто нарушается. На участках, где вплотную к урезу воды подходят смешанные леса, зона крупноосочника выпадает. А в верховьях сильно заболоченных заливов с торфянистыми грунтами преобладают группировки рдеста плавающего и кубышки желтой. В заливах с ключевым питанием в зоне затопления разрослись черноольшаники.

Открытая литораль Иваньковского плеса подвержена интенсивному прибою. Однако за 30 лет существования водохранилища вдоль большинства берегов образовался песчаный шлейф, способствующий



Рис. 21. Заросли телореза на защищенных участках мелководья.

гашению волн. Для таких прибойных участков характерны сообщества рдеста гребенчатого на глубинах 20–40 см и разреженные заросли рдеста пронзеннолистного, приуроченные к большим глубинам. Местами среди них встречаются куртины камыша озерного.

Межостровные мелководья в районе Перетрусовского и Омутинского ходов довольно глубоки, в результате чего растительность расположена полосой вдоль побережья. В зоне воздушно-водных растений на участках, подверженных умеренному волнению, преобладают сообщества тростника с небольшими вкраплениями фитоценозов манника большого и сплавины. В зоне погруженных растений – сообщества рдеста пронзеннолистного, в более защищенных участках распространяются такие сильные эдификаторы, как кувшинка и телорез.

Заостровные мелководья с глубинами до 1 м нацело заросли воздушно-водной растительностью. Растительный покров таких участков очень пестр и пятнист. Так, на мелководьях левобережья за

островом у дамбы он слагается из зарослей тростника, чередующихся с хвощевыми топлями и сплавинами. Довольно часто встречаются участки ассоциаций айра, манника большого и жерушника Земноводного. Какой-либо поясности и закономерности в распределении всех этих фитоценозов не наблюдается.

Характеристика основных растительных формаций

Общепринятой классификации водной растительности до сих пор нет. Придавая группам сообществ то или иное таксономическое значение, исследователи строят свои классификационные схемы. Наибольшее признание получила схема А.П. Шенникова [200], которую используют также В.М. Катанская [77, 78], В.Н. Чернов [193], В.К. Богачева [13] и др.

Мы также принимаем классификационную схему А.П. Шенникова, однако, следуя В.К. Богачеву, считаем необходимым выделить особую группу формаций – свободноплавающей растительности. Тогда два класса формаций – настоящая водная и прибрежно-водная (земноводная, по: [78]) растительность – объединяют на Иваньковском водохранилище четыре группы формаций: воздушно-водную, плавающую прикрепленную, погруженную прикрепленную и свободноплавающую.

Группа формаций воздушно-водной (полупогруженной) растительности как по ценоотическому разнообразию, так и по занимаемой площади наиболее широко представлена на мелководьях Иваньковского водохранилища. По данным 1972 г., сообщества полупогруженной растительности было занято 3751 га площади мелководий, что составляет около 50% от площади всех зарослей. Сообщества воздушно-водных растений встречаются в разнообразных экологических условиях, начиная от кратковременно затопленных участков до участков с глубинами 120–150 см. Наиболее часто встречаются формации хвоща приречного, тростника, манника большого, рогозов, камыша озерного, осоки острой, осоки пузырчатой и др.

Включение крупноосочников в группу формации воздушно-водных растений может вызвать возражения, так как большинство исследователей причисляет их к луговому типу. Целесообразнее, нам кажется, все устойчивые растительные сообщества, которые большую часть сезона вегетации находятся обводненными, относить к воздушно-водной группе.

Формация осоки острой (*Carex acuta*). Ассоциации осоки острой постоянно встречаются в литорали Иваньковского водохранилища. Ширина пояса остроосочников зависит от уклона берега и от растительности, расположенной выше. Резко сокращают пояс осочников леса и ивняки зоны подтопления, вплотную подходящие к водной поверхности.

Сообщества осоки острой приурочены к торфянистым грунтам, богатым неразложившимися растительными остатками, и к глубинам

от 0 до 50 см. Формация представлена двумя ассоциациями, различающимися по ярусному строению: ассоциация чистого остроосочника и ассоциация осоки острой с воздушно-водными видами.

Участки ассоциации *Carex acuta* (purum) составляют основную массу крупносочников зоны временного затопления. Обычно они расположены на глубине 10–25 см. Травостой развит хорошо и достигает высоты 150 см. Проективное покрытие грунта, создаваемое доминантом, равно 100%. Под пологом безраздельно господствующего первого яруса часто в угнетенном состоянии встречаются одиночные экземпляры гигрофильных и гидрофильных растений. Флористический состав ассоциации насчитывает 56 видов. На одной пробной площадке встречается от 2 до 12 видов. Среднее число видов на одной сотметровой площади – 8. Наиболее высокая степень постоянства (константность) у *Galium palustre*, *Glyceria maxima*, *Stachys palustris*, *Rorippa amphibia*, *Lythrum salicaria*, *Equisetum fluviatile*. Средний коэффициент общности видового состава между участками ассоциации равен 16.8% (колеблется от 4 до 55%). По флористическому составу сопутствующих видов данная ассоциация может быть подразделена на две субассоциации. Обладая широкой экологической амплитудой, осока острая создает односоставные заросли на границе зоны затопления и на участках с глубинами до 50 см. В верхнем поясе умеренные условия обводнения обеспечивают возможность поселения под пологом осоки отдельных луговых растений. На участках с большими глубинами в число сопутствующих растений на смену луговым приходят воздушно-водные. Флористический состав субассоциации осоки острой с вкраплением луговых растений насчитывает 35 видов, из них 23 вида, т.е. более половины, встречены лишь в одном случае. Такое непостоянство флористического состава объясняется, вероятно, переходными условиями среды и пограничным положением ассоциации. Число видов на одной пробной площадке колеблется в довольно широких пределах – от 5 до 12, среднее число видов на одной площадке – 8. Очень низок для этой субассоциации и средний коэффициент общности, равный 15% (колебания от 5 до 44%).

Флористический состав второй субассоциации насчитывает 37 видов, из них к числу постоянных относится один – осока острая (доминант ассоциации). Довольно высокая степень постоянства отмечена у *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile*, *Alisma plantago-aquatica*, *Galium palustre*. Число видов на учтенных сотметровых площадках колеблется от 2 до 12, среднее число видов на одной пробной площадке – 7.3%. Средний коэффициент общности между отдельными фитоценозами выше, чем в предыдущей субассоциации, и равен 20.5%. Амплитуда колебаний коэффициента общности – от 5.3 до 54.5%.

Ассоциации осоки острой с воздушно-водными видами можно характеризовать доминированием двух сильных эдификаторов. Однако ведущую роль в сложении растительного покрова играет осока острая, что и позволило отнести данную ассоциацию к этой форма-

нии. Фитоценозы располагаются на тех же глубинах, что и чистые остроосочники, но приурочены обычно к переходным условиям среды, к границе с другими формациями, или встречаются на участках недавнего господства иных сообществ. Травостой развит хорошо. В зависимости от глубинного положения может быть одно- или двухъярусным. Но наиболее характерно для данных сообществ наличие нескольких подъярусов в ярусе воздушно-водных растений.

Общее число видов, зарегистрированных на 13 участках, равно 42. На одной пробной площадке встречается от 7 до 15 видов. Среднее число видов на стометровой площадке - 10.3%. Коэффициент общности между участками ассоциаций равен 23.2% (колебания от 4.7 до 54.4%).

На мелководьях Иваньковского водохранилища нам неоднократно приходилось наблюдать сезонные модификации сообществ данной группы. Так, в фитоценозе *Carex acuta* + *Equisetum fluviatile* в мае сплошной покров создавал *Galium palustre*. На глубине 20-40 см подмаренник выстилал дно, но не достигал поверхности воды. Среди зеленого ковра кое-где торчали одиночные побеги осоки и хвоща. В летнее же время под пологом осочника и хвоща можно было с трудом отыскать одиночные экземпляры подмаренника. Подобная весенняя фаза развития была описана и для других ассоциаций. Иногда она представлена временным господством лугового чая (*Lysimachia nummularia*). Как и подмаренник, луговой чай в мае создает сплошное покрытие грунта и хорошо развивается под водой. Такие временные весенние синузии повторяются ежегодно, причем луговые виды достигают безраздельного господства, будучи затопленными.

Формация осоки пузырчатой (*Carex vesicaria*). Сообщества этой формации более характерны для зоны подтопления. В зону временного затопления они заходят реже. На береговом профиле ассоциации осоки пузырчатой располагаются выше остроосочников. На месте контакта этих ассоциаций часто хорошо выражена формация осоки острой и осоки пузырчатой, где эдификатором в равной степени выступают оба вида. Ввиду переходного характера контактных группировок мы их не выделяли особо, относя к формации одного из доминирующих видов. Сообщества осоки пузырчатой располагаются и на границе с луговой растительностью, что также откладывает отпечаток на их флористический состав. Обычно фитоценозы содержат довольно разнообразный набор луговых растений. Всего по формации зарегистрировано 77 видов.

По структуре данная формация, как и предыдущая, подразделяется на две группы: чистые пузырчатосоочники, где эдификатором является одна осока, и ассоциация осоки пузырчатой с другими воздушно-водными растениями. В этом случае надводный ярус образован двумя-тремя содоминантами.

Ассоциация *Carex vesicaria purum* зарегистрирована на многих участках Иваньковского водохранилища, преимущественно

в верховьях заливов и по заболоченным мелководьям. Следует отметить, что ввиду некоторого падения уровня воды в июле-августе основная часть участков данной ассоциации бывает обсохшей, в то время как в мае-июне глубины могут достигать 40 см. Грунты торфянистые, с большим количеством неразложившихся растительных остатков.

Травостой сообщества развит хорошо. Но пузырчатая осока не является столь мощным эдификатором, как осока острая. Не создавая густого полога и не задерняя в такой степени грунт, этот вид дает возможность разрастаться отдельным луговым и полупогруженным растениям. Этим объясняется мозаичность сложения данной ассоциации. Флористический состав ассоциации довольно богат и пестр. По составу сопутствующих растений можно выделить две субассоциации, обусловленные различной степенью обводнения: субассоциация осочника пузырчатого с гигрофильными растениями и субассоциация осоки пузырчатой с гидрофильными растениями.

Число видов на пробных площадках ассоциации колеблется в довольно больших пределах – от 4 до 15. Колебания коэффициента общности тоже значительны – от 3.8 до 50%, средний коэффициент общности – 17.6%. Все это свидетельствует о большой амплитуде колебаний в составе и строении отдельных фитоценозов, что в свою очередь отражает непостоянство биотопа и приуроченность сообществ данной формации к области контакта двух экологических типов растительности – луговой мезофильной и воздушно-водной гидрофильной.

Ассоциации осоки пузырчатой с воздушно-водными растениями обычно занимают участки между зарослями ив, опушки березняков или границу зоны затопления. Различная степень затенения, непостоянство обводнения накладывают свой отпечаток и приводят к большой пестроте строения и сложения. Содоминантом осоки пузырчатой являются осока острая, манник большой, белокрыльник, хвощ приречный. Преобладание того или другого вида обычно обусловлено соседством данной формации или же трофическими условиями.

Всего в ассоциации зарегистрировано 42 вида, число видов на одном участке колеблется от 9 до 15, среднее число видов – 11.6. Наибольшей константностью обладают *Carex acuta*, *C. vesicaria*, *Galium palustre*, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria*, *Rorippa amphibia*, *Sium latifolium*. Все они, за исключением осок, встречаются в небольшом обилии. Средний коэффициент общности по группе равен 22.3% (колебания от 5 до 45%).

Формация манника большого (*Glycyseria maxima*). Фитоценозы данной формации характерны для литорали Иваньковского водохранилища. Они занимают мелководья с глубинами от 10 до 110 см и приурочены к средним и устьевым участкам заливов, к протокам и мелководьям открытого плеса. В определенных условиях заросли манника участвуют в сплавинообразовании.

Травостой сообществ развит хорошо (одно- или чаще двухъярусный). Растения распределены по площади равномерно, флористический состав формации насчитывает 75 видов. Богатство его

объясняется экологической пластичностью доминанта, способного создавать устойчивые сообщества и на обсохших участках, и на постоянно обводненных местах с глубинами более 1 м. Наиболее типичны следующие ассоциации манника.

Ассоциация *Glyceria maxima purum*. Односоставные заросли манника встречаются, как правило, в мелководьях с глубинами 20–60 см на илистых или песчаных грунтах. Травостой достигает максимальной высоты 220 см. Проективное покрытие грунта колеблется от 60 до 100%. Наименьшее проективное покрытие наблюдается у зарослей на участках открытого плеса, подверженных прибою. В зависимости от глубинного положения ассоциации в составе сопутствующих растений преобладают воздушно-водные или погруженные виды. Растительный покров одноярусный, насчитывает 43 вида, из них постоянно присутствует лишь доминант ассоциации. Число видов на пробной площадке колеблется от 3 до 13. Среднее их число – 7. Колебание коэффициента общности 24 участков данной ассоциации – от 6.3 до 57.1%. Средний коэффициент общности – 22.3%.

Ассоциация *Glyceria maxima + Equisetum fluviatile*. Хвощево-манниковую ассоциацию также довольно часто можно встретить в литорали. Она расположена преимущественно в средних участках заливов и в сильно заросших мелководьях на глубинах от 0 до 110 см. Растительный покров одно- или двухъярусный. В первом ярусе четко представлены два подъяруса, состоящие из манника и хвоща. Часто имеется плавающий ярус, состоящий из свободно-плавающих растений. Общее проективное покрытие грунта колеблется от 40 до 100%. Флористический состав ассоциации насчитывает 24 вида, из них высокой степенью постоянства обладают хвощ, манник, многокоренник и водокрас. Среднее число видов на одной площадке – 6 (от 2 до 12), средний коэффициент общности – 38.3%. Такой высокий для водной растительности коэффициент свидетельствует о большой однородности отдельных участков ассоциаций.

Ассоциация *Glyceria maxima + Rorippa amphibia*. Ассоциация манника большого с жерушником приурочена к заболоченным местам с глубинами от 0 до 60 см, оптимальные глубины – 10–30 см. Травостой развит хорошо, одноярусный, в первом ярусе четко выражены два подъяруса. В сложении растительного покрова наблюдается пятнистость. Под пологом первого, несколько разреженного подъяруса, создаваемого манником, группами расположен жерушник. Общее проективное покрытие грунта – от 80 до 100%. Состав ассоциации насчитывает 34 вида, из них константными являются жерушник, манник и частуха.

Число видов на одной пробной площадке колеблется от 5 до 16, среднее число видов – 10.1. Это флористически насыщенные фитоценозы. Сравнительно высок и коэффициент общности между отдельными участками, равный 27.4%.

Ассоциация *Glyceria maxima-Spirodela polyrrhiza + Hydrocharis morsus-ranae*. Если предыдущая ассоциация встречается по защищенным участкам на небольших глубинах, то

ассоциация манника с плавающими растениями характерна для тех же биотипов, но для больших глубин. Преобладающие глубины 50–90 см. Травостой состоит из двух ярусов. В первом безраздельно господствует манник, во втором – ряски, сплошь покрывающие водную поверхность. Распределение растений равномерное. Флористический состав довольно беден, на одной пробной площадке встречается от 2 до 13 видов, среднее число видов 6. Всего по ассоциации зарегистрировано 40 видов. Средний коэффициент общности между участками – 31,9%, что также свидетельствует об однородности состава сообщества.

Формация хвоща приречного (*Equisetum fluviatile*). К настоящему времени площадь, занятая этой формацией, значительно возросла и продолжает увеличиваться одновременно с заболачиванием мелководий водохранилища. Фитоценозы хвоща приречного занимают участки литорали с теми же глубинами, что и фитоценозы манника большого, но тяготеют к более кислым грунтам, богатым органическими веществами. Типичные участки местообитания – верховья заливов, сплошь заросшие протоки с глубинами до 1 м и сплавины [213]. Характерными для формации являются следующие ассоциации.

Ассоциация *Equisetum fluviatile purum*. Участки чистого хвощатника, как правило, встречаются в заливах и сильно заросших межостровных протоках. Иногда они занимают большие площади, образуя основной фон растительности, и только местами встречаются в виде куртин. Почти во всех случаях приурочены к серому илистому грунту с большим или меньшим количеством неразложившихся растительных остатков. Реже сообщество занимает побережья с торфянистым коричневым грунтом. Чаще всего ассоциация встречается на глубине 20–40 см, нередко на обсохших, но сильно увлажненных местах, на которых это сообщество оказывается в результате спада воды. Предельная глубина распространения чистого хвощатника на водохранилище 80 см. Травостой ассоциации развит хорошо и достигает высоты 120–140 см. Растения по площади распространены равномерно. Проективное покрытие в среднем равно 60%, иногда доходит до 90%. Ассоциация включает 19 видов, причем на описанных участках встречалось от 1 до 8 видов. Среднее число видов на площадке 5. Лишь *Equisetum fluviatile* отмечался на всех без исключения площадках. В целом по ассоциации средний коэффициент общности по 100-метровым пробным площадкам составляет 27,2% с колебаниями в широких пределах – от 7 до 75%.

Разнообразие видового состава позволяет подразделить эту ассоциацию на 2 основные группы: с преобладанием плавающих сопутствующих видов и с воздушно-водными растениями. Участки ассоциации чистого хвощатника с плавающими растениями тяготеют больше к закрытым местам. Участки ассоциации второй группы встречаются главным образом на более открытых местах, но тоже защищенных от волнобоя. В этих группах коэффициент общности вы-

ше среднего по ассоциации: в группе с плавающими растениями он равен 49%, в группе с воздушно-водными – 53%.

Ассоциации хвоща приречного с осоками (*Equisetum fluvatile* + *Carex acuta* + *Carex vesicaria*). Сообщества хвоща с осоками представляют собой переходные фитоценозы от осочника к хвощатнику. Они располагаются на затопляемых весной сильно увлажненных местах или в воде на глубине 10–20 см. Грунт торфянистый, пронизанный отмершими корнями и остатками неразложившихся растений.

Травостой сообществ густой. Растения создают равномерное покрытие, достигающее 100%. Высота травостоя 110–130 см.

Видовой состав довольно однороден и нельзя было бы выделить группы с преобладанием тех или иных видов. Однако некоторые сообщества располагаются по берегам, которые рано выходят из-под воды, другие же до конца июля растут на небольшой глубине (10–20 см). Это приводит к различиям в их ярусном строении. Сообщества на сухих местах одноярусные. На обводненных участках кроме первого яруса проявляются плавающие и погруженные растения, создающие второй и третий ярусы.

Ассоциация включает 25 видов. Для ассоциации описываемой группы в отличие от других сообществ хвоща характерно большое число видов на единице площади. На 100-метровых пробных площадках встречалось в среднем по 12 видов. Из них постоянно присутствуют на всех участках *Equisetum fluvatile*, *Carex vesicaria*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Sium latifolium*, *Typha latifolia*.

Коэффициент общности в среднем между 100-метровыми площадками участков ассоциаций сравнительно высок – 35%.

Ассоциация хвоща приречного с подъярусом воздушно-водных растений на водохранилище встречается довольно часто. Эти участки образуют большие массивы в различных местообитаниях, но главным образом в протоках, заливах и на зарастающих открытых участках Шошинского плеса. Наибольшая глубина распространения ассоциаций равна 70 см.

Травостой сообществ развит хорошо, причем в число доминант входят как хвощ, так и другие воздушно-водные растения. Растения распределены по площади равномерно. Общее проективное покрытие доходит до 90–100%.

Группа ассоциаций хвоща с воздушно-водными растениями включает 10 видов, в среднем по 7 на одной 100-метровой площадке. Лишь хвощ является видом, который встречается на всех без исключения участках. Коэффициент общности равен 27.5%.

Ассоциации, где в число доминант кроме хвоща входят другие воздушно-водные растения, принципиально не отличаются друг от друга ни по глубинному распространению, ни по грунтам, ни по защищенности занимаемого участка. Видовой состав их, надо полагать, определяется ценотическими отношениями или порядком заселения.

Ассоциация хвоща приречного с ярусом плавающих растений. Эти сообщества занимают защищенные участки с серыми растительными илами. Приурочены к глубинам от 20 до 70 см. Во внешнем виде фитоценозов обращает на себя внимание резкая расчлененность сообщества на ярусы. Первый ярус образован хвощом. Высота его 120–180 см, проективное покрытие 60–70%. Во втором подъярусе первого яруса изредка встречаются воздушно-водные виды.

Водная поверхность покрыта ряской многокорневой и другими плавающими растениями: водокрасом лягушачьим, кувшинкой чисто-белой, горцем земноводным. Все эти виды на 60–80% равномерно покрывают поверхность воды и развиваются нормально. Ввиду значительного затенения третий ярус угнетен.

Группа ассоциаций включает 21 вид. На пробных площадках встречается в среднем по 7 видов. Постоянными для всех площадок являются лишь два – *Equisetum fluviatile* и *Hydrocharis morsus-ranae*. Коэффициент общности между 100-метровыми площадками равен 34%.

Ассоциация хвоща приречного с ярусом погруженных растений. Ассоциации этой группы нередко можно встретить на мелководьях водохранилища. Сообщества хвоща с погруженными растениями расположены на средних по проточности участках и на открытых местах, подверженных волнению. Разнообразны и грунты под этими сообществами: в заливах и притоках серые илы с содержанием органических веществ до 40–50%. На открытых, подверженных волнению местах серый ил обычно погребен под слоем песка до 10 см толщины. Сообщества описаны на глубинах от 20 до 80 см.

Такое разнообразие условий произрастания сказывается на видовом составе сообществ. Сообщества, находящиеся в защищенных местах, отличаются более богатым видовым составом в сравнении с таковыми открытых участков. Всего по группе отмечено 13 видов. В защищенных участках на пробных площадках встречается 4–10 видов, в открытых – 3–5. Сообщества, занимающие открытые места, характеризуются разреженным травостоем и неравномерным распределением растений.

Коэффициент общности между 100-метровыми площадками участков ассоциаций равен 29%.

Формация тростника (*Phragmites communis*). Эти сообщества также широко распространены на Иваньковском водохранилище. Основные массивы тростника сосредоточены по северному побережью Иваньковского и в верховьях Шошинского плесов. Сообщества тростника можно встретить и в литорали открытого плеса, и в глухих заболоченных участках. В последние годы наблюдается вытеснение с заболоченных участков сообществ тростника зарослями хвоща приречного. При этом происходит смена чистых зарослей тростника хвощево-тростниковой ассоциацией, которая в свою очередь сменяется на белокрыльничково-хвощевую и рогозовую сплавины.

Глубинное распространение фитоценоза тростника – от 0 до 120 см. Наиболее типичными для Иваньковского водохранилища являются следующие ассоциации и группы ассоциаций.



Рис. 22. Заросли тростника в прибрежье открытого плеса.

Ассоциация *Phragmites communis purum*. Односоставные заросли тростника преобладают в формации. Они приурочены преимущественно к открытой части литорали (рис. 22), но могут встречаться и по затишным участкам. Глубинное распространение – от 0 до 120 см. Грунты различны – от чистого песка пляжа до кислых торфов болот. Травостой развит хорошо (высота до 250 см), однарус-

ный. Под пологом тростника могут встречаться одиночные гидрофильные или гидатофильные растения. Довольно часто ассоциация сложена одним доминирующим видом. Односоставные заросли встречаются при создании тростником либо сплошного густого травостоя в заливах, либо сильно разреженных зарослей на участках, подверженных волнению. Проективное покрытие грунта колеблется от 60 до 100%. Флористический состав ассоциации, зарегистрированный на 46 участках, насчитывает 38 видов. На одной пробной площадке встречается от 1 до 13 видов. Среднее число видов – 4. Колебание коэффициента общности – от 6 до 100%. Средний коэффициент общности – 21.8%.

Ассоциация тростника с воздушно-водными растениями также довольно распространена на мелководьях водохранилища. Чаще всего она приурочена к переходным условиям среды или, будучи временной, отражает определенные этапы сукцессии растительного покрова. Флористический состав ассоциации довольно пестр и насчитывает 54 вида. Число видов на площадке колеблется от 4 до 16. Средний коэффициент общности очень низок – 19%, по субассоциациям он возрастает до 21%. Все это свидетельствует о неустойчивости сообществ этой группы.

Ассоциация тростника с плавающими растениями представлена на Иваньковском водохранилище ассоциацией *Phragmites communis*+*Spirodela polyrrhiza*. Участки этой ассоциации приурочены исключительно к верховьям заросших заливов и к заросшим защищенным мелководьям с глубинами 30–110 см. Преобладающие глубины – 60–80 см. Травостой двухъярусный. Первый ярус, состоящий в основном из тростника, несколько разрежен. Во втором ярусе безраздельно господствуют свободноплавающие растения, покрывающие всю водную поверхность. Погруженные растения практически отсутствуют. Флористический состав ассоциации довольно однороден и насчитывает 19 видов. Колебания коэффициента общности между отдельными участками – от 21 до 62%. Средний коэффициент общности высок – 36.3%. Среднее число видов на пробной площадке – 6.

Формация камыша озерного (*Scirpus lacustris*). Сообщества камыша озерного составляют неотъемлемую часть ландшафта заросших мелководий. Они постоянно встречаются в различных частях водохранилища. Появившись с первых лет создания водохранилища, куртины камыша продолжают разрастаться по мере созревания водоема. Глубинное распространение – от 0 до 150 см. Грунты илистые и песчаные с небольшим содержанием органики. В заболоченных участках с торфянистыми грунтами фитоценозы угнетены и постепенно вытесняются другими.

Травостой сообществ камыша развит хорошо, достигает высоты 250 см. Отличительной особенностью строения сообществ является сплошное задернение грунта. Такое задернение исключает возможность поселения других растений, ввиду чего заросли камыша в большинстве случаев односоставные. В менее благоприятных биотопах по мере отмирания корневищ камыша в его группировки внед-

раются другие растения – преимущественно хвощ приречный. В результате создаются временные ценозы. Однако для Иваньковского водохранилища наиболее характерной является чистая ассоциация камыша озерного.

Ассоциация *Scirpus lacustris purum*. Флористический состав этой ассоциации насчитывает 26 видов. Среднее их число на одной пробной площадке 2 (колебание от 1 до 7). Средний коэффициент общности, вычисленный для 43 участков, сравнительно высок – 45.7%, но колеблется в больших пределах – от 8 до 100%.

Формация стрелолиста обыкновенного (*Sagittaria sagittifolia*). Сообщества стрелолиста в литорали Иваньковского водохранилища занимают сравнительно небольшие площади. Обычно они расположены 2–3-метровой полосой на границе воздушно-водной и погруженной растительности, преимущественно на защищенных участках, но изредка разреженными зарослями отмечены и в прибойной полосе. Глубинная приуроченность очень разнообразна, преобладающие глубины 40–100 см. На участках с глубинами до 50 см на богатых грунтах стрелолист создает густой полог воздушно-водных побегов. На участках с большими глубинами преобладает плавающая форма, не создающая столь густого травостоя. Иногда ассоциации стрелолиста имеют неравномерное пятнистое сложение. Вообще травостой сообществ этой формации в условиях Иваньковского водохранилища несколько угнетен. Расположение группировок стрелолиста к границе двух зон и подавленная жизненность доминанта привели к большому разнообразию в составе содоминирующих видов. В результате стрелолист образует бесконечное множество смешанных группировок, в которых большого обилия достигают те или иные массовые виды соседних фитоценозов. Все сообщества стрелолиста на Иваньковском водохранилище можно свести к следующим группам.

Ассоциация *Sagittaria sagittifolia purum*. Частые заросли стрелолиста сравнительно редко можно встретить большими массивами. Обычно они представлены фрагментами ассоциаций. Травостой в таких куртинах развит хорошо, проективное покрытие грунта около 70%. Приуроченность участков данной ассоциации к сравнительно большим глубинам (40–130 см) обусловила ее структуру и флористический состав. Сообщество двухъярусное, среди сопутствующих растений преобладают погруженные виды. Всего для ассоциации зарегистрировано 17 видов. На одной пробной площадке встречается 4 вида, коэффициент общности 21.5%. На некоторых участках мелководий можно встретить односоставные, но очень разреженные пятнистые заросли стрелолиста. Отдельные группы стрелолиста чередуются с участками голого грунта. Общее проективное покрытие едва достигает в этом случае 30%.

Ассоциация стрелолиста с воздушно-водными растениями встречается довольно редко. Преобладающие глубины – 30–70 см. Грунты илистые. Растительный покров развит крайне неравномерно и пятнисто. Содоминантами стрелолиста обычно бывают ситняг болотный, манник наплывающий или ежеголовник простой. Группировки этого

типа неустойчивы. Они более характерны для мелководий вновь созданных водохранилищ.

Ассоциация стрелолиста с погруженными растениями встречается на относительно больших глубинах (около 1 м) и преимущественно на защищенных участках, где стрелолист совместно с урутью, элодеей или телорезом образуют смешанные заросли. Как и предыдущие, они крайне неустойчивы и лабильны.

Кроме описанных формаций из группы воздушно-водной растительности на мелководьях Ивановского водохранилища встречаются формации тростянки овсяничной (*Scolochloa festucacea*), ситняка болотного (*Eleocharis palustris*), аира обыкновенного (*Acorus calamus*), омежника водяного (*Oenanthe aquatica*), рогоза узколистного (*Typha angustifolia*), ежеголовника простого (*Sparganium simplex*), сусака зонтичного (*Butomus umbellatus*), частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica*).

Группа формаций прикрепленных растений с плавающими листьями представлена формациями кувшинки чистобелой, кубышки желтой, рдеста плавающего и горца земноводного. Фитоценозы этой группы интенсивно расселяются на большинстве защищенных мелководий водохранилища. Вообще ассоциации кувшинки, кубышки и рдеста плавающего характерны для поздних этапов становления искусственных водоемов. Их появление свидетельствует о вступлении растительности водохранилища в устойчивую стабильную стадию. Сообщества плавающих растений, за исключением фитоценозов горца, встречаются на защищенных участках мелководий с глубинами 80–160 см.

Формация кувшинки чистобелой (*Nymphaea candida*). Сообщества кувшинки чистобелой приурочены к участкам мелководий, защищенным от волнения, с илистыми грунтами и глубинами 120–170 см. Наиболее часто они встречаются по заливам. Широкое распространение сообщества кувшинки получили лишь в последние годы. В 1956 г. А.А. Потапов отмечал небольшие заросли этого вида в двух заливах Ивановского плеса. В настоящее время фитоценозamia кувшинки заняты значительные площади мелководий водохранилища.

Растительный покров развит хорошо, двухъярусный. В ярусе плавающих растений господствуют листья кувшинки, иногда почти нацело покрывающие водную поверхность. Довольно часто хорошо развит и ярус погруженных растений. Флористический состав формации насчитывает 21 вид. Наиболее распространены на водохранилище односоставная ассоциация кувшинки чистобелой и ассоциация кувшинки чистобелой с погруженными растениями.

Ассоциация *Nymphaea candida*. Встречается на участках с глубинами 100–170 см. Плавающие листья кувшинки покрывают всю водную поверхность, значительно затеняя грунт. Под их пологом в погруженном ярусе встречаются одиночные экземпляры погруженных растений, преимущественно урути колосистой и рдеста пронзеннолистного.

Ассоциация кувшинки чистобелой с погруженными растениями. Если кувшинка создает менее плотный полог, то в травостое четко выделяется погруженный ярус. В зависимости от биотопа доминируют те или иные погруженные растения. Преимущественно это уруть и рдест пронзеннолистный. Характерна для Иваньковского водохранилища и временная ассоциация *Nymphaea candida*-*Stratiotes aloides* (рис. 23). При диффузионном внедрении телореза в сообществе кувшинки в течение 2-3 лет они создают сообщество, в котором доминантами выступают оба эти вида. С годами обилие телореза возрастает и он нацело вытесняет кувшинку.

Флористический состав ассоциации кувшинки чистобелой с ярусом погруженных растений довольно беден. Он насчитывает 20 видов. Среднее их число на одной пробной площадке 8 с колебанием от 6 до 10. Средний коэффициент общности между участками ассоциации довольно высок - 37.5%, что свидетельствует о флористической однородности фитоценозов. Вид же того или иного субдоминанта зависит от формации, господствовавшей на данном участке в предыдущие годы. Так, по заливам с господством в прошлом сообществ урути колосистой возникает фитоценоз *Nymphaea candida*-*Myriophyllum spicatum*. В более открытых участках на месте зарослей рдестов появляется *Nymphaea candida*-*Potamogeton perfoliatus*. Иногда это бывают довольно устойчивые сообщества, но чаще они сменяются сообществами, в которых безраздельно господствует кувшинка чистобелая.

Формация кубышки желтой (*Nuphar lutea*). Фитоценозы кубышки редко встречаются на мелководье водохранилища. Небольшие участки ее группировок ютятся по глухим верховьям заливов. Иногда можно встретить по затопленному руслу ручья заросли кубышки, окруженные со всех сторон сообществом телореза. Растительный покров фитоценозов двухъярусный. В плавающем ярусе кроме доминанта постоянно встречается рдест плавающий. В погруженном ярусе преобладают телорез и уруть. Растения погруженного яруса распределены по площади очень неравномерно. Флористический состав ассоциации насчитывает 16 видов. На одной площадке встречается в среднем 6 видов. Средний коэффициент общности - 22.9%.

Формация горца земноводного (*Polygonum amphibium*). Сообщества горца земноводного приурочены к участкам мелководий с глубинами около 1 м. Большие площади сообществ горца встречаются в открытой части верховий Шошинского плеса. Иногда пояс ассоциации горца хорошо выражен и в заливах. Широкое распространение на водохранилище получила чистая ассоциация горца земноводного. Травостой ее фитоценоза обычно одноярусный с равномерным сложением. Ярус плавающих растений состоит из сплошного ковра листьев доминанта. Среди сопутствующих видов преобладают погруженные. Их состав зависит от положения участка ассоциации. В открытом плесе среди побегов горца встречаются одиночные экземпляры рдестов блестящего и пронзеннолистного. В заливах в фитоценозах горца постоянно присутствует уруть колосистая. Фло-



Рис. 23. Ассоциация телореза с кувшинкой чистобелой.

ристический состав ассоциации насчитывает всего 14 видов. На одной пробной площадке встречается от 2 до 9 видов. Среднее число видов – 4. Средний коэффициент общности – 29,2%.

Если горец земноводный не создает сомкнутого полога, то растения погруженного яруса достигают большого обилия и иногда входят в состав субдоминант. Травостой таких фитоценозов обычно двухъярусный, имеет пятнистое сложение. Из этой группы часто

встречаются ассоциации *Polygonum amphibium*–*Myriophyllum spicatum*. Группа формаций погруженной прикрепленной растительности. Сообщества группы приурочены к глубинам от 80 до 180 см. В открытых, подверженных волнению участках мелководий преобладают формации рдестов, по защищенным местам – формации урути.

Формация урути колосистой (*Myriophyllum spicatum*). Ранее одна из широко распространенных формаций. В настоящее время площадь ее зарослей сократилась в 90 раз. Фитоценозы урути встречаются на защищенных участках мелководий с богатыми илистыми грунтами. Наиболее часто отмечается ассоциация *Myriophyllum spicatum purum*. Травостой чистой ассоциации урути развит хорошо, одноярусный, равномерного сложения. Побеги урути насыщают всю толщу воды и стелются по ее поверхности, создавая 100%-е проективное покрытие грунта. В растительном покрове насчитывается 19 видов. Среднее число на одной площадке – 4. Флористический состав участков довольно однороден. Средний коэффициент обшности, вычисленный для 18 фитоценозов, равен 41.7%. В развитии урути на водохранилище наблюдается периодичность. В некоторые годы ее обилие резко падает и на месте односоставных зарослей возникают смешанные группировки. Вообще сообщества урути характерны для продолжительно существующих водохранилищ. В заливы и защищенные мелководья они приходят на смену фитоценозам рдестов и роголистника. В процессе дальнейших сукцессий ассоциации урути колосистой сменились ассоциациями кувшинки чистобелой и телореза многовидного.

Формация рдеста блестящего (*Potamogeton lucens*). Сообщества рдеста блестящего встречаются довольно часто в открытых участках Иваньковского водохранилища. Наибольшее распространение они получили в Волжском плесе. Несмотря на широкое распространение, фитоценотический состав формации очень беден. На всех участках она представлена чистой ассоциацией рдеста блестящего. Сообщества формации занимают предельные для водной растительности глубины. Оптимальные глубины – 140–200 см. Травостой одноярусный, сложен равномерно. Число видов на одной пробной площадке колеблется от 1 до 5, а в среднем равно 3. Средний коэффициент обшности – 28.3%.

Сообщества рдеста блестящего появляются с первых лет создания водохранилищ и сохраняют свое господство в последующие годы. В процессе созревания водоема происходит их перемещение из верховий заливов, где они поселяются впервые, в мелководья открытых плесов.

Формация рдеста пронзеннолистного (*Potamogeton perfoliatus*) относится к одной из распространенных. В местах, подверженных прибою, с песчанистыми грунтами преобладают разреженные односоставные заросли рдеста пронзеннолистного. В них травостой не создает сомкнутого полога, проективное покрытие грунта едва достигает 30%.

Наибольшее распространение на мелководьях водохранилища получила чистая ассоциация рдеста пронзеннолистного с хорошо развитым одноярусным травяным покровом. Встречается она на сравнительно защищенных, но не глухих мелководьях. Глубины в фитоценозах колеблются от 50 до 160 см. Наряду с рдестом в составе травостоя единично отмечены отдельные погруженные и свободноплавающие виды. Проективное покрытие грунта колеблется от 40 до 100%. Флористический состав ассоциации насчитывает 13 видов. Среднее число видов на одном участке ассоциации – 4, средний коэффициент общности – 36,4%. Кроме описанной довольно часто встречается ассоциация *Potamogeton perfoliatus*+*Myriophyllum spicatum*. Ассоциация эта временная, образуется в процессе смен сообществ рдеста сообществами урути. Растительный покров насчитывает 12 видов, одноярусный. В распределении растений наблюдается некоторая пятнистость. Проективное покрытие грунта – около 80%. Число видов на пробной площадке колеблется от 4 до 7 и в среднем составляет 5. Средний коэффициент общности – 36,6%.

Группа формаций погруженной свободноплавающей растительности отличается бедностью слагающих ее ценозов. Наибольшее распространение на водохранилище получила формация телореза алоэвидного. За последние 15 лет площади ее увеличились в 7 раз. Сообщества же роголистника темнозеленого и элодеи очень редки. Отнесение фитоценозов телореза к данной формации довольно условно. Ряд исследователей причисляет их к воздушно-водной растительности. На водохранилище телорез создает устойчивые сообщества как в придонном ярусе, так и в воздушно-водном. Глубинное распространение фитоценозов данной группы колеблется от 1 до 2 м, все они тяготеют к затишным участкам.

Формация телореза алоэвидного (*Stratiotes aloides*). Сообщества телореза в настоящее время интенсивно распространяются на защищенных мелководьях водохранилища. Внедряясь в фитоценозы погруженных и плавающих растений, телорез в течение 2–5 лет заселяет всю водную толщу и вытесняет существовавшие ранее растения. Наибольшего распространения на мелководьях водохранилища получили чистые заросли этого вида, которые занимают огромные площади мелководий. В июне телорез всплывает на поверхность и щетка побегов образует ровный зеленый ковер в верховьях большинства заливов. Растения распределены по площади равномерно. Побеги телореза насыщают воду до дна, создавая огромную биомассу. Проективное покрытие грунта – 100%. Флористический состав ассоциации насчитывает 24 вида. Среднее число видов в фитоценозе – 5. Средний коэффициент общности – 26,3%.

Иногда среди торчащих из воды побегов телореза разрастается многокоренник (рис. 24). Ассоциация *Stratiotes aloides*-*Spirodela polyrrhiza* встречается преимущественно в глухих заросших заболоченных участках. Травостой двухъярусный, имеет сходный состав с предыдущей ассоциацией. Общее число видов – 14. Среднее число видов в фитоценозе – 5. Средний коэффициент общности очень высок – 40,2.



Рис. 24. Ассоциация телореза со свободноплавающими растениями.

Заболачивание мелководий

На данном этапе развития растительности водохранилища при стабильном летнем уровне рашающее значение приобретают внутри-водоемные процессы, вызывающие эндогенные сукцессии. Ежегодное накопление растительной массы на мелководьях, анаэробные условия ее разложения и, как результат, изменение трофических условий грунтов и вод вызывают смену одних фитоценозов другими. Прогрессирующее накопление растительных остатков приводит к возникновению сплошного плавающего ковра из отмерших, но неразложившихся побегов.

Сплавина обычно возникает в ассоциациях воздушно-водной растительности, имеющих высокие показатели продуктивности и расположенных на участках, не обсыхающих в течение летнего периода. Сплавинообразователями являются фитоценозы с господством *Glyceria maxima* и *Equisetum fluviatile*, или *Phragmites communis* и *Zizania latifolia*. Возникая в виде отдельных пятен, плавающий ковер довольно быстро разрастается, нарастает в толщину и полностью вытесняет существовавшую ранее ассоциацию. На растительных остатках поселяются пионеры зарастания, такие как *Typha latifolia*, *Cicuta virosa*, *Alisma plantago-aquatica*, а также болотные виды *Calla palustris*, *Comarum palust-*

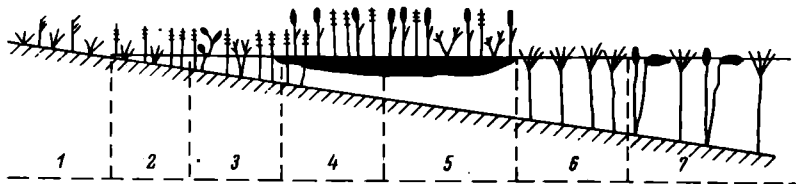


Рис. 25. Характерный для периода образования славин экологический ряд ассоциаций, сменяющих друг друга в зависимости от нарастания глубины.

1 - *Calamagrostis lanceolata*+*Carex acuta*, 2 - *Carex acuta*+*Equisetum fluviatile*, 3 - *Equisetum fluviatile*+*Cicuta virosa*+*Ranunculus lingua*, 4 - *Equisetum fluviatile*+*Typha latifolia*+*Calla palustris* (на славине), 5 - *Typha latifolia*+*Equisetum fluviatile*+*Cicuta virosa* *Spirodela polyrrhiza* (на славине), 6 - *Stratiotes aloides* - *Spirodela polyrrhiza*, 7 - *Stratiotes aloides* - *Nymphaea candida*.

рис и ряд других. В результате мелководье водохранилища превращается в типичную болотную топь. Экологический ряд ассоциаций в зависимости от нарастания глубины в период славинообразования представлен выше (рис. 25).

Но кроме изменения растительности мелководий в результате заболачивания происходит и увеличение степени зарастания водохранилища (табл. 47). Если в 1957 г. прибрежно-водная растительность занимала 5484.7 га (16.7% от площади водоема), то в 1972 г. площадь ее составила 7633.3 га (23.4% от площади водохранилища). За этот период большие изменения претерпела группа воздушно-водной растительности. Резко увеличились площади формаций *Equisetum fluviatile*, *Typha angustifolia*, *Scolochloa festucacea*. Но главным изменением является образование славин, которые встречаются в заливах, протоках и других защищенных участках мелководий на глубине 60-80 см и занимают значительные площади - 1752.7 га (22.9% от площади зарослей). Исследования прошлых лет отмечали лишь начало возникновения славин, резкое же увеличение их площадей произошло только за последние годы. На фоне широкого распространения болотных группировок (табл. 47) заметно сокращение площадей конкурентно нестойкой пионерной растительности, господствующей в начальный период становления водохранилища. Так, сообщества с преобладанием *Sagittaria sagittifolia* стали редки, в то время как в предыдущий период фитоценозы стрелолиста встречались в литорали водохранилища постоянно. Почти полностью исчезли или представлены лишь небольшими фрагментами ассоциации с господством *Eleocharis palustris*, *Alisma plantago-aquatica* *Butomus umbellatus*, *Oenanthe aquatica*,

Площадь основных формаций гидрофильной растительности

Заросли	1957 г.		1973-1974 гг.	
	площадь, га	% от об- щей пло- щади за- рослей	площадь, га	% от об- щей пло- щади за- рослей
Воздушно-водная раститель- ность	3799,1	69.6	3750.9	49.1
Carex acuta	771.7	14.6	162.2	2.1
Glyceria maxima	1264.9	23.0	149.3	1.9
Phragmites communis	441.2	8.1	629.9	8.3
Equisetum fluviatile	517.9	9.5	1607.6	21.1
Eleocharis palustris	9.9	0.2	-	-
Sagittaria sagittifolia	292.5	5.2	-	-
Rorippa amphibia	12.0	0.2	-	-
Typha angustifolia, T. latifolia	-	-	288.5	3.8
Scirpus lacustris	-	-	45.6	0.6
Zizania latifolia	-	-	10.4	0.1
Acorus calamus	-	-	0.4	0.0
Прочие	489.0	8.8	857.0	11.2
Плавающая растительность	304.7	5.5	836.9	11.0
Polygonum amphibium	217.3	4.0	249.4	3.3
Nymphaea candida	78.7	1.4	525.2	6.9
Potamogeton natans	8.7	0.1	-	-
Прочие	-	-	62.3	0.8
Погруженная растительность	1274.4	23.4	517.3	6.8
Potamogeton lucens	341.1	6.3	-	-
P. pectinatus	65.1	1.2	466.5	6.1
P. perfoliatus	507.0	9.3	-	-
Myriophyllum spicatum	361.2	6.6	4.1	0.1
Прочие	-	-	46.7	0.6
Свободно-плавающая расти- тельность	86.5	1.5	727.4	9.5
Stratiotes aloides	86.5	1.5	715.4	9.3
Ceratophyllum demersum	-	-	12.0	0.2
Славины	-	-	1752.7	22.9
Деревья и кустарники	-	-	53.1	0.7
Итого:	5464.7	100	7638.3	100



Рис. 26. Древесная растительность на берегу водохранилищ.

Glyceria fluitans, *Sparganium simplex*. Значительно сократились площади, занятые осочником. Но это явление объясняется сменой осочников ивняками, вплотную подходящими к урезу воды (рис. 26). Резкое уменьшение площади зарослей *Glyceria maxima* произошло за счет участия их в сплавинообразовании. Интересно отметить, что посадки *Zizania latifolia* на Ивановском плесе водохранилища в условиях бурно протекающих эндогенных сукцессий сохранились, и площадь их возросла. Сообщества риса в настоящее время не угнетены и конкурентно способны, однако отсутствие уборки зеленой массы приводят к началу сплавинообразования и в посадках этого кормового растения.

Ранее указывалось [209], что для предотвращения заболачивания необходимо ежегодно скашивать и извлекать из водоема большую часть растительности, особенно воздушно-водной. В настоящее время наряду с уборкой целесообразно проведение мероприятий по уничтожению сплавин или отчленению от водохранилища участков, занятых ими.

По данным 1972 г., наиболее заросший – Шошинский плес, около 40% его площади занято зарослями макрофитов, среди них сплавины составляют 20%. На втором месте по степени зарастания стоит Волжский плес: зарос на 18%; сплавины составляют 8% от площади зарослей. Наконец, наименее заросшим является Иваньковский плес. Растительность занимает 13% его площади. Однако мелководья этого плеса наиболее заболочены: 39% площади его растительности составляют сплавины.

Продукция

Впервые годовая продукция растительного покрова мелководий Иваньковского водохранилища была определена в 1957 г. [208]. В 1973 г. проведено повторное обследование водоема. За годовую продукцию мы принимали произведение фитомассы ассоциаций, в период максимального развития, на их площади. Поправочный коэффициент на потерю в результате опада и осеннего роста не вводился. Фитомасса определялась по общепринятой методике с 1 м^2 . Для выявления изменений продуктивности ассоциаций во времени она была взята дважды: в 1960 г. отобрано 450 укосов и спустя 13 лет, в 1973 г. – 180.

Максимальные величины фитомассы ассоциаций макрофитов наблюдаются у воздушно-водной растительности – фитоценозов рогоза узколистного, тростника обыкновенного, хвоща приречного (табл. 48). Значительная биомасса сообществ сплавин. Наименьшее количество растительной массы на 1 м^2 площади характерно для зарослей погруженных растений и растительности с плавающими листьями – рдестов и горца земноводного. (Средняя арифметическая при доверительном уровне 0.999). Сравнение данных 1960 и 1973 гг. показало, что биомасса фитоценозов с господством *Equisetum fluvatile*, *Phragmites communis* и *Typha angustifolia* возросла (табл. 48). Разница достоверна при доверительном уровне 0.95. Растительная масса с 1 м^2 зарослей *Potamogeton lucens* и *P. perfoliatus* уменьшилась. Фитомасса остальных ассоциаций макрофитов практически та же самая – изменение в пределах ошибки. Коэффициент вариации большинства ассоциаций уменьшился, т.е. растительный покров Иваньковского водохранилища стал более равномерным. Особенно заметно уменьшился коэффициент изменчивости у сообществ с господством рогоза, тростника и камыша. Заросли этих представителей в настоящее время в разных местах водохранилища примерно одинаковы по плотности, высоте и жизнеспособности.

Общая площадь растительности водохранилища в 1973 г. была равна 7638 га, или 23% от всего водоема [212]. Данные по площадям отдельных зарослей приведены выше (табл. 47).

Чистая годовая продукция гидрофильной растительности Иваньковского водохранилища равна 54130 т в органическом веществе (табл. 49) или 64956 т при введении поправочного коэффициента 1.2.

Фитомасса макрофитов (воздушно-сухой вес, кг/м²)

Заросли	1960 г.					1973 г.					t-критерий
	\bar{X}	$\pm S_{\bar{X}}$	S	V	\bar{X}	$\pm S_{\bar{X}}$	S	V			
<i>Carex acuta</i>	0.554	± 0.046	0.208	38.2	0.672	± 0.047	0.178	26.5	1.8		
<i>Glyceria maxima</i>	0.627	± 0.023	0.271	43.2	0.861	± 0.176	0.530	61.6	2.3		
<i>Phragmites communis</i>	0.600	± 0.041	0.319	53.0	1.172	± 0.079	0.296	25.2	6.0 ⁺		
<i>Equisetum fluviatile</i>	0.685	± 0.029	0.263	38.4	1.162	± 0.145	0.634	54.5	5.1 ⁺		
<i>Scolochloa festiacea</i>	0.297	± 0.055	0.156	52.6	0.407	± 0.078	0.191	46.8	1.1		
<i>Typha angustifolia</i>	0.943	± 0.239	0.535	56.6	1.972	± 0.146	0.328	16.6	3.6 ⁺		
<i>Scirpus lacustris</i>	0.496	± 0.030	0.176	35.4	0.393	± 0.012	0.031	7.9	1.4		
<i>Acorus calamus</i>	-	-	-	-	0.611	± 0.098	0.170	27.8	-		
<i>Polygonum amphibium</i>	0.129	± 0.016	0.042	33.0	0.087	± 0.010	0.017	20.6	1.6		
<i>P. lucens</i>	0.247	± 0.049	0.147	59.7	0.144	± 0.013	0.053	37.4	2.4 ⁺		
<i>P. Potamogeton natans</i>	0.226	± 0.059	0.132	58.2	0.147	± 0.021	0.052	35.4	1.3		
<i>P. perfoliatus</i>	0.175	± 0.044	0.139	79.4	0.058	± 0.011	0.044	75.1	2.9 ⁺		
<i>Stratiotes aloides</i>	0.665	± 0.030	0.105	15.8	0.534	± 0.061	0.183	34.3	2.0		
<i>Glyceria maxima</i>	-	-	-	-	0.514	± 0.055	0.124	24.1	-		
<i>Equisetum fluviatile</i>	-	-	-	-	0.712	± 0.075	0.169	23.7	-		
<i>Typha latifolia</i>	-	-	-	-	0.960	± 0.057	0.139	14.5	-		

П р и м е ч а н и е. \bar{X} - средняя арифметическая, $\pm S_{\bar{X}}$ - ошибка средней арифметической, S - среднеквадратическое отклонение, + - различие между 1960 и 1973 г. достоверно при доверительном уровне 0.95.

Таблица 49

Продукция основных растительных формаций в 1973 г., т

Заросли	Сырой вес	Воздушно-сухой вес	Органическое вещество	Азот	Фосфор (P ₂ O ₅)
Воздушно-водные					
<i>Carex acuta</i>	2699,0	1090,0	952,1	21,8	2,9
<i>Glyceria maxima</i>	3480,2	1285,5	1085,4	34,7	3,4
<i>Phragmites communis</i>	15842,0	7382,4	6122,6	152,8	12,0
<i>Equisetum fluviatile</i>	109140,0	18680,3	14211,2	315,8	59,8
<i>Typha angustifolia</i> + + <i>T. latifolia</i>	19421,8	5689,2	4965,1	86,5	18,9
<i>Scirpus lacustris</i>	896,0	179,2	150,9	3,2	0,5
<i>Zizania latifolia</i>	607,4	123,8	98,8	1,8	0,4
<i>Acorus calamus</i>	13,8	2,7	2,2	0,0	0,0
Прочие	30346,4	7541,6	6076,1	134,2	20,8
Итого:	182446,6	41974,7	33664,4	750,8	118,7
Плавающие					
<i>Polygonum amphibium</i>	1065,0	217,0	174,6	5,9	0,4
<i>Nymphaea candida</i>	7431,6	677,5	556,7	17,3	1,0
Прочие	537,0	75,4	60,4	1,9	0,1
Итого:	9033,6	969,9	791,7	25,1	1,5
Погруженные					
<i>Potamogeton perfoliatus</i> , <i>P. pectinatus</i> , <i>P. lucens</i>	2598,4	471,2	349,9	10,1	1,4
<i>Myriophyllum spicatum</i>	82,5	6,3	3,9	0,1	0,0
Прочие	599,6	59,8	39,7	1,1	0,2
Итого:	3280,5	537,3	393,5	11,3	1,6
Свободно-плавающие					
<i>Stratiotes aloides</i>	52453,1	3820,2	2711,4	94,9	8,5
<i>Ceratophyllum demersum</i>	1122,2	69,0	54,4	1,6	0,3
Итого:	53575,3	3889,2	2765,8	96,5	8,8
Сплавины	62016,1	19742,9	16428,3	418,2	60,0
Деревья и кустарники	99,8	99,8	86,5	1,5	0,2
Всего:	310451,9	67213,8	54130,2	1303,4	190,8

Продукция растительности (органическое вещество, т)

Заросли	1957 г.	1973 г.
<i>Carex acuta</i>	5143,6	952,1
<i>Glyceria maxima</i>	7967,9	1085,4
<i>Phragmites communis</i>	3743,7	6122,6
<i>Equisetum fluviatile</i>	2578,7	14211,2
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	696,3	-
<i>Polygonum amphibium</i>	312,3	174,6
<i>Nymphaea candida</i>	108,0	556,7
<i>Potamogeton</i> sp.	1486,9	349,9
<i>Myriophyllum spicatum</i>	346,8	3,9
<i>Stratiotes aloides</i>	332,1	2711,4
<i>Typha latifolia</i> + <i>T. angustifolia</i>	-	4965,0
<i>Scirpus lacustris</i>	-	151,0
<i>Zizania latifolia</i>	-	98,8
<i>Ceratophyllum demersum</i>	-	54,4
Сплавины	-	16428,2
Прочие заросли	2107,8	6265,0
Всего:	24824,1	54130,2

Более 60%, или 33664 т в органическом веществе, приходится на долю воздушно-водной растительности. Наибольшее количество создают ассоциации хвоща (26%), тростника (11%) и рогозов (9%) Продукция групп плавающих, погруженных и свободноплавающих невелика (7%), основную часть ее поставляют заросли телореза 5%. Значительную роль в создании органического вещества играет растительность сплавин, за счет которой в водоем поступает 16428 т, или 30% общей годовой продукции.

Распределение по плесам продукции, создаваемой высшей водной растительностью, следующее:

Шошинский	Иваньковский	Волжский	По водохранилищу
34644 т	12493 т	6993 т	54130 т
327 г/м ²	88,6 г/м ²	94,5 г/м ²	165,5 г/м ²

Шошинский плес представляет собой участок, на котором за вегетационный период накапливается огромная растительная масса – 64% всей продукции водохранилища. Значительное количество органического вещества, продуцируемое высшей водной растительностью, не может не оказывать влияния на биотический круговорот этого участка водохранилища.

Годовая продукция макрофитов Ивановского плеса втрое меньше Шошинского – 23% всей продукции водохранилища. Наименьшее количество растительной массы создается в волжском плесе – 13%. Однако в пересчете на единицу площади получаем величину несколько большую, чем в Ивановском плесе, т.е. роль высшей водной растительности в жизни Волжского плеса значительнее, чем Ивановского.

Со времени первого обследования (1957 г.) продукция гидрофильной растительности водохранилища увеличилась вдвое (табл. 50).

При сопоставлении первичной продукции фитопланктона и макрофитов можно отметить, что продукция высшей водной растительности в целом по водохранилищу составляет 22% от общей. В Шошинском же плесе продукция макрофитов составляет треть общей первичной продукции плеса.

Т а б л и ц а 51

Сравнение продукции фитопланктона
и высшей водной растительности

Шошинский плес		Ивановский плес		Волжский плес		Всего по водохранилищу	
макро-фиты	фито-планктон	макро-фиты	фито-планктон	макро-фиты	фито-планктон	макро-фиты	фито-планктон
34644 т 327 г/м ²	76063 т 679 г/м ²	12493 т 89 г/м ²	60845 т 431 г/м ²	6993 т 94 г/м ²	55144 т 745 г/м ²	54130 т 165 г/м ²	192052 т 587 г/м ²

Таким образом, в результате жизнедеятельности высшей водной растительности в Ивановское водохранилище ежегодно поступает 67 000 т воздушно-сухой растительной массы, или 54000 т органического вещества, или 1300 т азота и 190 т фосфора. При пересчете на единицу площади и объема водохранилища гидрофильная растительность создает 165 г/м², или 48 мг/л органического вещества, что свидетельствует о ее значительной роли в создании первичной продукции водоема. За последние 16 лет годовая продукция макрофитов увеличилась в 2 раза. Будет возрастать она и в дальнейшем.

БЕСЦВЕТНЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ И ИНFUЗОРИИ

Исследование зоофлагеллат было проведено в 1973 г. в 5 стандартных рейсах. Пробы отбирались на 26 постоянных станциях, охвативших практически все основные участки водохранилища. Методика сбора и учета этих простейших приведена в предыдущих работах [59-61]. Отбирались интегрированные пробы, метровым батометром выбирался весь столб воды от поверхности до дна, определение и прямой подсчет организмов проводились в чашках Петри под микроскопом МБИ-3 (объектив 10х, 40 ВИ, окуляр х7).

Проведенное исследование показало, что в Ивановском водохранилище бесцветные жгутиконосцы широко распространены. Более того, здесь же зарегистрированы максимальные из известных для других водоемов значения их численности и биомассы. Абсолютный максимум численности и биомассы составляет соответственно 4747 тыс. экз./л и 0.367 мг/л (станция выше устья р. Шоши). В мае и в конце октября численность жгутиконосцев и соответственно их биомасса незначительны (табл. 52). На некоторых станциях, особенно в верхнем и нижнем участках водохранилища, эти простейшие зачастую вообще не обнаруживаются, а если и встречаются, то единичными экземплярами. В июне численность жгутиконосцев заметно увеличивается. Наибольшие показатели как по численности, так и по биомассе наблюдаются в июле - августе при температуре воды 21.7-22.1°. Этот позднелетний пик развития особенно хорошо заметен при использовании усредненных данных численности и биомассы зоофлагеллат для всего водохранилища.

Месяц	Численность, тыс. экз./л	Биомасса, мг/л
V	252	0.017
VI	839	0.049
VII	1260	0.079
VIII	1234	0.077
IX	360	0.016

Средняя численность и биомасса жгутиконосцев

Номер стан- ции	Название	7-11 X	12-18 У I	8-12 У II	4-8 У III	26-29 I X
Волжский плес						
1.	Мигалово (р. Волга)	-	$\frac{678}{0.027}$	$\frac{452}{0.038}$	$\frac{678}{0.041}$	$\frac{452}{0.018}$
2.	р. Тверца	-	$\frac{226}{0.006}$	$\frac{678}{0.034}$	$\frac{226}{0.007}$	-
3.	Устье р. Орши	-	$\frac{226}{0.005}$	$\frac{1356}{0.063}$	$\frac{2712}{0.163}$	-
4.	Юрьевское	-	$\frac{904}{0.032}$	$\frac{2938}{0.185}$	$\frac{1130}{0.084}$	$\frac{339}{0.025}$
5.	Городня	$\frac{565}{0.038}$	$\frac{1695}{0.107}$	$\frac{1808}{0.078}$	$\frac{2147}{0.219}$	$\frac{452}{0.035}$
6.	Видогошь	$\frac{452}{0.035}$	$\frac{1582}{0.104}$	$\frac{2034}{0.157}$	$\frac{1582}{0.097}$	$\frac{678}{0.045}$
7.	Выше устья р. Шоши	$\frac{226}{0.028}$	$\frac{1468}{0.089}$	$\frac{4747^+}{0.367^+}$	$\frac{2486}{0.160}$	$\frac{113}{0.013}$
Шошинский плес						
8.	Безбородово	$\frac{904}{0.060}$	$\frac{1356}{0.047}$	$\frac{3842}{0.217}$	$\frac{2260}{0.142}$	$\frac{1017}{0.049}$
9.	Шоша	$\frac{678}{0.046}$	$\frac{1808}{0.086}$	$\frac{3390}{0.200}$	$\frac{2938}{0.202}$	$\frac{1582}{0.080}$
Иваньковский плес						
10.	Свердлово	-	$\frac{904}{0.063}$	$\frac{1582}{0.082}$	$\frac{1469}{0.111}$	ед.
11.	Водозабор ГРЭС . . .	$\frac{452}{0.029}$	$\frac{1130}{0.098}$	$\frac{904}{0.074}$	$\frac{1130}{0.059}$	$\frac{226}{0.011}$
12.	Бабня	$\frac{904}{0.032}$	$\frac{904}{0.043}$	$\frac{1016}{0.064}$	$\frac{1017}{0.079}$	$\frac{452}{0.026}$
13.	Устье р. Сози	$\frac{452}{0.061}$	$\frac{1130}{0.136}$	$\frac{1130}{0.079}$	$\frac{2712}{0.104}$	$\frac{1130}{0.052}$
14.	Городище	$\frac{672}{0.021}$	$\frac{678}{0.041}$	$\frac{452}{0.030}$	$\frac{904}{0.056}$	$\frac{678}{0.039}$

Процентное соотношение основных групп зоофлагеллат по численности и биомассе (усредненные цифры для всего водохранилища)

Месяц	Choanoflagellida	Bicosoecida	Kinetoplastida	Protomonadida
У	$\frac{51}{35}$	$\frac{31}{23}$	$\frac{4}{13}$	$\frac{14}{29}$
У I	$\frac{18}{20}$	$\frac{24}{33}$	$\frac{34}{23}$	$\frac{23}{24}$
У II	$\frac{22}{21}$	$\frac{30}{38}$	$\frac{37}{31}$	$\frac{11}{10}$
У III	$\frac{13}{14}$	$\frac{44}{49}$	$\frac{33}{25}$	$\frac{10}{12}$
IX	$\frac{38}{31}$	$\frac{22}{50}$	$\frac{30}{13}$	$\frac{10}{6}$

Наибольшие показатели численности и соответственно биомассы приурочены к определенному участку водохранилища (табл. 55) — к Волжскому (от г. Калинина до устья р. Шоши) и Шошинскому плесам. Речные станции (1 и 2) отличаются бедностью зоофлагеллатами, но, начиная от ст. 4 (Юрьевское), их численность сильно возрастает и остается такой до устья р. Шоши. Ниже устья р. Шоши в русловом и озерном участках Иваньковского плеса количество жгутиконосцев резко снижается, исключение составляет лишь ст. 13 (устье р. Созь). Если сравнить средние значения численности и биомассы зоофлагеллат Волжского и Шошинского плесов (не считая ст. 1 и 2) с таковыми Иваньковского плеса, то оказывается, что как по численности, так и по биомассе эти участки различаются примерно в 3 раза. Средняя численность для Волжского и Шошинского плесов равняется 1478 тыс. экз./л с биомассой 0.091 мг/л. Эти же показатели для Иваньковского плеса составляют соответственно 481 тыс. экз./л и 0.034 мг/л. Причины такой неравномерности в распределении жгутиконосцев по водохранилищу не совсем ясны. Может быть, это связано с тем, что именно Волжский и Шошинский плесы являются наиболее заросшими высшей водной растительностью участками водохранилища [211]. Этот же район выделяется и по богатству альгофлоры [90]. По-видимому, здесь создаются наиболее благоприятные условия для развития жгутиконосцев; в этом месте идет формирование основной массы зоофлагеллат всего водохранилища. Выносимые течением жгутиконосцы попадают в нижний участок, где их численность снижается. В Ивань-

Т а б л и ц а 55

Средние значения численности и биомассы зоофлагеллат
по станциям за все рейсы

Номер стан- ции	Название	Численность, тыс. экз./д	Биомасса, г/м ³
1	Мигалово	452	0.025
2	р. Тверца	226	0.009
3	Устье р. Орши	859	0.046
4	Юрьевское	1062	0.065
5	Городня	1424	0.095
6	Видогошь	1265	0.088
7	Выше устья р. Шоши	1808	0.131
8	Безбородово	1876	0.103
9	Шоша	2078	0.123
10	Свердлово	791	0.051
11	Водозабор ГРЭС	768	0.054
12	Бабнинский зал.	858	0.047
13	Устье р. Созь	1311	0.086
14	Городище	678	0.037
15	Корчева	640	0.038
16	Корчевской зал.	519	0.032
17	Уходово	362	0.020
18	Перетрусовский заход	384	0.019
19	Перетрусовское мелководье	406	0.028
20	Омутнинское мелководье . .	746	0.049
21	Липня	361	0.019
22	Коровинский зал.	407	0.024
23	Вход в канал им. Москвы	339	0.020
	Мошковичский залив:		
24	Водосброс теплой воды Ко- наковской ГРЭС	384	0.027
25	середина залива	316	0.020
26	выход из залива	271	0.017

ковском плесе как в русловой, так и в озерной частях массового развития зоофлагеллят ни разу не отмечено, хотя некоторые станции располагались в районе заросших мелководий, внешне напоминающих участки Шошинского плеса.

Отдельно стоит упомянуть Мошковичский залив. За время исследования температура воды здесь была значительно выше, чем в остальных участках водохранилища. Однако заметного влияния на зоофлагеллят она не оказывала. Можно лишь отметить некоторое снижение численности жгутиконосцев в заливе по сравнению со станцией, расположенной в районе забора воды. В мае, когда в водохранилище доминировали воротничковые жгутиконосцы и температура воды в месте ее забора была 12°, а в заливе 20°, в самом заливе жгутиконосцы не были обнаружены. Близлежащие станции, иногда испытывающие влияние подогретых вод, ни по численности, ни по видовому составу от других станций Ивановского плеса не отличались.

Видовой состав зоофлагеллят Ивановского водохранилища довольно однообразен, обнаружены представители 4 отрядов, всего 37 видов (см. список видов). Наибольшее видовое разнообразие наблюдается в местах увеличения общей численности зоофлагеллят. Какой-либо приуроченности того или иного вида к определенным участкам водохранилища не замечено. В мелководных, заросших растительностью участках число видов, вероятно, увеличивается. По сравнению с фауной зоофлагеллят обследованных водоемов [59, 60] видовой состав жгутиконосцев планктона Ивановского водохранилища оказался самым богатым.

За весь период существования Ивановского водохранилища инфузории, составляющие немалую долю живого населения водоема, практически не изучались. В работе Е.С. Незвестновой-Жадиной [120] по зоопланктону водохранилища приводятся 4 вида этих организмов. Э.Д. Мордухай-Болтовская [113] указывает на присутствие в планктоне 6 видов инфузорий.

Сбор материала проводился в 1972-1973 гг., причем наибольшее внимание было уделено планктонным инфузориям. Всего определено 102 вида простейших, из них 3 вида относятся к Testacea, 3 - к Heliozoa, остальные - инфузории. Среди инфузорий преобладают представители Holotricha (45%), затем Spirotricha (34%), Peritricha (21%). С апреля по ноябрь постоянно и в значительном количестве встречались Tintinnidium fluvatile, Codonella cratera, Strombidium viride, Strobilidium velox. Эти виды можно считать эвритермными. Остальные развивались преимущественно в определенные сезоны.

В начале весны (в апреле) при температуре воды 8° инфузорий в водохранилище было очень мало, средняя численность составляла 239 экз./м³ (табл. 58). В этот период преобладали эвритермные формы (Tintinnidium fluvatile, Strobilidium velox, Strombidium viride), холодолюбивые ранневесенние (Cyclotrichium viride) и планктонная суктория (Staurophrya elegans).

Т а б л и ц а 56

Средняя численность (тыс. экз./м³), биомасса (г/м³)
и продукция (г/м³) инфузорий

	IУ	У	У1	VII, VIII	IX	X
1 9 7 2 г.						
Численность	-	1422	2387	425	922	680
Биомасса	-	0.114	0.099	0.020	0.027	0.037
Продукция	-	3.53	2.97	0.31	0.39	0.59
1 9 7 3 г.						
Численность	239	1815	953	190	-	743
Биомасса	0.010	0.132	0.049	0.003	-	0.026
Продукция	0.15	4.08	1.47	0.05	-	0.40
С р е д н я я						
Численность	239	1618	1670	307	922	711
Биомасса	0.010	0.123	0.074	0.011	0.027	0.031
Продукция	0.15	3.80	2.22	0.18	0.39	0.49

Наибольшее развитие инфузорий наблюдалось в мае. В начале этого месяца, когда метазойный зоопланктон развит еще очень слабо, инфузории развиваются в массовом количестве: *Stokesia vernalis*, *Amphileptus trachelioides*, *Phascolodon vorticella* и другие крупные весенние формы. Численность их в открытой части водохранилища достигала 10 млн экз./м³, биомасса – до 2 г/м³. Такое пышное развитие инфузорий можно объяснить рядом причин. Прежде всего тем, что вместе с половодьем происходит приток органического вещества в водохранилище, который способствует развитию бактерий и водорослей – основных компонентов питания инфузорий. В этот период в массовом количестве развивается диатомовая водоросль *Stephanodiscus hantschii* Grun., которая, как выяснилось [130], служит прекрасным кормом для многих видов инфузорий. Мы постоянно обнаруживали *S. hantschii* в пищеварительных вакуолях этих организмов. Вместе с тем в мае, особенно в начале месяца, слабо развит метазойный зоо-

планктон, который либо конкурирует с инфузориями в питании, либо потребляет их в пищу. В этом месяце отмечена наиболее высокая биомасса инфузорий (табл. 57).

По мере нагревания воды видовой состав инфузорий изменяется. Весенние формы сменяются летними теплолюбивыми: *Epistylis rotans*, *Coleps hitrus*, *Vorticella anabaena*, *Paradileptus elephantinus* и др.

В июне численность инфузорий продолжала оставаться значительной, наблюдалось большое развитие эпибионтов, в основном *V. anabaena* на цветущих синезеленых. В Шошинском плесе численность этого вида доходила до 3 млн экз./м³.

На июль и август приходится летний минимум развития инфузорий. Видовой состав в этот период очень беден и представлен главным образом эвритермными формами. Слабое развитие инфузорий объясняется, по-видимому, тем влиянием, которое оказывает на них зоопланктон, развивающийся в это время в максимальной степени. Филтраторы конкурируют с инфузориями в питании, а хищники в большом количестве потребляют их в пищу.

В сентябре численность инфузорий относительно летних месяцев несколько увеличивается. Преобладают в этот период эвритермные формы, в небольшом количестве появляются виды, характерные для весеннего планктона: *Vorticella natans*, *V. sphaerica*, *Stokesia vernalis* и др. Многие летние формы исчезают полностью. С похолоданием в октябре количество инфузорий в планктоне значительно уменьшается, видовой состав представлен в это время главным образом эвритермными формами, в небольшом количестве сохраняются холодолюбивые формы весенне-осенней группы, которые затем полностью исчезают.

Эпибионтный комплекс инфузорий представлен 10 видами, из которых 5 – эпифитные, обитающие на водорослях, и 5 – эпизойные, поселяющиеся на зоопланктерах. Почти все эти виды развиваются в теплое время года. Осенью и ранней весной мы отмечали только

Т а б л и ц а 57

Сравнение биомассы инфузорий и зоопланктона, мг/м³

Месяц	Биомасса зоопланктона (И.К. Ривьер – гл. X)	Биомасса инфузорий в 1972–1973 гг.
У	251	113.7–131.5
У1	1340	99–49.3
УII–УIII	2546	20–3
IX	695	27
X	574	37.3–26.1

Vorticella sphaerica (на *Asterionella formosa*), *Vaginicola crystallina* и *V. sp.* (на *Melosira sp.*).

Летом 1973 г. наблюдалось массовое развитие эпibiонтов на зоопланктонах. Большой процент рачков и коловраток был заражен инфузориями и эвгленоидами - *Colacium cyclopicola*, *C. epiphiticum*. На *Cyclops vicinus* встречались крупные колонии (до 100 видов) *Epistylis anastatica*, значительно реже - суктория *Tocophrya cyclopus*. Почти все *Coelochilus unicornis* несли на себе большое количество *Vorticella conochili*. На дафниях часто наблюдались *Opystostyla sp.*, на коловратках - *Rhabdostyla congregata*. Столь массовое развитие эпibiонтов, в особенности на зоопланктонах, можно считать неестественным и в какой-то мере патологическим явлением. Объяснить это следует, по-видимому, ненормальными температурными условиями 1972-1973 гг., когда лето было необычайно жарким и засушливым, в связи с чем создались неблагоприятные условия для жизни зоопланктона, которые способствовали заражению его эпibiонтами.

Инфузории, обнаруженные в Ивановском водохранилище, весьма обычны в пресноводных водоемах всего земного шара [104, 198, 201, 206-207]. Виды инфузорий, характерные для этого водохранилища, были отмечены нами и во всех других водохранилищах Волжского каскада. Среди волжских водохранилищ Ивановское относится к числу наиболее продуктивных. По характеру сезонной динамики развития инфузорий оно мало отличается от других водохранилищ, расположенных значительно южнее. Если сравнить видовой состав инфузорий Ивановского водохранилища и Онежского озера, изученного в этом отношении С.И. Мажейкайте [101], то можно найти много общих видов. Однако некоторые из них, развивающиеся в массовом количестве в Онежском озере, в Ивановском водохранилище не обнаружены. Сезонная динамика развития инфузорий в Ивановском водохранилище отличается от таковой Онежского озера, где массовое развитие инфузорий наступает значительно позже, что зависит от целого комплекса морфометрических, гидрологических и других условий водоема. Колебания биомассы инфузорий Ивановского водохранилища в общем соответствуют колебаниям численности в различные сезоны. Наибольшие значения биомассы наблюдаются в мае, самые низкие - в апреле.

Сравнение биомассы зоопланктона (см. гл. X) и инфузорий (табл. 57) показало, что биомасса зоопланктона значительно выше таковой инфузорий.

По отдельным плесам водохранилища инфузории распределяются неравномерно (рис. 27). Наименьшее их количество в течение всех трех сезонов отмечалось в верхнем участке Волжского плеса. Наибольшее количество инфузорий весной наблюдалось в Шошинском и Ивановском плесах.

Наиболее близки в количественном отношении Нижне-Волжский и Ивановский плесы. Самое большое видовое разнообразие наблюдалось в Шошинском и Ивановском плесах. Сравнительное изуче-

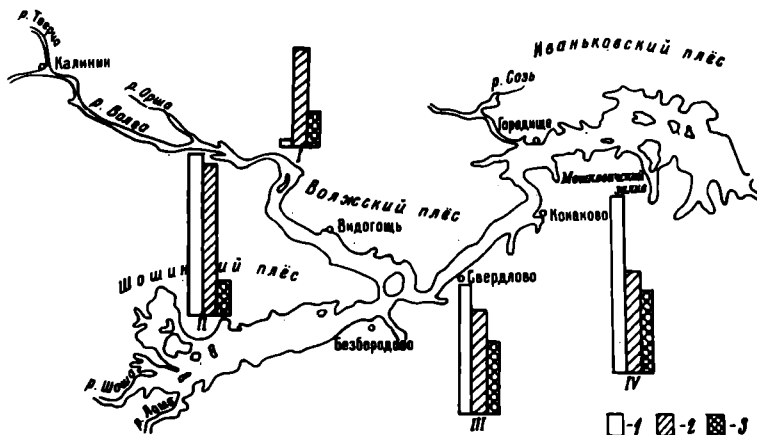


Рис. 27. Распределение инфузорий по отдельным плесам водохранилища.

Плесы: I – Верхне-Волжский, II – Шешинский, III – Нижне-Волжский, IV – Ивановский. 1 – весна, 2 – лето, 3 – осень, 1 см столбика соответствует численности 400 тыс. экз./м³.

ние русловых и мелководных участков водохранилища показало, что открытые незащищенные участки мелководья, лишенные растительности, почти не отличаются от русловых по количеству и составу инфузорий. Зарастающие мелководные заливы населены инфузориями значительно больше. Так, весной в Корчевском заливе при температуре воды 8° на глубине 0.5 м мы обнаружили богатую фауну простейших. Вода в этом участке имела зеленый цвет от огромного количества жгутиконосцев, численность инфузорий составляла 4320 млн экз./м³, состав их был чрезвычайно разнообразен.

В толще воды инфузории распределяются неравномерно. Весной, в мае, наибольшее их количество наблюдается в среднем слое воды. Причем преобладающая в численном отношении *Urotricha pelagica* приурочена главным образом к среднему горизонту воды, *Tintinnidium fluviatile* встречается равномерно по глубине с некоторым доминированием также в среднем слое, *Codonella cratera* – в среднем слое и у дна, *T. fluviatile*, f. *cylindrica* – у дна. В остальное время, с июня по октябрь, основная масса инфузорий находилась в поверхностном слое воды.

Круглосуточные наблюдения за вертикальным распределением инфузорий по глубине показали, что в самое темное время суток (в 24 ч) инфузории мигрируют в поверхностный слой воды, а затем уходят из этого слоя, скапливаясь в основном в среднем слое (рис. 28).

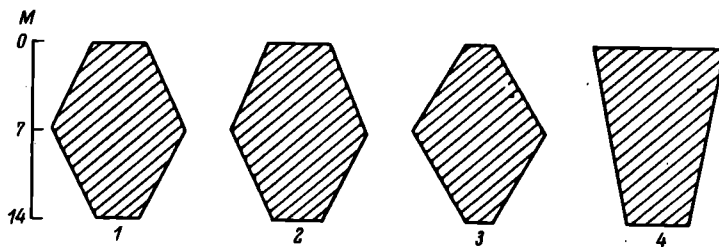


Рис. 28. Распределение инфузорий по глубине в течение суток (май 1973 г.).

1 - в 8 ч, 2 - в 12 ч, 3 - в 16 ч, 4 - в 24 ч.

На основе имеющихся данных мы сделали предварительный расчет продукции инфузорий. При этом была использована формула для определения продукции организмов, размножающихся делением надвое:

$$P=BC; \quad P=B \frac{0.693}{g},$$

где В - биомасса инфузорий, С - удельная продукция, g - время генерации, сутки [62].

Весной в период максимального обеспечения пищей инфузории развиваются с максимальной скоростью. Для этого периода (май-июнь) время генерации в среднем принимается равным 17 ч, при этом удельная продукция будет равна единице, а суточная - средней биомассе за месяц. Согласно этим расчетам, продукция за май равна 3.8 г/м^3 , за июнь - 2.22 г/м^3 . С июня по октябрь и в апреле удельная продукция может быть принята равной 0.5 (время генерации при этом составляет около 30 ч).

С апреля по октябрь продукция инфузорий, по нашим расчетам, равна 7.23 г/м^3 . С ноября по март месячная продукция инфузорий принимается равной той, что была в апреле. Следовательно, за этот период она будет равна 0.75 г/м^3 , а всего за год - 7.98 г/м^3 . Можно предполагать, что более детальный расчет даст значительную прибавку к этой величине. Не располагая данными по продукции зоопланктона Иваньковского водохранилища, мы не могли сравнить эти величины. В Рыбинском водохранилище за период с 1956 по 1974 г. продукция зоопланктона колебалась от 2.4 до 13.8 г/м^3 , в среднем она составляет около 7.0 г/м^3 [112].

Следовательно, продукция инфузорий в Иваньковском водохранилище равна по величине продукции зоопланктона в Рыбинском водохранилище, что свидетельствует о значительной роли этих организмов в круговороте веществ водоемов.

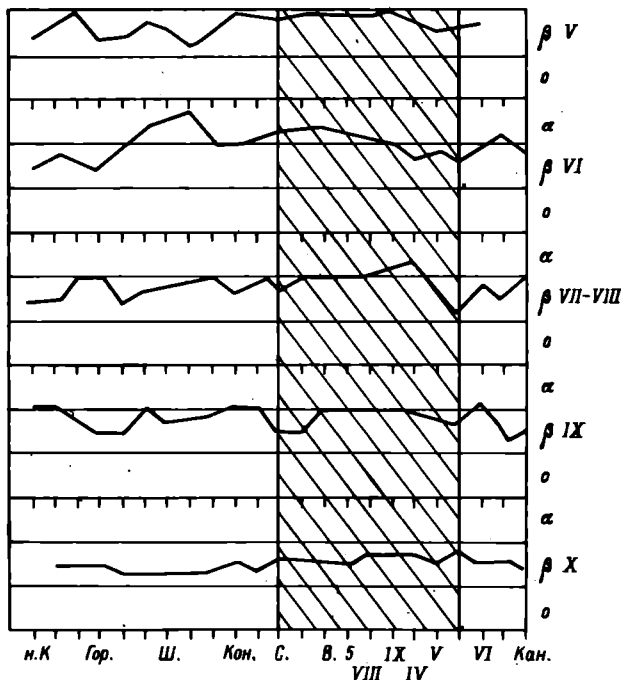


Рис. 29. Кривые сапробности Ивановского водохранилища.

По оси ординат: У-Х - месяцы; О - олигосапробная зона, α и β - мезосапробные зоны. По оси абсцисс - станции: н.К. - ниже Калинина, Гор. - Горки, Ш. - р. Шоша, Кон. - Конаково, С. - р. Созь, В. - водозабор, 5 - станция, Кан. - канал им. Москвы; римские цифры - разрезы.

Используя данные по составу и численности инфузорий, мы сделали попытку оценить сапробное состояние Ивановского водохранилища за период исследования. Значения индексов сапробности были получены из работы Сладечека [221], расчеты проводились по методу Пантле и Бука [218].

Кривые сапробности, составленные по отдельным станциям в различные месяцы, показывают, что в мае биологическая сапробность полностью укладывается в пределах значений β -мезосапробной зоны (рис. 29). В это время отмечалось большое количество α -мезосапробных видов (рис. 30), но, численность их была небольшой, поэтому они не могли повлиять в сильной степени на показатель сапробности в мае. С июля по октябрь индикаторы α -мезосапробной зоны составляли небольшую часть всех видов, преобладали в этот период показатели β -мезосапробной зоны. В июне большой участок кривой располагается в области значений α -ме-

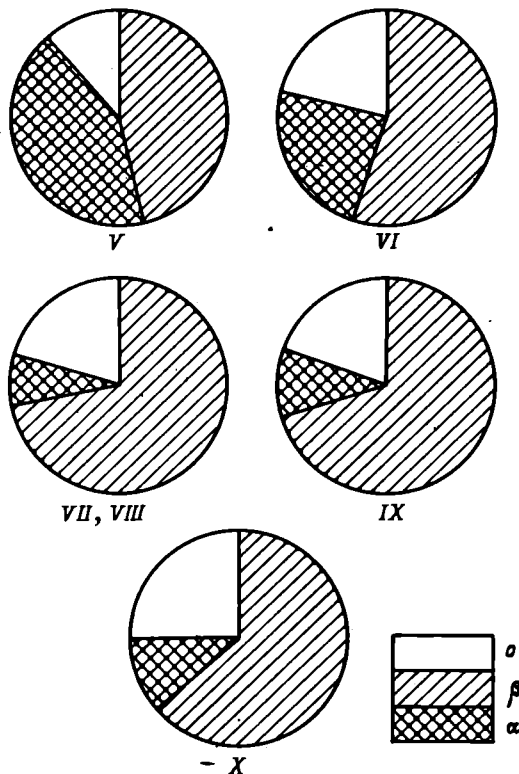


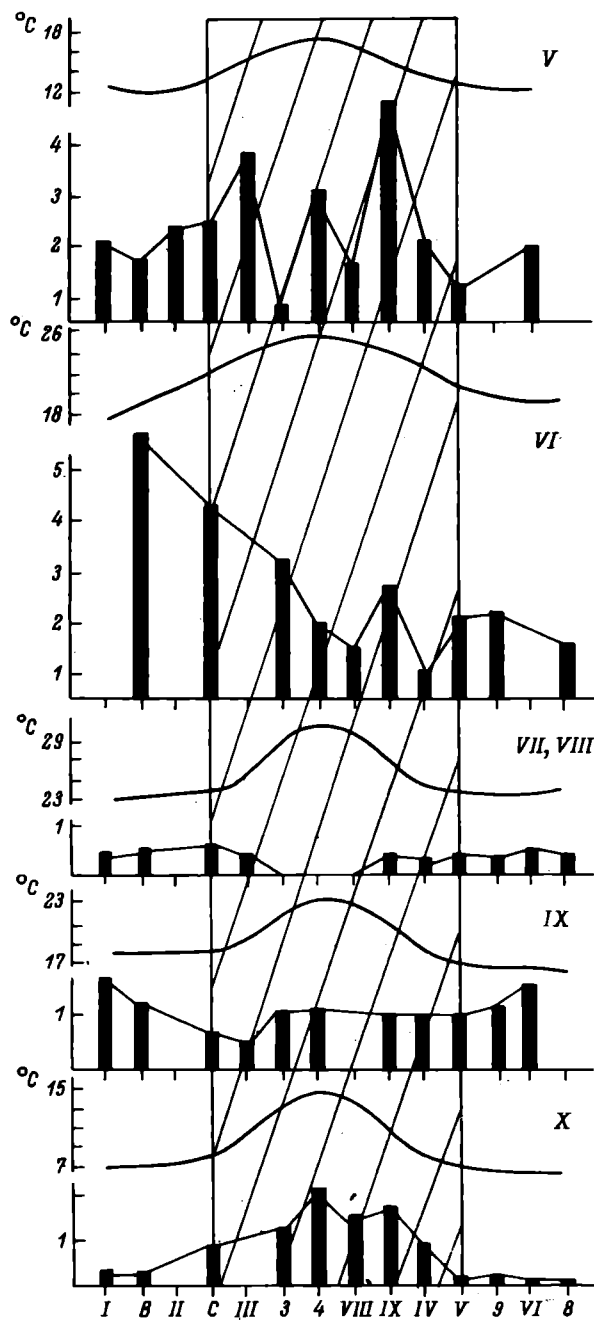
Рис. 30. Соотношение индикаторов различных зон сапробности.

$0, \beta, \alpha$ – показатели олиго-, β -и α -мезосапробных условий.
 $\gamma-X$ – месяцы.

зосапробной зоны, что объясняется развитием в этом месяце большого количества *Vorticella anabaena*, индекс сапробности которой высок – 2,9.

В июле и августе кривая сапробности смещается в α -мезосапробную зону в районе влияния подогретых вод, но основная часть располагается в β -мезосапробной зоне.

В сентябре и октябре кривые практически укладываются в пределах значений β -мезосапробной зоны, причем в октябре индекс сапробности в различных участках водохранилища несколько ниже. В районе влияния подогретых вод биологическая сапробность в течение всего периода наблюдений была несколько выше среднего по всему водохранилищу, за исключением июня, когда в районе водозабора, расположенного выше участка, подверженного влиянию подогретых вод, сапробность была несколько выше.



Конаковская ГРЭС оказывает существенное влияние на развитие инфузорий. Весной, в апреле и мае, в зоне подогрева численность инфузорий была заметно выше, что объясняется увеличением скорости размножения инфузорий под влиянием повышенной температуры (рис. 31). Так, в мае в зоне влияния подогретых вод на выходе из Мошковичского залива численность инфузорий доходила до 6 млн экз./м³, когда вне этой зоны было не более 1.5 млн экз./м³. В зоне влияния подогрева численность *Phascolodon vorticella* весной составляла около 3.2 млн экз./м³.

В июне, июле и в сентябре численность инфузорий в зоне влияния подогретых вод заметно уменьшилась. В июле при наиболее высокой температуре воды, на водосбросе она достигала 33°, практически все инфузории погибали.

Осенью, в октябре, в подогреваемой зоне численность инфузорий была довольно высокой, в несколько раз выше, чем вне этой зоны. Видовой состав в зоне подогрева был также значительно богаче.

Рис. 31. Численность инфузорий в районе влияния подогретых вод и вне его (Иваньковский плес).

У-Х - месяцы. Штриховка - район влияния подогретых вод. По оси ординат - количество инфузорий, млн экз./м³, температура, °С. Остальные обозначения те же, что на рис. 29.

ЗООПЛАНКТОН

В годы возникновения водохранилища зоопланктон изучался рядом исследователей [120, 184]. На протяжении последующих 30 лет работы проводились лишь Э.Д. Мордухай-Болтовской в 1955–1956 гг. Систематические исследования были начаты ИБВВ АН СССР в 1967 г в зоне влияния теплых вод Конаковской ГРЭС, а затем охватили все водохранилище.

Сравнивая данные 1967–1975 гг. с показателями первых лет [120], можно констатировать, что видовой состав зоопланктона за все время существования водохранилища не претерпел существенных изменений. Этому способствовало сохранение в водоеме широкого диапазона экологических условий: от полноводной реки (Верхний участок Волжского плеса), где до сих пор существуют речные формы и зоопланктон несет реофильные черты, до озеровидного Ивановского плеса с типичными пелагическими комплексами.

В списке видов Е.С. Неизвестной-Жадиной [120] перечисляются придонные, зарослевые и микробентические формы, часто встречающиеся в планктонных пробах, но отсутствуют банальные формы планктонных ракообразных, широко распространенных в водохранилище. По нашим данным, эти формы принадлежат к 20 видам.

Сопоставление последних данных по видовому составу с материалами, приводимыми Э.Д. Мордухай-Болтовской [113, 114], показывает, что за истекшие 20 лет видовой состав зоопланктона (тыс. экз./м³) водохранилища остался тем же.

1955, 1956 гг.	Rotatoria	Cladocera	Copepoda
(данные Э.Д. Мордухай-Болтовской)	41	22	15
1967–1975 гг.	39	(35)15*	16

* В скобках – цифра с учетом всех зарослевых и придонных видов, обнаруженных в пробах.

Виды, приведенные в списке, за исключением отдельных форм, обнаруживаются на протяжении всего водохранилища. Так, *Brachionus bennini*, *Bosmina longispina* и *Bosminopsis deitersi* не распространяются ниже д. Городище, т.е. не заходят в Ивановский плес. В верхнем участке Волжского плеса не встречается *Bythotrephes longimanus* – типичный пелагический вид, характерный для озерного Ивановского плеса.

Зоопланктон водохранилища в настоящее время развивается не из форм, поступающих из верховых водоемов и болот, как это наблюдалось в первые годы [120], а за счет местных латентных яиц и зимующих стадий. Так, в зоне влияния теплых вод, на участке, включающем Мошковичский залив и близлежащую территорию, благодаря более высоким температурам ветвистоусые появляются в планктоне из зимних яиц в первой декаде апреля – почти на месяц раньше, чем первые особи *Cladocera*, которые обнаруживаются в верхнем Волжском участке.

Однако некоторые формы имеют происхождение из водоемов и бейшлота верховья Волги: *Bosmina longispina*, *B. obtusirostris*, *B. crassicornis*, *Heterocope appendiculata*, *Bipalpus hudsoni*, частично *Daphnia cristata*. В настоящее время вследствие распространения сточных вод в районе Калинина особи этих видов редко остаются живыми. Некоторые же из них (*Bosmina crassicornis*, *Heterocope appendiculata*) достигают Ивановского плеса, размножаются там и постоянно встречаются в планктоне.

Хотя со времени первых лет залития видовой состав не переносил существенных изменений, соотношение зоопланктонных групп и отдельных видов, количественные показатели, распределение и некоторые другие особенности за период существования водохранилища стали иными. Зоопланктон заметно изменился под влиянием факторов, длительно действующих с момента зарегулирования (переработка грунтов, накопление илов, зарастание), а также в результате нарастающего в последние годы эвтрофирования, воздействия тепловых сбросов.

Распределение

Каждый из трех плесов водохранилища не однороден по характеру зоопланктона, особенно верхний участок Волжского и Шошинский плес, на протяжении которых зоопланктон изменяется от речного до пелагического. В озерном Ивановском плесе в настоящее время обособилась зона сбросных вод ТЭС, отличающаяся усиленной проточностью и повышенной температурой.

В верхнем участке Волжского плеса по особенностям зоопланктона выделяются три района: участок Волги выше впадения р. Орши, остальной участок плеса до впадения р. Шоши, затопленное озеро Видогошь. Участок до впадения р. Орши, сохраняющий речные

черты, был выделен уже на второй год существования водохранилища Е.Н. Незвестной-Жадиной [120].

Зоопланктон выше г. Калинина даже летом беден, состоит из коловраток и отдельных влекомых течением крупных дафний и босмин. Попадая в неблагоприятные условия значительной проточности, эти озерные формы выглядят угнетенными. Они лишены яиц в выводящих сумках, жировых накоплений внутри тела и имеют спавшийся кишечник. Характерной особенностью этого участка вплоть до впадения р. Орши является постоянное присутствие в пробах донных и прибрежных Cladocera: *Alona rectangula*, *Pleuroxus trigonellus*, *Disparalona rostrata*, *Illyocryptus sordidus*, вымываемых со дна течением. Численность и биомасса ракообразных здесь незначительны – 0.25 тыс. экз./м³ и 0.01 г/м³ соответственно.

Зоопланктона в р. Тверце мало (0.7 тыс. экз./м³), состоит в основном из коловраток (*Keratella quadrata*, *Filinia longiseti*) и босмин.

Орша, в низовье которой течение ослаблено и существует подпор, населена несравненно богаче – численность 490 тыс. экз./м³, биомасса 2.56 г/м³. Здесь встречаются все основные формы зоопланктона Ивановского водохранилища: представители родов *Synchaeta*, *Asplanchna*, *Brachionus*, *Filinia*, копеподы (*Mesocyclops oithonoides*, *Cyclops vicinus*), обычные Cladocera (*Bosmina longirostris*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Daphnia cucullata*, *Leptodora kindti*). Естественно, что после впадения р. Орши зоопланктон обогащается, численность его (тыс. экз./м³) становится на порядок выше. Ниже приведены данные за июнь 1973 и 1975 гг.

Выше впадения р. Орши	Ниже впадения р. Орши
Rotatoria 0.05	Rotatoria 5.0
Cladocera 0.3	Cladocera 0.65
Copepoda 0.9	Copepoda 10.0
Общая численность . . . 1.25	Общая численность . . 15.65

Ниже по течению появляются залитые участки поймы, где на мелководье в массе развиваются Cladocera, в частности *Bosmina longirostris*. Однако роль коловраток, как это характерно для верховьев плеса, остается высокой, количество зоопланктона возрастает по направлению к берегу: на русле (глубина 8 м) 0.088 г/м³, на пойме (глубина 4 м) 0.095 г/м³, на мелководье (глубина 1–0.5 м) 0.45 г/м³.

До этого района благодаря наличию значительной проточности (0.13–0.15 м/с) наблюдается полная гомогенность в вертикальном распределении зоопланктона. Ниже коловраток у поверхности

Т а б л и ц а 58

Вертикальное распределение зоопланктона (тыс. экз./м³)
на русловых участках в верховьях Волжского плеса,
средние данные за июнь 1973 г.

	Юрьевское			Городня			Горки		
	по- верх- ность	сред- ний слой	дно	по- верх- ность	сред- ний слой	дно	по- верх- ность	сред- ний слой	дно
Rotatoria	12.1	11.4	9.3	117.1	90.3	47.7	173.8	203.6	73.0
Cladocera	3.2	2.6	2.8	13.3	6.7	3.7	18.2	39.7	126.7
Copepoda	2.88	9.5	5.7	4.1	3.4	3.24	12.5	8.2	21.6
Общая чис- ленность	18.18	23.5	17.7	134.5	100.4	54.64	222.5	245.6	221.5

становится значительно больше, чем у дна, та же особенность сохраняется и у д. Горки (табл. 58).

Для верхнего участка Волжского плеса характерно присутствие в планктоне *Bosminopsis deitersi*, относящегося к типичным речным обитателям [55]. Распространенный ранее в Волге [215], он перестал встречаться в нижних плесах, исчез из Угличского, Рыбинского и Горьковского водохранилищ. Босминописис обычно встречается единичными экземплярами от д. Юрьевское до д. Заборье. В районе Горьк. рачки наиболее многочисленны - 8.2 тыс. экз./м³ [174].

Затопленное оз. Видогощь с глубиной до 18 м сохраняет некоторые типичные озерные черты, но благодаря сообщению с водохранилищем обширными мелководьями имеет обычное для Ивановского водохранилища планктонное население. Озеро характеризуется мощным гипolimнионом, располагающимся глубже 8-10 м, в придонном слое - дефицитом кислорода (до 1.0-0.04 мг/л), большим количеством углекислоты (до 47.9-57.7 мг/л), низкими температурами (от 4.4 до 10°). Все это резко отличает затопленное пойменное озеро от столь же глубоких русловых участков водохранилища. В зоопланктоне озера весной наблюдается массовое развитие коловраток, в значительном количестве встречается олигосапроб *Notholca longispina*, летом доминируют *Cladocera* (*Daphnia cucullata*, *Bosmina coregoni*, *B. longirostris*), в массе размножается *Mesocyclops leuckarti*, из коловраток - *Keratella quadrata* и *K. cochlearis*. Зоопланктон населяет эпилимнион и не идет глубже слоя температурного скачка (рис. 32). Суточные перемещения ракообразных происходят только в пределах эпилимниона (рис. 33). Летние биомассы зоопланктона в озере ве-

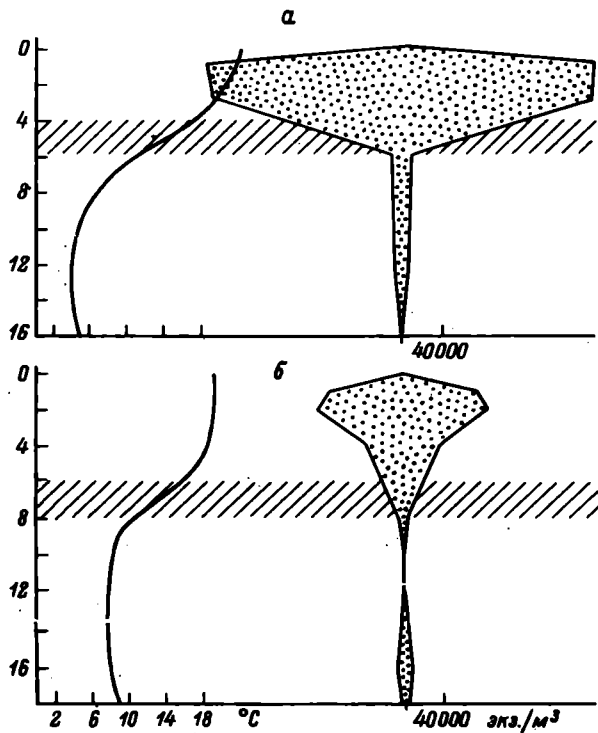


Рис 32. Вертикальное распределение температуры и зоопланктона в оз. Видогощь в июне 1973 (а) и 1975 (б) гг. (штриховка – металимнион).

По оси ординат – глубина, м; по оси абсцисс – температура и численность.

ляки и составляют $3.6\text{--}3.4 \text{ г/м}^3$ до глубины 4 м, что характеризует этот водоем как евтрофный, каким он был и в первые годы существования водохранилища [164].

Участок водохранилища от устья Шоши до устья р. Сози (нижневолжский участок Волжского плеса) характеризовался особенно богатым зоопланктоном уже с первых лет существования водохранилища [120]. Это связано не только с большим количеством зоопланктона, поступающего из Шошинского плеса, но, видимо, и с благоприятными для водных беспозвоночных условиями питания вследствие уменьшения проточности и утилизации органики, поступающей со стоком из верхних участков. Нижний Волжский участок и Ивановский плес богаче зоопланктоном по сравнению с верхним Волжским участком (рис. 34).

Шошинский плес представляет собой огромные площади заросших мелководий с очень малой относительной площадью русел рек.

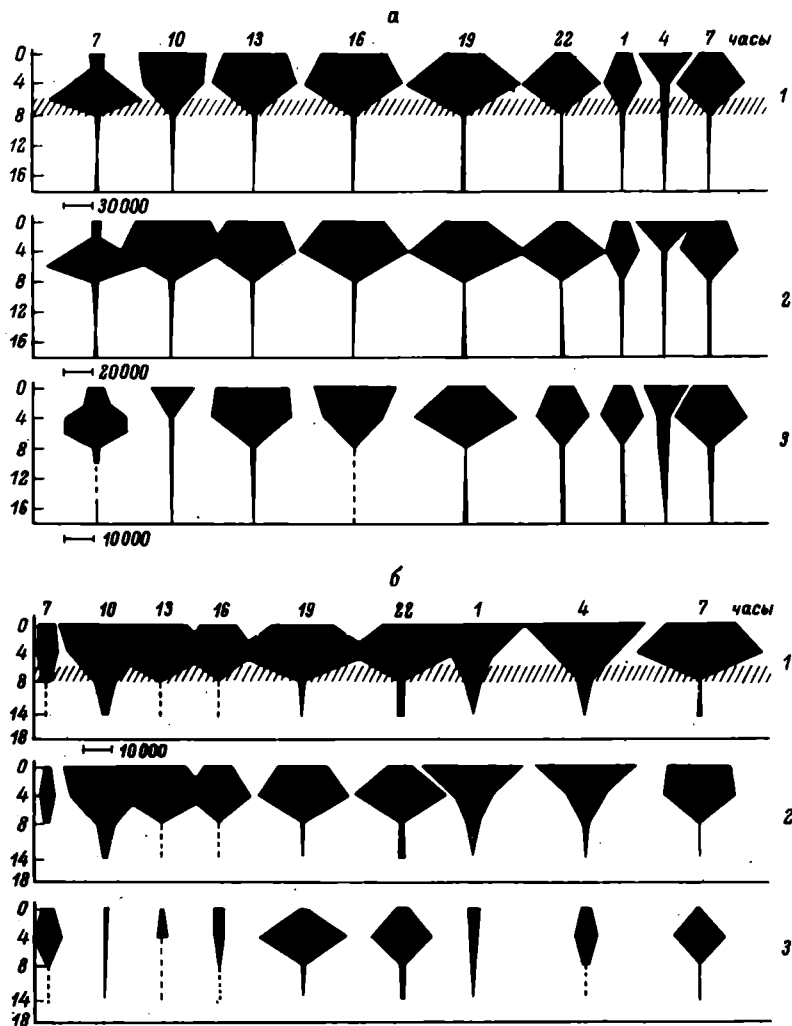


Рис. 33. Вертикальные суточные миграции *Daphnia cucullata* (а) и *Bosmina coregoni* (б) в оз. Видогошь.

1 - вся популяция, 2 - половозрелые особи, 3 - молодь (штриховка - металимнион). По оси ординат - глубина, м; по оси абсцисс - численность, экз./м³.

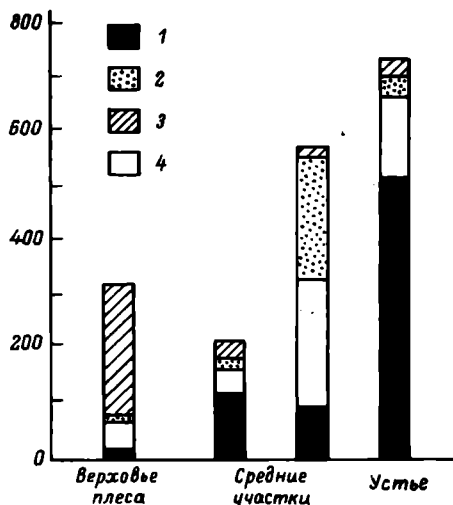


Рис. 34. Состав зоопланктона в русловых участках Шошинского плеса в июне 1973-1974 гг.

1 - Cladocera+Copepoda, 2 - Brachionus, 3 - Asplanchna, 4 - Rotatoria (прочие). По оси ординат - численность, тыс. экз./м³.

С первых лет существования водохранилища плес отличался массовым развитием коловраток рода *Brachionus* [120]. Эта особенность проявляется в средней части плеса на пойменных участках. В низовьях плеса постепенно возрастает роль Cladocera: *Daphnia cucullata*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris*, *B. coregoni*.

Зоопланктон, вносимый в плес Шошей и Ламой, своеобразен и состоит в основном из представителей родов *Asplanchna* и *Synchaeta*. Брахионусы почти не встречаются, но уже на пойменных участках средней части плеса они достигают полного расцвета: *Brachionus angularis*, *B. quadridentatus*, *B. diversicornis homoceros*, *B. calyciflorus ampiceros*, *B. calyciflorus spinosus*. Большинство этих видов характерно для прудов повышенной эвтрофности.

В низовьях Шошинского плеса общее количество коловраток резко снижается, беднеет их видовой состав, изменяется соотношение коловраток и ракообразных. Этот процесс хорошо прослеживается вдоль русла Шоши от района слияния Шоши и Ламы до впадения Шоши в Волгу (рис. 34). Однако роль коловраток даже в июле-августе в Шошинском плесе остается значительной.

Естественно, что втеkanie „шошинских“ вод резко меняет характер зоопланктона ниже лежащих участков: обогащается качественно, повышается (по данным У1 1975) общее количество (тыс. экз./м³). В пробах появляется несколько видов *Brachionus*, характерных для Шошинского плеса.

Выше устья р. Шоши

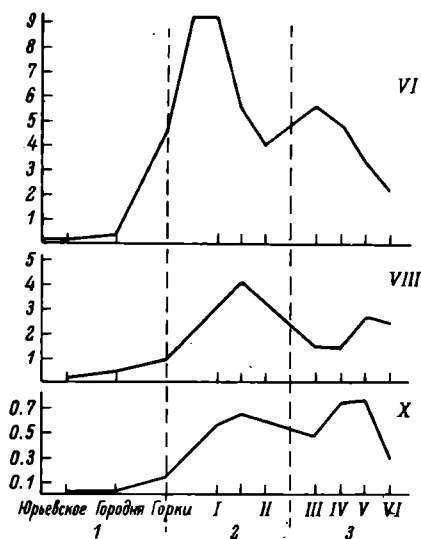
<i>Brachionus</i>	0
<i>Rotatoria</i>	9.5
<i>Copepoda</i>	8.8
<i>Cladocera</i>	3.0
Общая численность . .	21.3

Ниже устья р. Шоши

<i>Brachionus</i>	5.0
<i>Rotatoria</i>	19.4
<i>Copepoda</i>	78.1
<i>Cladocera</i>	165.5
Общая численность . .	253.0

Рис. 35. Распределение биомассы зоопланктона в русловых участках Иваньковского водохранилища в 1973 г.

1 - Верхневолжский участок,
2 - Нижневолжский участок,
3 - Иваньковский плес. По оси ординат - биомасса, г/м³; по оси абсцисс: II-YI - разрезы.



Зоопланктон озеровидного Иваньковского плеса характеризуется массовым развитием ракообразных. Возрастание их роли и резкое сокращение количества видов и общей численности *Rotatoria* начались здесь уже с самых первых лет существования водохранилища [120, 164].

В последние годы продолжалось увеличение численности *Cladocera*, особенно *Daphnia cucullata* и *Bosmina longirostris*, которые стали доминирующими формами летнего зоопланктона. В настоящее время в течение лета эти виды образуют преобладающую долю общей биомассы зоопланктона (рис. 36).

Значительную роль в зоопланктонном комплексе играет *Diaphanosoma brachyurum*, *Leptodora kindti*, представители рода *Mesocyclops* (*M. leuckarti*, *M. oithonoides*, *M. crassus*), а также *Cyclops vicinus*. Роль диаптомид в последние годы резко снизилась. Среди коловраток доминирует всего 3-4 вида: *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Polyarthra euryp-tera*, иногда *Asplanchna* и *Synchaeta*.

В результате более медленного прогревания больших водных масс плеса весеннее развитие зоопланктона здесь несколько запаздывает. Осенью же на русловых участках даже в сентябре и начале октября он сохраняет еще некоторые летние черты и отличается высокими количественными показателями. Биомасса зоопланктона в предплотинном участке (разрез YI) снижается, что характерно для всех водохранилищ Волги (рис. 35).

Сезонная динамика

Зимой при температуре 0-2° в водохранилище в значительном количестве присутствуют коловратки (*Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Notholca longispina*, *Polyarthra dolychop-tera* зимуют копепоиды *Cyclops vicinus*, на русловых участках

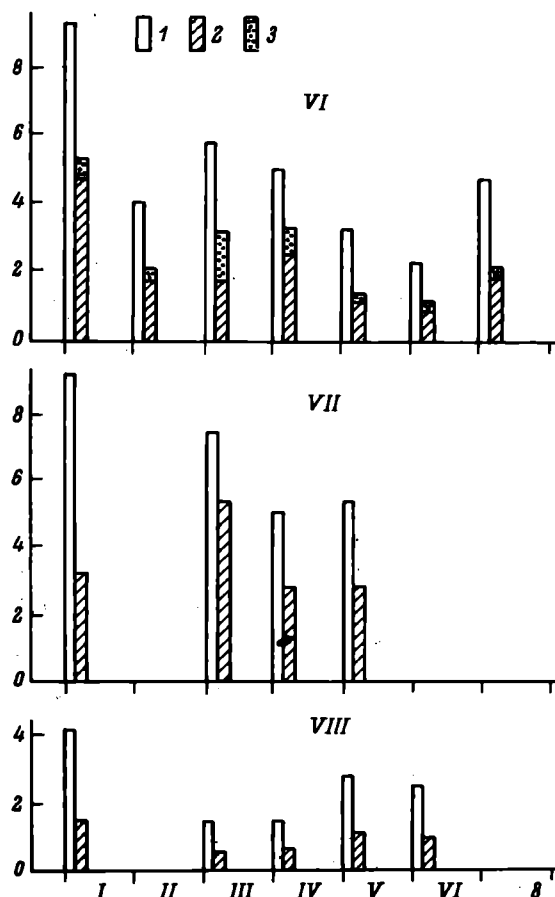


Рис. 36. Количество и состав летнего зоопланктона в Нижневолжском участке и в Ивановском плесе в 1973 г.

1 - общая биомасса, 2 - *Daphnia cucullata*, 3 - *Bosmina longirostris*. По оси ординат - биомасса, г/м³; по оси абсцисс: римские цифры - разрезы, 8 - станция.

встречаются единичные особи *Daphnia longispina*, *Bosmina longirostris*, *B. coregoni*. Количество зоопланктона (тыс. экз./м³) в январе невелико, преобладают в основном коловратки и copeподы:

	1968 г.	1969 г.	1975 г.
Rotatoria	63.3	8.3	0.25
Copepoda	6.2	8.9	0.34
Cladocera	0	0.8	0.1
Общая численность	69.5	18.0	0.69

В марте и начале апреля при температуре от 0,3 до 4° до вскрытия водоема при резком падении уровня, сопровождающемся ухудшением кислородного режима [179], зоопланктон (тыс. экз./м³) наиболее беден.

	III 1968	IV 1969	IV 1970
Rotatoria	0.001	1.4	0.13
Copepoda	0	0	0.1
Cladocera	0.01	0	0.1
Общее количество	0.02	1.4	0.33

С наступлением весны количество зоопланктона нарастает очень быстро, появляется огромное количество коловраток, интенсивно размножается *Bosmina longirostris*. Первый пик численности наблюдается во второй половине мая-начале июня. В это время отмечается максимальная за весь сезон численность зоопланктеров, хотя биомассы при этом невелики (рис. 37). Весенний максимум численности в водохранилище образуют *Keratella cochlearis*, *Bosmina longirostris*.

С конца мая в пробах начинают появляться крупные *Cladocera* (*Daphnia cucullata*, *D. cristata*, *D. longispina*, *Leptodora*), приступает к интенсивному размножению *Mesocyclops leuckarti*. Одновременно с массовым появлением этих видов, быстро и резко снижается численность *Keratella cochlearis* и почти пропадает *Bosmina longirostris*. Зоопланктон приобретает летний характер. Численность его ниже, чем весной, но благодаря присутствию крупных тяжелых *Cladocera* биомасса и кормовое значение велики.

Основу летней биомассы в водохранилище образует *Daphnia cucullata*. Она достигает максимальной численности в июле-августе и присутствует в планктоне несравненно более длительное время, чем *Bosmina longirostris*. Последняя обнаруживается в планктоне всего 2-2,5 месяца, *D. cucullata* - 5-6 месяцев. Однако дафния никогда не достигает таких огромных величин численности, как босмина.

В 1967, 1969, 1974 гг. (рис. 37) роль других *Cladocera* в формировании летнего зоопланктона была незначительной. В 1970 г. отмечалась вспышка *Chydorus sphaericus*. В особенно теплом 1973 г. в течение всего лета в планктоне присутствовала *Diaphanosoma brachyurum*.

В летнем зоопланктоне в нижнем Волжском участке и в Ивановском плесе среди коловраток присутствуют *Asplanchna*, *Conochilus*, *Polyarthra*. Роль этих крупных коловраток в формировании биомассы может быть заметной, хотя они не достигают высокой численности. Так, в 1973 г. в июне наблюдалось массовое развитие *Conochilus*.

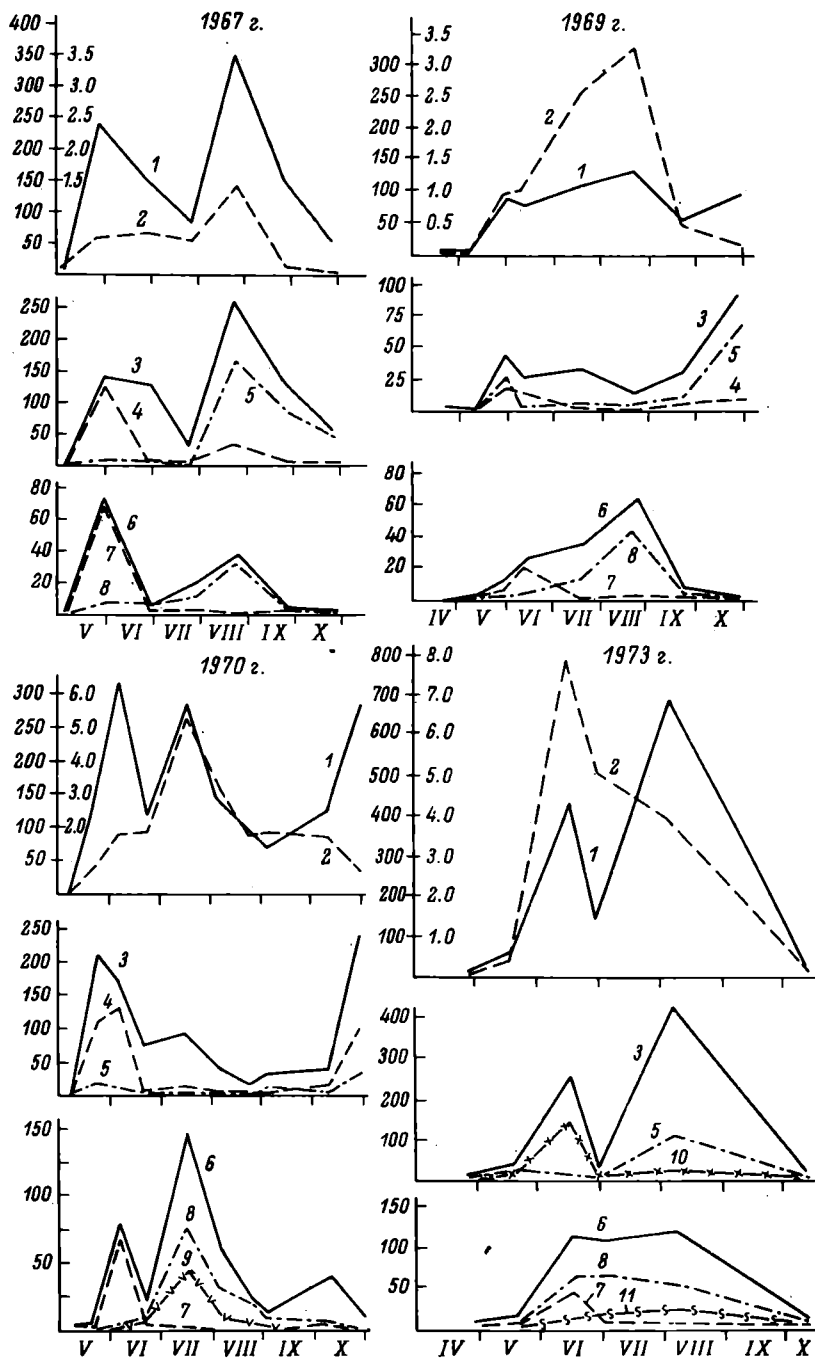


Рис. 37.

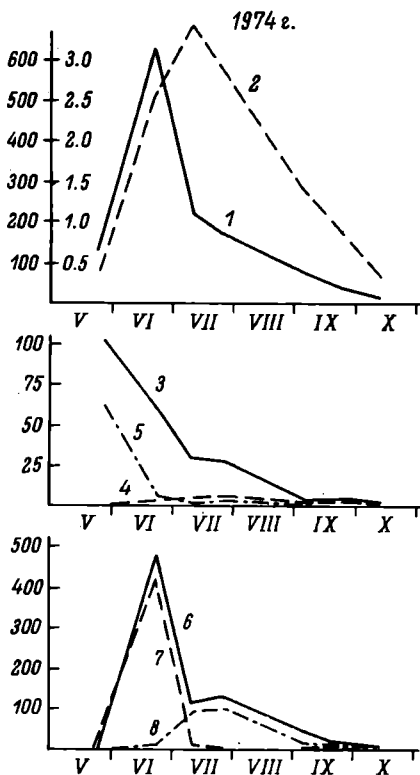
Рис. 37. Сезонная динамика численности и биомассы зоопланктона и его руководящих видов в нижеволжском участке и в Ивановском плесе.

1 - численность всего зоопланктона, 2 - биомасса зоопланктона; 3 - *Rotatoria*, 4 - *Keratella cochlearis*, 5 - *K. quadrata*, 6 - *Cladocera*, 7 - *Bosmina longirostris*, 8 - *Daphnia cucullata*, 9 - *Chydorus sphaericus*, 10 - *Conochilus hippocrepis*, 11 - *Diaphanosoma brachyurum* (1974 г. - по материалам В.Н. Столбуновой). По оси ординат: слева - количество зоопланктона, тыс. экз./м³, справа - биомасса, г/м³.

В Шошинском плесе летом размножаются многочисленные представители рода *Brachionus*, большинство из которых принадлежит к летним теплолюбивым формам - обитателям прудов и эвтрофных водоемов, а также *Cladocera*. Летняя биомасса на русле Шоши составляет 17.4 г/м³.

К концу августа интенсивность размножения *Cladocera* снижается, уменьшается количество яиц, появляются гамогенетические особи, в популяциях начинают преобладать крупные старые особи, при этом биомасса зоопланктона остается высокой. В это же время начинается массовое размножение коловраток, которые образуют последний осенний максимум численности зоопланктона. Численность коловраток продолжает нарастать в некоторые годы в течение сентября и даже в октябре. Чаще всего осенний пик образует *Keratella quadrata*, иногда к ней присоединяются *K. cochlearis* и *Polyarthra euryptera*, как это наблюдалось осенью 1969 и 1970 гг. Небольшой пик образует в конце лета *Bosmina coregoni*, но ее численность даже в период максимального развития не превышает 10 тыс. экз./м³, тогда как численность *B. longirostris* весной исчисляется сотнями тысяч и миллионами особей в кубическом метре.

Общая кривая динамики численности зоопланктона Ивановского водохранилища обычно носит двувершинный или трехвершинный



характер. Соотношение величин пиков различно. Эти особенности динамики становятся хорошо понятными, если проследить изменения численности отдельных групп и доминирующих видов. Два максимума, весенний и осенний, образуют коловратки, в возникновении весеннего пика всегда участвует *B. longirostris*. Летний максимум численности образуют крупные *Cladocera*, где руководящую роль, создавая основу численности и биомассы, играет *Daphnia cucullata*. В некоторые годы летний и осенний максимум развития зоопланктона совпадали (1967), что связано с быстрым осенним похолоданием. В 1974 г. на общей кривой динамики численности не заметен летний максимум, так как численность *Bosmina longirostris* и *Keratella quadrata* в этом году была особенно велика.

Депрессия в развитии коловраток всегда наблюдается в самое жаркое время года (конец июня–начало августа), одновременно происходит массовое размножение крупных фильтраторов, которые в июле–августе достигают наивысшего расцвета, образуя большое количество рачкового зоопланктона, ценного в кормовом отношении для рыб.

Кривая динамики биомассы зоопланктона водохранилища имеет один максимум в июле–начале августа, что объясняется преобладанием в это время крупных ракообразных, имеющих значительно больший вес, чем коловратки, хотя последние достигают весной и осенью несравненно более высокой численности. Количественные показатели всего зоопланктона и массовых видов приведены ниже (табл. 59 и 60).

Биология массовых видов

Daphnia cucullata – самый многочисленный вид крупных пелагических рачков. Первые особи появляются в первой декаде мая при температуре 9–10°. Самки, вышедшие из эфиппальных яиц, имеют максимальные размеры и наибольшую за весь сезон плодовитость. *D. cucullata* в водохранилище летом характеризуется хорошо развитым шлемом, составляющим в июле почти половину длины тела. В зоне, подверженной воздействию теплых вод, относительная высота шлема не увеличивается. При подробном обследовании популяции из Иваньковского плеса было показано, что увеличение высоты шлема у самок происходит до наступления половой зрелости. У взрослых он сохраняет свою высоту и форму, хотя самка продолжает линять при отрождении молоди и расти уже при иных температурах в водоеме. Это наглядно видно в весенней популяции *D. cucullata*, где старые самки, выросшие и приступившие к размножению весной, имеют лишь заостренную голову, а молодые особи, растущие при более высоких температурах, – хорошо развитые шлемы [152].

Вертикальные суточные миграции *D. cucullata* не охватывают всю толщу воды, особенно на глубоководных русловых участках и затопленных озерах, где в течение суток особи приурочены к поверхностным слоям воды (рис. 33). В зоне влияния

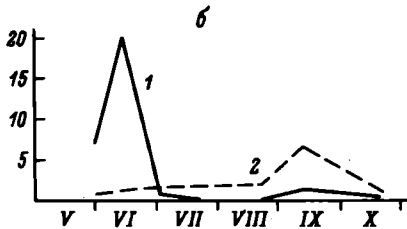
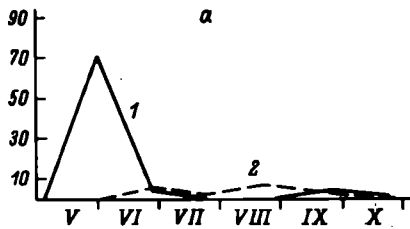


Рис. 38. Сезонная динамика численности босмин в Иваньковском плесе в 1967 (а) и 1967 гг. (б).

1 — *Bosmina longirostris*, 2 — *B. coregoni*. По оси ординат — численность, тыс. экз./м³; по оси абсцисс — месяцы.

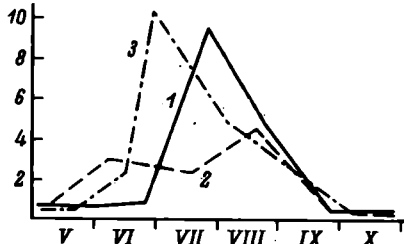


Рис. 39. Сезонная динамика численности *Mesocyclops leuckarti*.

1 — в 1967 г., 2 — в 1969 г., 3 — в 1973 г. По оси ординат — численность, тыс. экз./м³; по оси абсцисс — месяцы.

теплых вод вся популяция дафний в течение суток сосредоточена у дна и избегает перегретого поверхностного слоя с сильным течением.

D. cristata и *D. longispina* достигают значительно меньшей численности и почти исчезают в самое жаркое время года.

Среди босмин в водохранилище доминирует *Bosmina longirostris*, второе место по численности занимает *B. coregoni*, единично встречаются *B. crassicornis* и *B. longispina*.

Кривые изменения численности первых двух видов не совпадают. Подъем численности *B. coregoni* приходится на вторую половину лета и осень (рис. 38).

Leptodora kindtii — самый массовый вид среди хищных Cladocera, так как *Bythotrephes longimanus* в водохранилище редок. Лептодора достигает наибольшей численности в июле — начале августа, принадлежит к активным мигрантам, массовое отрождение молоди происходит ночью в поверхностном слое [150].

Количественные показатели зоопланктона в районе г. Конакова

	У		У		У ₁	
	ч	б	ч	б	ч	б
<i>Keratella cochlearis</i>	1.65	0.0004	127.3	0.032	6.5	0.001
<i>K. quadrata</i>	1.85	0.001	3.5	0.001	0.9	0.0003
<i>Polyarthra euryp- tera</i>	0	0	0.2	0.0001	2.1	0.001
<i>Synchaeta</i> sp.	0.65	0.003	4.65	0.024	97.0	0.5
<i>Kellikoria longi- seta</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Rotatoria</i>	4.65	0.006	145.0	0.095	129.4	0.55
<i>Mesocyclops leu- ckarti</i>	0.65	0.007	0.55	0.006	0.65	0.01
<i>Copepoda</i>	2.35	0.01	13.0	0.025	25.0	0.08
<i>Bosmina longirost- ris</i>	0	0	71.8	0.43	0.3	0.001
<i>Daphnia cucullata</i>	0	0	0.15	0.001	1.45	0.01
<i>D. cristata</i>	0	0	0	0	0.12	0.007
<i>Leptodora kindtii</i>	0	0	0.1	0.035	0.3	0.07
<i>Cladocera</i>	0	0	72.0	0.46	4.7	0.09
Весь зоопланктон . .	7.0	0.016	230.0	0.58	158.1	0.72

П р и м е ч а н и е. ч - численность, тыс. экз./м³,

Chydorus sphaericus размножается в массе в период некоторого спада общей численности зоопланктона и максимального развития синезеленых водорослей. *Diaphanosoma brachyurum* наиболее многочисленна в зоне влияния теплых вод, а по всему водохранилищу достигала большей численности только в 1972-1973 гг.

Среди *Copepoda* явно преобладают в планктоне циклопы группы *Mesocyclops*: *M. leuckarti*, *M. oithonoides*, *M. crassus*. Все это теплолюбивые виды, достигающие наибольшего развития летом, в это же время в планктоне преобладают и их копепоидитные стадии (рис. 39).

VII		VIII		IX		X	
ч	б	ч	б	ч	б	ч	б
0.3	0.0001	27.5	0.0012	3.5	0.001	0.5	0.0001
0.75	0.0003	166.0	0.02	110.0	0.044	51.9	0.018
3.6	0.002	38.2	0.015	15.1	0.004	2.0	0.001
0.9	0.003	0	0	0	0	0	0
0.3	0.0001	4.3	0.0012	0.6	0.001	0	0
12.7	0.008	268.0	0.04	134.0	0.075	54.9	0.02
9.5	0.11	4.6	0.06	0.31	0.003	0.3	0.003
53.0	0.3	91.5	0.36	13.0	0.065	2.9	0.015
0	0	0.1	0.001	0.5	0.002	0.1	0.0005
6.5	0.068	29.0	0.34	0.4	0.001	0	0
0.5	0.08	10.5	0.6	0	0	0	0
0.6	0.09	2.0	0.054	0	0	0	0
20.0	0.23	41.5	1.0	1.2	0.005	0.1	0.001
85.7	0.54	401.0	1.4	148.2	0.145	57.9	0.036

б - биомасса, г/м³.

Cyclops vicinus встречается круглогодично. Массовое размножение происходит весной, в начале июня в популяции преобладают науплии и перезимовавшие копеподитные стадии, в июле копеподиты достигают половой зрелости, численность науплиев сокращается до сентября, когда наблюдается второй, менее интенсивный, чем весной, период размножения. В зиму популяция уходит в виде половозрелых особей и копеподитов старших возрастов. Вертикальные суточные миграции у науплиев не выражены, они распределены по всей толще воды. Взрослые особи активно мигрируют: летом в ночное время наблюдается подъем

Количественные показатели зоопланктона в средних участках.

	у		у		у ₁	
	ч	б	ч	б	ч	б
<i>Keratella cochlearis</i>	0.01	0.0001	102.35	0.02	63.37	0.013
<i>K. quadrata</i>	0	0	14.6	0.008	5.07	0.0025
<i>Polyarthra euryp- tera</i>	0	0	43.5	0.018	13.2	0.006
<i>Synchaeta</i> sp.	0	0	38.5	0.03	5.05	0.003
<i>Asplanchna</i> sp.	0	0	20.0	0.43	3.1	0.08
<i>Conochilus hip- pocrepis</i>	0	0	0	0	4.0	0.06
<i>Rotatoria</i>	0.01	0.0001	225.5	0.55	128.0	0.165
<i>Mesocyclops leu- ckarti</i>	0	0	0.1	0.002	1.22	0.085
Copepoda	1.8	0.03	29.4	0.24	41.0	0.78
<i>Bosmina longirost- ris</i>	0	0	1.7	0.01	37.0	0.22
<i>B. coregoni</i>	0	0	0.4	0.008	0.9	0.02
<i>Daphnia cucul- lata</i>	0	0	0	0	5.85	0.38
<i>D. longispina</i> . . .	0.01	0.0008	0.15	0.002	0.85	0.12
<i>Chydorus sphae- ricus</i>	0.03	0.0001	0.9	0.001	3.75	0.025
<i>Leptodora</i>	0	0	0.1	0.05	0.55	0.33
Cladocera	0.09	0.0007	3.1	0.11	48.7	1.015
Весь зоопланктон:	1.9	0.032	258.0	0.9	217.7	1.86

П р и м е ч а н и е. Исследования велись в первой декаде

Иваньковского плеса, 1970 г.

УП		УШ		IX		X	
ч	б	ч	б	ч	б	ч	б
15.6	0.003	3.05	0.001	1.5	0.0005	61.4	0.013
1.3	0.001	1.65	0.001	7.0	0.003	3.7	0.002
40.5	0.02	14.3	0.005	0	0	0	0
24.0	0.02	5.0	0.005	0	0	0	0
1.1	0.02	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
82.8	0.075	30.35	0.02	27.6	0.025	151.0	0.15
0.5	0.05	0.45	0.041	0.2	0.004	0.1	0.002
74.5	0.8	42.8	0.83	45.6	0.56	25.4	0.3
0	0	0.5	0.0025	0	0	0.5	0.0025
12.3	0.15	12.25	0.15	3.4	0.07	16.05	0.22
75.2	3.6	21.8	0.93	5.8	0.4	2.45	0.25
2.6	0.16	5.7	0.36	0	0	0	0
42.1	0.084	5.05	0.008	2.9	0.004	2.7	0.004
4.1	0.7	0.5	0.26	0	0	0	0
146.9	4.7	46.3	1.72	15.1	0.66	27.8	0.7
204.2	5.575	119.45	2.67	88.3	1.245	204.2	1.13

каждого месяца.

к поверхности, днем – погружение в придонные слои (по данным Т.И. Добрыниной). В зоне влияния теплых вод ночного подъема к поверхности не происходит, рачки избегают теплого потока и концентрируются в придонных слоях [152].

Влияние сбросных вод Конаковской ГРЭС на зоопланктон

За годы использования плеса в качестве водоема-охладителя произошли изменения в видовом составе его зоопланктона. В зоне сильного влияния теплых вод – в Мошковичском заливе, некоторые виды исчезли (*Cyclops vicinus*, *Bythotrephes longimanus*), резко сократилось количество других; *Diaptomus gracilis*, *D. graciloides*, *Limnosedra frontosa*, *Daphnia cristata*, *D. longispina*, весной – *Asplanchna* и *Synchaeta* [151, 152]. Наоборот, в массе размножаются *Daphnia cucullata*, *Bosmina longirostris*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Mesocyclops leuckarti*, *M. crassus*. Резко изменяется соотношение видов среди дафнид в зоне воздействия теплых вод: количество *D. cristata* с 57% (в районе водозабора) уменьшается до единичных особей. Эти изменения в видовом составе связаны как с гибелью и травмированием особенно чувствительных особей в охладительной системе ГРЭС, так и с неблагоприятными условиями для озерных видов северного происхождения в связи с повышением температуры и усилением проточности.

Теплый поток значительно изменяет вертикальное и горизонтальное распределение зоопланктона. Для охлаждения агрегатов ГРЭС забираются наиболее холодные придонные слои воды. Вместе с ними увлекаются и водные массы средних слоев, наиболее заселенные ракообразными в летнее время. Значительная часть ракообразных гибнет после прохождения охладительных агрегатов ГРЭС. Пребывание животных в теплом потоке вызывает реакции избегания неблагоприятных условий. При поступлении вод в Мошковичский залив скорости в теплом потоке снижаются, оставшиеся в живых ракообразные активно мигрируют в придонные слои, где проточность незначительна и сохраняется естественный температурный режим. В придонных слоях Мошковичского залива, особенно в его устье, образуются мощные скопления ракообразных, состоящие в основном из взрослых особей. Биомасса здесь очень велика и составляет летом от 80–80 г/м³ до 423 г/м³ [152]. Теплый поток, вытекающий из залива, оказывается почти лишенным водного населения, количество зоопланктона в нем не превышает 1 г/м³, он состоит из коловраток, науплиев и молоди *Cladocera*, не способных преодолеть скорости течения и пассивно несущихся потоком.

Вертикальное распределение в зоне влияния теплых вод аномально. Весь зоопланктон оказывается сосредоточенным в придонных слоях, тогда как в условиях естественного режима наиболее

населенным оказывается поверхностный и средний слой. Концентрация у дна ветвистоусых, приуроченных в естественных условиях к верхним горизонтам пелагиали, лишает их возможности нормально питаться, мигрировать и размножаться. Скопления ракообразных под теплым потоком следует рассматривать как вынужденное переживание животными неблагоприятных условий, избегание ими зоны подогретых вод. Эти скопления создают условия для интенсивного питания рыб, не только планктоноядных и молоди, но и бентосоядных. Так, лещи длиной 240–300 мм и весом 250–350 г летом 1972 г. усиленно потребляли планктонных ракообразных, кормясь в этих придонных скоплениях. Кишечники лещей оказались сплошь наполненными дафниями, лептодорами, циклопами. Количество заглоченных одной рыбой дафний доходило до 50–100 тыс. экз., индексы наполнения составляли 150–240‰. Никаких донных животных в кишечнике не обнаружено [153].

В районе от устья Мошковичского залива до Корчевы (в зоне слабого подогрева) теплые воды распространяются верхним (1.5–3 м) слоем. Остальная толща воды характеризуется естественным гидробиологическим режимом. Слой теплых вод на этом участке оказывается все еще малонаселенным. В нем продолжают встречаться ослабленные большие ветвистоусы, дафнии с пустыми кишечниками, с отмершими яйцами и эмбрионами, мертвые особи, пораженные гифами грибов.

Район Корчевы является зоной периодического воздействия теплых вод. При их отсутствии поверхностный слой имеет обычное планктонное население. При изменении направления ветра теплые воды быстро достигают этого района и хорошо прослеживаются по относительной бедности зоопланктона и низким количественным показателям.

Сезонная динамика численности отдельных форм изменяется в зоне воздействия повышенных температур. В холодное время года в подогреваемых участках наблюдается повышенное количество коловраток (рис. 40, а), однако в начале лета они резко снижают свою численность, так как температура в заливе значительно превосходит оптимальную. В это время в зоне влияния наблюдается депрессия в развитии коловраток, тогда как за пределами зоны численность их велика (рис. 40, б).

Cladocera в отепленной зоне появляются весной значительно раньше. В первых числах мая здесь в заметном количестве уже присутствует *Daphnia cucullata*, вылупляются метанауплиусы лептодоры, наблюдаются первые особи *Polyphemus pediculus*. Общее количество зоопланктона становится на порядок выше, чем в это же время в естественных условиях. Однако в наиболее жаркое время лета, когда температура в отепленной зоне достигает 30–34°, начинается депрессия в размножении даже самых теплолюбивых видов и массовая гибель особей. Количество зоопланктона по всей толще воды в отепленной зоне резко сокращается, гибель ракообразных достигает 12 т в сутки [52].

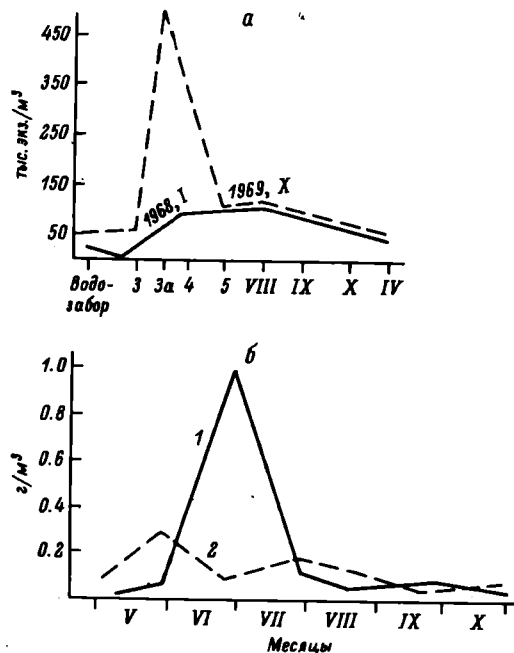


Рис. 40. Распределение коловраток в зоне влияния теплых вод зимой (а) и в течение сезона (б) в районе водозабора (1) и Мошковичского залива (2).

По оси ординат: а - численность, тыс. экз./м³, б - биомасса, г/м³; по оси абсцисс: разрезы (римские) и станции (арабские).

Общая оценка современного состояния зоопланктона

Иваньковское как самое продуктивное водохранилище Волжского каскада характеризуется высокими количественными показателями зоопланктона. Оно значительно продуктивнее Рыбинского, особенно его пелагических районов, а также Волжского плеса Рыбинского, находящегося под влиянием Иваньковского водохранилища (табл. 61).

Повышенная продуктивность в 1972-1973 гг. наблюдалась во многих водоемах, что связано с маловодностью этих лет и особенно высокими среднелетними температурами.

Главенствующую роль в формировании зоопланктона Иваньковского водохранилища играют *Cladocera* - тонкие фильтраторы. Роль циклопов невелика, диаптомид ничтожна. Значение *Diatomus* в зоопланктоне в последние годы постепенно снижается, а роль *Cladocera* еще более возрастает. Возможно, это связано с прогрессирующим зарастанием водохранилища. Прибрежная водная расти-

Т а б л и ц а 61

Среднеголетняя биомасса зоопланктона, г/м³

Рыбинское водохранилище			Озерная часть Иваньковского водохранилища
центральные участки		Волжский плес	
1970	0.58	0.98	2.78
1971	1.41	1.08	-
1972	2.0	2.22	3.8
1973	1.01	1.7	4.73
1974	0.75	1.09	2.72

тельность интенсивно поглощает биогены, поступающие с берегов [199, 214], а отмирая, образует органический детрит и бактериопланктон, способствующий развитию фильтраторов и эвтрофированию водоема. За последние 20 лет существования водохранилища общее количество зоопланктона возросло в 5-10 раз. Возрастание общей биомассы (г/м³) наблюдается как в Нижнем Волжском, так и в Иваньковском плесе.

	1955 г.		1956 г.		1967 г.		1969 г.		1970 г.		1972 г.		1973 г.	
	У1, УIII*	У1, УIII*	У1, УIII*	У1, УIII*	У1, УIII	У1, УIII	У1, УIII	У1, УIII	У1, УIII	У1, УIII	У1, УIII	У1, УIII	У1, УIII	У1, УIII
Нижний Волжский плес . .	0.3	1.04	0.4	0.71	0.68	1.0	1.06	3.6	1.45	3.7	0.81	5.94	6.7	4.04
Иваньковский плес . .	0.24	1.7	0.57	1.75	-	-	-	-	2.03	2.37	-	-	4.2	1.95

* По данным Э.Д. Мордухай-Болтовской [113].

Среднеголетние величины биомассы зоопланктона (г/м³) также значительны.

	1967 г.	1968 г.	1970 г.	1972 г.	1973 г.	1974 г.
Нижний Волжский плес . . .	0.82	3.3	2.6	3.8	5.96	2.55
Иваньковский плес	-	-	2.96	-	3.5	2.9

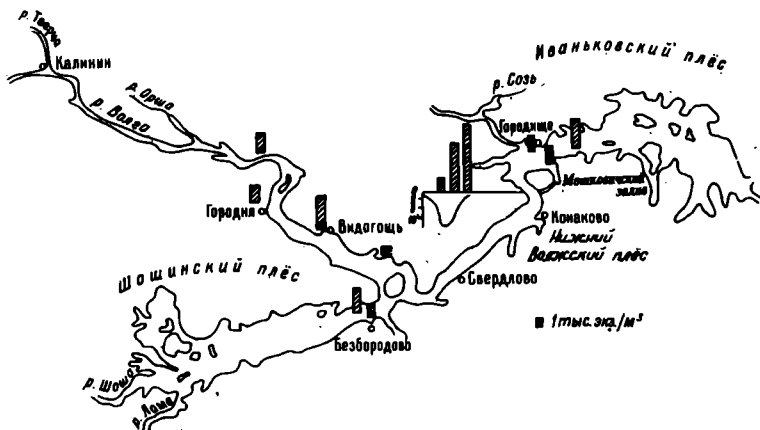


Рис. 41. Распространение *Moina micrura* в августе 1973 г. (по материалам В.Н. Столбуновой).

В последние годы в нижнем Волжском участке и Ивановском плесе в летнем зоопланктоне наблюдается хорошо выраженное по численности и биомассе доминирование двух видов – *Bosmina longirostris* и *Daphnia cucullata* (рис. 36). В июне массового развития достигает *B. longirostris* – вид, процветающий в высокоэвтрофных южных водоемах, а в верхневолжских водохранилищах преобладающий в прибрежной зоне. В 1973–1975 гг. в открытых частях водохранилища наблюдались крупные скопления босмины, в которых ее плотность и биомасса составляли соответственно 1.3 млн и 16.8 г/м³ (15 VI 1973 на глубинах 8–12 м), 38.3 млн и 230 г/м³ (22 VI 1974 на глубине 12 м) и 70.5 млн особей и 423 г/м³ (18 VI 1972 на глубине 4–5 м), при этом остальные виды составляли менее 1% общего количества зоопланктона.

В июне 1973 г. в мелководной прибрежной зоне была найдена *Moina micrura* Kurz. [174] – вид, характерный для малых высокопродуктивных и загрязненных (β и α – мезосапробных) водоемов. В течение лета к августу мойна распространилась почти по всему водохранилищу. Она заселила не только мелководья, но в большом количестве была обнаружена и в русловых участках, где достигала численности 10–14.3 тыс. экз./м³ (рис. 41).

Повышение общего количества зоопланктона, массовое размножение босмин, появление мойн по всему водоему – все эти показатели характеризуют начавшийся в настоящее время процесс антропогенного эвтрофирования Ивановского водохранилища.

ЗООБЕНТОС

Макробентос

Говоря о бентосе водоемов, подразумевают, как правило, макрозообентос, т.е. сравнительно крупную донную фауну, для сбора и количественного учета которой применяются дночерпатели и близкие к ним орудия. Бентос в Ивановском водохранилище в настоящее время изучен более или менее удовлетворительно. Но следует иметь в виду, что современное его состояние в этом водоеме — результат процессов, происходящих на протяжении почти 40 лет. Формирование бентоса в водохранилище не подвергалось специальному систематическому изучению, но эпизодические исследования позволяют все же проследить в общих чертах за его развитием.

Перед заполнением водохранилища бентос Волги исследовался М.Е. Себенцовым, Д.И. Биск и Е.В. Мейснер [164]. По данным этих авторов, русло Волги на всем протяжении Угличского и Ивановского водохранилищ до Калинина было покрыто песчаными грунтами, камни встречались лишь в отдельных местах. Пески отличались бедностью бентоса, представленного только немногими хириномидами и кое-где моллюсками. Во многих пробах макрофауна совершенно отсутствовала. Крупнозернистые пески, преобладающие в русле, представляют собой наиболее слабо заселенный тип грунта.

В первый же год новообразовавшееся водохранилище стало быстро заселяться бентосом. Уже осенью 1937 г. все бывшее русло, затопленные площади поймы и долины реки были заселены довольно богатой фауной [164]. Хотя авторы почти не приводят видовых определений и оперируют главным образом с большими группами, по их данным легко установить, что осенью первого года уже образовался тот временный биоценоз с преобладанием *Chironomus plumosus*, который характерен для первых лет существования крупных волжских водохранилищ [115]. Хириномиды преобладали везде, составляя в среднем около 76% всего бентоса по биомассе. Местами они образовывали значительные скопления с биомассой до 43–53 г/м², но распределялись неравномерно. Олигохеты (види-

мо, тубифициды), как правило, присутствовали в незначительном количестве. Их биомасса обычно составляла доли грамма, лишь местами 5–6 г/м². Второстепенную роль играли также моллюски, однако их биомасса местами достигала 8–10 г/м².

Состав фауны на бывшем русле и затопленной суше в общих чертах был сходен, только на затопленной суше на мелководных участках местами образовывалась водная растительность, на которой развивалась и фитофильная фауна [115]. В связи с этим фауна на затопленной суше была богаче, чем на русле. В „Волжской ветви“ водохранилища, которая охватывает Волжский и Ивановский плесы, средняя биомасса бентоса осенью 1937 г. составляла 15.2 г/м². При этом особенно богатый бентос найден в затопленном сильно заиленном оз. Видогошь (биомасса 30.7 г/м²). „Шошинская ветвь“ или Шошинский плес заметно беднее бентосом, чем Волжская: здесь средняя биомасса составляла 9 г/м². Средняя по всему Ивановскому водохранилищу биомасса бентоса осенью 1937 г. равнялась 14.3 г/м².

Как видно, первые стадии первоначального формирования бентоса в этом водохранилище были такими же, как в Горьковском и Куйбышевском, где в первый год развился также „временный биоценоз хирономуса“ с почти такой же биомассой (в среднем 10–15 г/м²) [115].

Дальнейшее исследование бентоса произведено в 1953 и 1955–1956 гг. По данным В.Ф. Фенюк [188], к этому времени в водохранилище уже существовал пелофильный биоценоз, характерный и для других волжских водохранилищ в условиях более или менее значительного заиления дна. Основу этого биоценоза составляло несколько видов личинок хирономид, олигохет и моллюсков. Среди хирономид доминировал мотыль *Chironomus plumosus*, дававший большую часть биомассы; многочисленны были *Cryptochironomus gr. defectus*, *Procladius*, в меньшем количестве отмечались другие формы (*Glyptotendipes*, виды *Cryptochironomus*, *Tanytarsaria* и др.). Из олигохет преобладали тубифициды *Limnodrilus (Isochaetides) newaensis*, *L. hoffmeisteri*, в меньшем количестве – *L. claparedeanus*. Из моллюсков отмечались сферииды (*Sphaeriidae*), в небольшом количестве присутствовали *Viviparus viviparus* и *Unionidae* (*Anodonta anatina*, *A. complanata*, *Unio pictorum*, *U. tumidus*). В Ивановском и Шошинском плесах кое-где на илисто-песчаных грунтах встречалась *Dreissena polymorpha*. Она являлась единственным каспийским элементом фауны. Высшие ракообразные в водохранилище совершенно отсутствовали. До образования водохранилища ни дрейссены, ни других каспийских беспозвоночных в Волге в районе будущего Ивановского водохранилища не было. Дрейссена появилась в бассейне Верхней Волги, по всей видимости, в начале 1940-х годов. В 1945 и 1946 гг., по З.С. Фейгяной [187], она была обнаружена в Клязьминском водохранилище, а в 1948 г. и в Учинском на канале Волга–Москва. В Ивановском водохранилище в эти

Т а б л и ц а 62

Средняя для всего водохранилища биомасса бентоса (г/м^2) и его основных групп (по: [187])

	1953 г.		1955 г.		1956 г.	
	г/м^2	%	г/м^2	%	г/м^2	%
Хирономиды . . .	3.27	36.4	4.96	54.3	5.45	52.6
Олигохеты	1.39	15.5	1.17	12.8	2.23	21.6
Моллюски	4.23	47.3	2.88	31.4	1.90	18.4
Прочие	0.07	0.8	0.14	1.5	0.76	7.4
Всего:	8.96	100	9.15	100	10.34	100

П р и м е ч а н и е. Здесь, как и далее, в общую биомассу бентоса не включены крупные моллюски (вивипара, дрейссена, унioniды), количественный учет которых дночерпателем не достоверен. С моллюсками средняя биомасса составляла в 1955 г. 25.7 г/м^2 , в 1956 г. — 18.7 г/м^2 .

годы дрейссена не найдена. Очевидно, она проникла сюда в промежутке между 1948 и 1955 гг. По В.Ф. Феннюк [188], количественные данные по бентосу Иваньковского водохранилища в среднем для всего водоема приведены ниже (табл. 62).

При сравнении этих показателей с вышеприведенными данными за 1937 г. хорошо видны понижение общей биомассы (примерно в полтора раза), а также изменение соотношения групп. Процент хирономид в общей биомассе бентоса уменьшился с 76 до 54–38. Роль олигохет и моллюсков сильно увеличилась: с 7 до 13–22% и с 11 до 18–47% соответственно. Подобные изменения группового состава наблюдались и в других новообразовавшихся водохранилищах. За 1938–1952 гг. произошло, конечно, расселение олигохет и моллюсков из постоянных водоемов по затопленной суше, которая, кроме того, подверглась заилению. Но понижение общей биомассы в Иваньковском водохранилище следует считать незначительным по сравнению с таковым Горьковского и Куйбышевского, где через несколько лет после образования водохранилищ произошло сильное обеднение бентоса и понижение биомассы (в основном хирономид) — в 4–5 раз и более. Бентос в Иваньковском водохранилище богаче, чем в других волжских водохранилищах (средняя биомасса не более $2\text{--}4 \text{ г/м}^2$).

Приведенные выше для Иваньковского водохранилища величины биомассы представляют собой средние для всего водоема в целом. Однако в 1953–1956 гг. водохранилище, как и в настоящее время, было неоднородным. В верхней части Волжского плеса, где сохранялась проточность, преобладали песчаные или слабо заиленные песчаные грунты. В нижней части этого плеса чистые пески уже

не встречались, они были покрыты большим или меньшим слоем ила. В Ивановском плесе русло оказалось очень заиленным, почвы затопленной суши тоже покрыты слоем ила, обычно с растительными остатками. Значительное заиление, но при более сильной зарастаемости наблюдалось и в Шошдинском плесе. Поэтому в верхней части Волжского плеса бентос значительно беднее, чем в других частях водохранилища. В 1955 г. биомасса бентоса в верхней части Волжского плеса составляла в среднем за весь год 4.74 г/м^2 (в разные сезоны от 1.54 до 9.27), в 1956 г. — 4.51 г/м^2 (от 3.11 до 8.04). В нижней части Волжского плеса бентос в эти годы был несколько богаче — среднегодовые соответственно 5.76 и 4.90 г/м^2 . В Волжском плесе процент моллюсков высок (от 11 до 55% общей биомассы) по сравнению с хирономидами (от 8 до 35% биомассы).

В Ивановском плесе биомасса бентоса в 2–3 раза выше: в 1955 г. в среднем 16.8 г/м^2 (по сезонам от 6.0 до 21.5), в 1956 г. — 10.5 г/м^2 (по сезонам от 5.4 до 17.4). При этом роль моллюсков здесь ниже (9–15% биомассы), а хирономид — значительно выше (47–74% биомассы), чем в волжских плесах. Приблизительно то же наблюдалось и в Шошдинском плесе, где общая биомасса составляла $11.7\text{--}13.3 \text{ г/м}^2$.

В цитированной работе [188] приводятся данные И.Ф. Овчинникова за 1953 г. Общая биомасса бентоса в этом году была почти такой же, как и в 1955–1956 гг., но с чрезвычайно большим количеством моллюсков. Это были главным образом сферииды, составлявшие в среднем почти половину (47%) всей биомассы бентоса. В последующие годы роль сфериид заметно понизилась, хотя оставалась довольно высокой (31–18%).

После более чем десятилетнего перерыва исследования бентоса в Ивановском водохранилище возобновились. В 1967 и 1968 гг. выполнены сборы бентоса в нижней части Волжского и в Ивановском плесе. В 1969 г. обследован бентос всего водохранилища. Его состояние в этом году, т.е. на 32-й год существования водохранилища, описано довольно подробно Т.Л. Поддубной [138]. Дно водоема на 45% было занято илистыми и илисто-песчаными грунтами, заселенными одним тубифицидно-хирономидным комплексом, т.е. тем же пелофильным биоценозом, который вполне сформировался в 1950-х годах. По данным этого же автора, основу видового состава образовывали 5 видов хирономид (*Chironomus plumosus*, *Cryptochironomus gr. defectus*, *Cr. nigridens*, *Procladius ferrugineus*, *Pr. choreus*) и 4 вида тубифицид (*Limnodrilus hoffmeisteri*, *Isochaetides newaensis*, *Potamothenis hammoniensis*, *P. moldaviensis*). К ним присоединяются встречающиеся реже еще несколько видов хирономид и тубифицид и единичные виды сфериид.

Илы и песчаные илы заселены почти одинаково. Разница между ними заключается только в том, что на илах из тубифицид преобладал *Limnodrilus hoffmeisteri*, на песчаных илах — *Isochaetides newaensis* (на илах средняя биомасса 15.3 г/м^2 ,

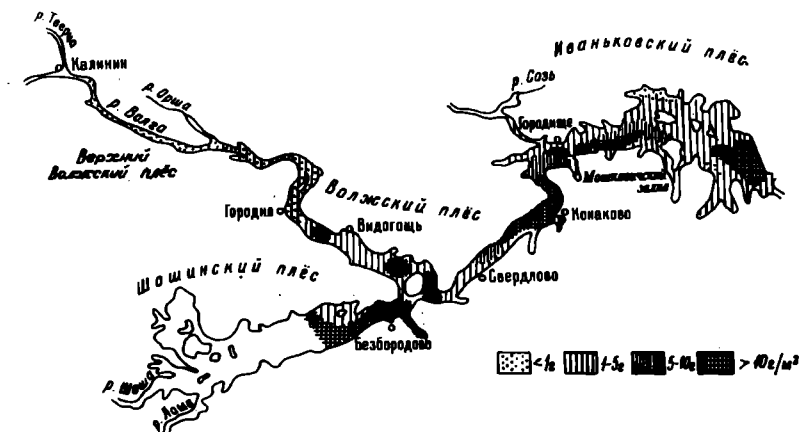


Рис. 42. Распределение биомассы бентоса в весенне-летний период 1969 г., г/м² (по: [138]).

на песчанистых илах - 11.6 г/м²). На слабо заиленных песках фауна беднее, а биомасса ниже - 2.4-5.1 г/м². Самая низкая биомасса на слабо заиленных почвах затопленной суши и на песках, где она обычно составляла 1-2 г/м². Песчаные грунты распространены преимущественно в верхней части Волжского плеса, поэтому средняя биомасса бентоса здесь всего 5.3 г/м². В нижней его части она равнялась 13.0 г/м², в Ивановском плесе - 10 г/м². Во всех этих плесах преобладали олигохеты, дававшие 63-82% общей биомассы. Особое положение занимал мелководный сильно зарастающий Шосинский плес, в котором наблюдалось преобладание хирономид при высокой средней биомассе - 18.8 г/м². Биомасса бентоса олигохет в весенне-летний период 1969 г. локализовалась преимущественно в нижней части Волжского и в верхней половине Ивановского плеса (рис. 42, 43). Общие закономерности в распределении бентоса остались теми же, что и в 1955-1956 гг. Но соотношение групп заметно изменилось (табл. 63). Большой процент составляли олигохеты, сильно упала роль моллюсков, точнее сферийд (крупные моллюски в расчет не принимались).

Как видно из приведенных данных, величина общей биомассы для водохранилища в целом несколько выше, чем в 1955-1956 гг. Повышение создается за счет увеличения количества олигохет, биомасса которых возросла в 3-5 раз и составляет уже половину или несколько больше половины (50.9-54.2%) общей биомассы бентоса. Если не принимать во внимание обособленный и лишь частично обследованный Шосинский плес, где очень сильно преобладают хирономиды, то средняя биомасса бентоса понизится до 9.3 г/м³, но олигохеты составляют в ней 62-83%. В среднем по водохранилищу количество хирономид практически не изменилось.

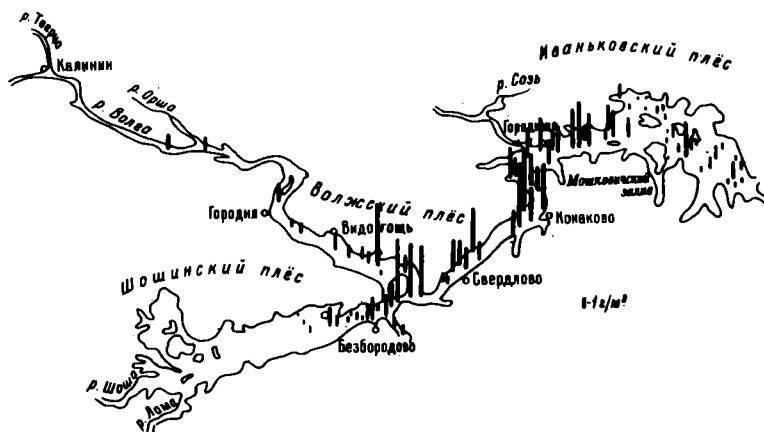


Рис. 43. Распределение биомассы олигохет в весенне-летний период 1969 г., г/м² (по: [138]).

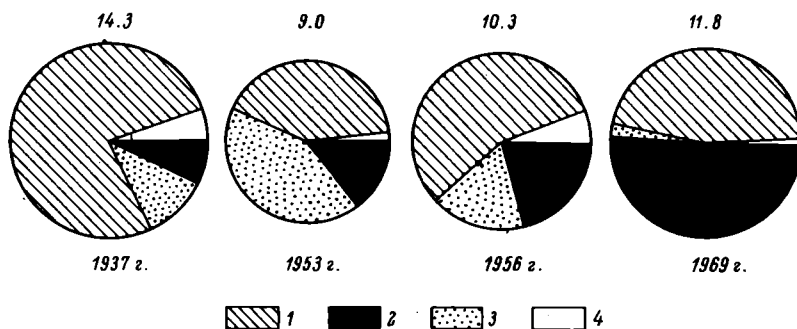


Рис. 44. Изменение состава и биомассы бентоса в течение первых 33 лет существования водохранилища.

1 – хирономиды, 2 – олигохеты, 3 – сферииды, 4 – прочие группы. Площадь кругов пропорциональна средней для всего водоема общей биомассе бентоса, указанной над кругами, г/м² (без крупных моллюсков).

Средняя биомасса бентоса и его основных групп
в 1968-1969 гг.

	1968 г.		1969 г.	
	г/м ²	%	г/м ²	%
Хирономиды	5.0	41.7	5.5	46.6
Олигохеты	6.5	54.2	6.0	50.9
Моллюски	0.3	2.5	0.2	1.7
Прочие	0.2	1.6	0.1	0.8
Всего:	12.0	100.0	11.8	100.0

Изменение состава бентоса в течение более 30 лет его существования иллюстрируется диаграммой (рис. 44).

После 1969 г. бентос по всему водохранилищу не изучался. Исследования велись лишь в районе воздействия Конаковской ГРЭС и в смежных с ним. Только в августе 1973 г. во время обследования прибрежной зоны собран небольшой материал по бентосу серых илов на глубинах 6-16 м. Здесь (преимущественно в нижних плесах) он был таким же по составу, как и в 1969 г., с близкой средней биомассой - 11.0 г/м².

Несколько подробнее следует остановиться на сферидах (*Sphaeriidae*). Ранее в Ивановском водохранилище они были многочисленными. Так, в 1953 г. сферииды составляли в среднем почти половину (47.3%) всей биомассы бентоса. В 1955-1956 гг. их роль заметно понизилась, но была еще велика, особенно в Волжском плесе, где они временами образовывали более половины биомассы бентоса. Как указывает В.И. Митропольский [109], Ивановское водохранилище отличалось от других водохранилищ Волжского каскада обилием сфериид.

В 1960-х годах роль сфериид чрезвычайно сильно упала. В 1967 г. в обследованном районе они составляли 5.7% биомассы, а в последующие годы всего 2.5-1.7% (рис. 45). По данным этого автора [109], уменьшение количества сфериид происходило в основном в Волжском плесе. На протяжении 14 лет в этом плесе их доля в бентосе уменьшилась в десятки и даже сотни раз: в 1955 г. биомасса составляла 41-54%, в 1969 г. - всего 0.1-0.7% общей биомассы бентоса. В Ивановском же плесе это снижение было незначительным - с 9.0 до 5.0%. По мнению В.И. Митропольского, причина сильной депрессии сфериид - сбросы сточных вод.

Изменения в составе бентоса (увеличение количества и роли олигохет и уменьшение - сфериид) происходят, очевидно, под влия-

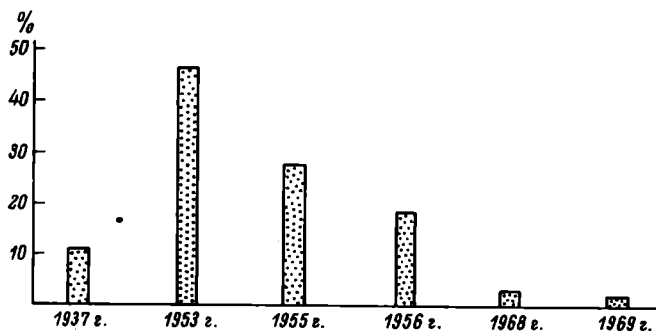


Рис. 45. Изменение доли сферийд в общей биомассе бентоса (в среднем для всего водоема), %.

нием антропогенных факторов. Но если депрессия сферийд есть следствие влияния сточных вод, то возрастание доли тубифицид можно рассматривать, по всей видимости, как проявление эвтрофирования водохранилища. Как известно, признаки эвтрофирования, скорее всего антропогенного, так как оно сказывается уже на протяжении 10 лет, явственно заметны и на зоопланктоне водохранилища.

В районе влияния Конаковской ГРЭС, охватывающем нижний участок волжского плеса и верхнюю часть Иваньковского, исследования бентоса производились неоднократно с целью выяснить, в чем заключается влияние сбрасываемых подогретых вод на бентос прилегающей зоны водохранилища.

По наблюдениям 1967–1968 гг. (когда ГРЭС далеко еще не достигла проектной мощности), состав бентоса в зоне подогрева был таким же, как на участках естественного температурного режима. В 1967 г. биомасса бентоса в обследованном районе оказалась очень низкой. В среднем за весь вегетационный период (по ежемесячным наблюдениям на 18 станциях) она составляла в зоне подогрева на серых илах 6.654 г/м^2 , на песчанистых илах – 4.032 г/м^2 , на тех же биотопах в непогреваемой зоне – 6.139 и 3.00 г/м^2 . На илах, следовательно, разницы почти не было, а на песчанистых илах она незначительна, если учесть неравномерность распределения бентоса и неточность работы дночерпателя [136].

В 1968 г. [173] биомасса была выше и разница между подогреваемой и непогреваемой зоной больше. В подогреваемой зоне на илах она составляла 12.05 г/м^2 , на песчанистых илах – 8.1 г/м^2 , в непогреваемой зоне соответственно 8.8 и 4.6 г/м^2 . 1967 и 1968 гг. отличались высокой ролью олигохет (52–80% биомассы) и сильно пониженным количеством хирономид, биомасса которых составляла всего $1\text{--}2 \text{ г/м}^2$. Видимо, эти годы были особенно неурожайными для хирономид. В дальнейшем их обилие увеличилось.

В зоне подогрева заметно сдвинуты стадии жизненного цикла *Limnodrilus hoffmeisteri*, составлявшего основную часть биомассы. Размножение червей начиналось в первых числах мая, молодь созревала к концу августа, в сентябре наступало второе размножение, в котором участвовали два поколения. В неподогреваемой зоне первое размножение начиналось почти на месяц позже, молодь не успевала созреть, в осеннем размножении участвовало только старое поколение. Численность червей в зоне подогрева была выше, что связано в основном с более высокой зимней температурой. Годовая продукция *L. hoffmeisteri* в неподогреваемой зоне оказалась равной 24.9 г/м^2 , а в зоне подогрева — 42.8 г/м^2 , т.е. в полтора раза выше. Р/В-коэффициент в неподогреваемой зоне был 3.3, в подогреваемой — 3.9.

У хирономид в зоне подогрева также наблюдался сдвиг жизненного цикла. Появление куколок и вылет комаров весной в зоне подогрева происходят на месяц раньше. Проследить за следующими поколениями и вычислить продукцию для хирономид не удалось.

В 1971–1972 гг., после того как Конаковская ГРЭС достигла полной мощности и объем сбрасываемых подогретых вод сильно увеличился, исследования по влиянию подогрева на бентос были возобновлены. Однако полученные результаты не подтвердили вышеупомянутых выводов [110].

Необходимо заметить, что в эти годы как в подогреваемой, так и в неподогреваемой зонах наблюдались в противоположность 1967–1968 гг. необыкновенно высокая для последнего десятилетия роль хирономид и меньшая значимость тубифицид. Осенью 1971 г. средняя биомасса бентоса в зоне подогрева оказалась вдвое ниже (9.54 г/м^2), чем в неподогреваемых участках (18.84 г/м^2). Эта разница при статистическом сравнении оказалась вполне достоверной.

В 1972 г. исследования в районе ГРЭС были проведены в течение всего вегетационного периода с мая до октября. В мелководных (с глубинами 1–2 м) заливах со слабо заиленными почвами или песками в зоне подогрева общая биомасса в среднем была несколько ниже (5.02 г/м^2), чем в неподогреваемой (6.47 г/м^2). В русле и на склонах русла с песчано-илистыми грунтами (на глубинах 4–15 м) в зоне подогрева общая биомасса была значительно, почти вдвое, ниже (6.14 г/м^2), чем в неподогреваемой зоне (11.31 г/м^2). В неподогреваемой зоне повышение биомассы создавалось в основном за счет хирономид (*Chironomus*) и наблюдалось весь год, особенно весной (в мае) и осенью (в октябре) (рис. 46).

Наконец, в 1974–1975 гг. еще раз были проведены систематические наблюдения в течение всего вегетационного периода главным образом с целью выявить влияние подогрева на хирономид. Эти исследования в общем подтвердили наблюдения 1971–1972 гг. В зоне сильного подогрева (устье Мошковичского залива) метаморфоз хирономид ускоряется, число поколений увеличивается (первые вылеты наблюдались в начале мая, последние даже в октябре), однако количество хирономид понижено.

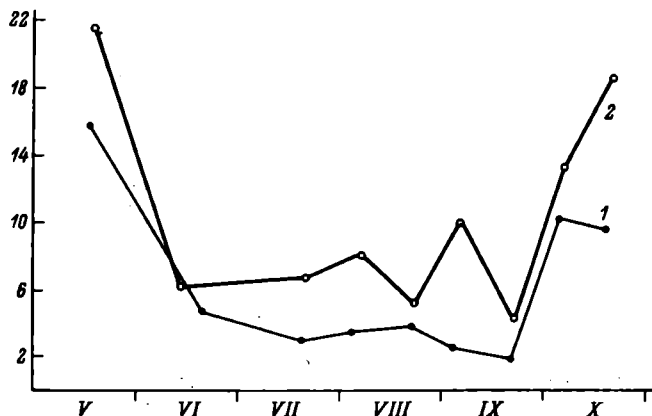


Рис. 48. Изменение общей биомассы бентоса (г/м²) в зоне подогрева Конаковской ГРЭС (1) и в зоне естественного температурного режима (2) в 1972 г.

Биомасса массовых форм (*Chironomus* и *Glyptotendipes*) и всех хирономид с мая по октябрь в зоне подогрева была почти всегда значительно (в 2–3 раза) ниже, чем в неподогреваемой зоне (Бабнинский залив), но численность за счет ранних стадий личинок в зоне подогрева часто бывала выше [82]. Более низкая биомасса в мае, видимо, следствие более раннего вылета комаров. В летние наиболее жаркие месяцы, очевидно, происходит значительный отход личинок от сильного подогрева, как это наблюдалось в биоценозах обростаний [167].

Г.Д. Максимова [103] тоже приходит к заключению, что биомасса всего бентоса и одного *Chironomus* в зоне подогрева значительно ниже, чем в неподогреваемой, хотя расчет продукции хирономуса дает более высокие цифры для зоны подогрева.

Таким образом, трудно сделать общий вывод о влиянии подогретых вод ГРЭС на количество бентоса в целом, по крайней мере для макробентоса пелофильного биоценоза. В значительной степени это объясняется тем, что для бентоса более важное значение имеют характер грунта и условия питания в нем, учёт которых не всегда удается. Подогрев безусловно вызывает сдвиг этапов жизненного цикла и увеличение числа генераций, но в конечном счете у хирономид происходит явное понижение биомассы, у олигохет же наблюдается тенденция к ее повышению.

Особенностью бентоса в зоне влияния подогретых вод ГРЭС можно считать наличие или во всяком случае повышенное обилие дрейссены, хотя в Иваньковском водохранилище, как уже упоминалось, она всегда встречалась редко. В 1973–1974 гг. дрейссена была обнаружена только в нижней части Нижне-Волжского и в верхней части Иваньковского плеса, в районе от Заборья до Корчевы.

Это почти совпадает с областью влияния подогретых вод. Значительное повышение встречаемости этого моллюска (до 33%), особенно наличие всех возрастных групп в зоне сильного подогрева (в Мошковичском заливе), свидетельствуют о том, что дрейссена находит здесь более благоприятные условия. Вообще это естественно, так как этот моллюск – выходец из Каспия, более многочисленный на юге и почти не распространяющийся к северу от 59–60° с. ш. Более удивительно, что дрейссена до сих пор почти не заселяет Ивановское водохранилище за пределами зоны влияния ГРЭС, в то время как очень многочисленна в находящихся на тех же или более высоких широтах Горьковском и Рыбинском водохранилищах.

Мейобентос

Под мейобентосом принято понимать мелких донных животных размером от 0.1 до 3 мм. Во внутренних водоемах к этой группе относятся нематоды, некоторые турбеллярии и олигохеты, придонные и бентические кладоцеры, копеподы, остракоды, а также мелкие формы хирономид и водяные клещи. Кроме этих постоянных компонентов сюда входят временные обитатели – молодь макробентических видов, которую принято называть „псевдомейобентосом”: новорожденные или недавно осевшие на дно моллюски, вышедшие из коконов и яйца тубифициды и личинки хирономид.

Постепенно по мере роста молодь тубифицид, моллюсков и хирономид выходит из размерной группы мейобентоса и переходит в макробентос. Вместе с тем с наступлением осени наблюдается обогащение мейобентоса за счет оседания на дно из толщи воды циклопов последних копеподитных стадий. В осенний период на дно опускаются также эфиппии и латентные яйца планктонных ракообразных. Весной циклопы и выклюнувшиеся из латентных яиц ракообразные вновь уходят в планктон.

В открытых плесах водохранилища, покрытых илами или сильно заиленными грунтами, сообщество мейобентических животных представлено преимущественно молодью *Cyclopoida*, *Nematoda* и *Cladocera*. Из псевдомикробентоса преобладает молодь олигохет и хирономид. Основную численность и биомассу дают 4 вида *Nematoda*, 4 вида *Oligochaeta*, 3 вида *Cyclopoida* и 2 вида бентических *Cladocera*, которые остаются руководящими из года в год.

Циклопы в стадии копеподитов встречаются на дне повсюду в большом количестве. Их среднегодовая численность составляет 46.500 экз./м², биомасса – 0,685 г/м². Общее количество циклопов возрастает с увеличением глубины на участках затопленного русла Волги. Часто циклопы составляют более 50% от общего количества животных в пробе. Высокая численность молоди *Cyclopoida* вообще характерна для водоемов мезотрофного типа [197]. Молодь циклопов представлена преимущественно копеподитами *Cyclops*

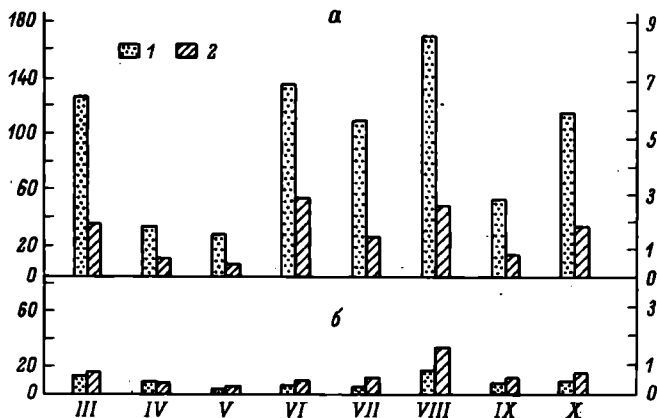


Рис. 47. Общая численность и биомасса мейобентоса (а) и псевдо-микробентоса (б) в 1973 г.

По оси ординат: слева - численность (1), тыс. экз./м², справа - биомасса (2), г/м²; по оси абсцисс - месяцы.

vicinus. На дне также постоянно присутствуют *Acanthocyclops vernalis*, *A. bicuspidatus* и *Paracyclops fimbriatus*.

Нематоды распространены также повсеместно. Их численность составляет в среднем 20.000 - 30.000 экз./м², а иногда достигает 112.000 экз./м². Наиболее обычные виды *Tobrilus gracilis*, *T. stefanskii*, *Paraphanolanaimus behningi*, *Dorylaimus stagnalis*.

Из Cladocera наиболее обилен *Hyocryptus sordidus*. Среди водоемов бассейна Верхней и Средней Волги Ивановское водохранилище отличается от других искусственных водоемов наиболее высокой численностью этого вида - в среднем около 7.000 экз./м², а иногда 165.000 экз./м². Подобная численность *H. sordidus* до сих пор не отмечалась в водоемах земного шара [194, 195]. Другие виды бентических ветвистоусых (*Monospilus dispar*, *Alona quadrangularis*, *Leydigia leydigii*) встречаются реже и в меньшем количестве - до 2.500 экз./м².

Среди Oligochaeta наиболее распространены молодь *Limnodrilus hoffmeisteri* (в среднем 4.300 экз./м² и 0.324 г/м²), *Vejdovskyella intermedia*, из Chironomidae - молодь *Procladius* sp. (2.760 экз./м², 0, 240 г/м²), *Limnochironomus* gr. *nervosus*, *Tanytarsus* gr. *mancus* и *T. gr. lauterborni*.

Некоторые различия в мейобентосе затопленных русла и поймы Волги наблюдаются только в количественном отношении, а в видовом составе существенных различий нет. На русле средняя го-

довая численность мейобентоса составляет 140.740 экз., биомасса - 2.286 г/м²; на затопленной пойме соответственно 94.880 экз. и 1.953 г/м². Таким образом, мейобентос имеет значительно более высокую численность, но образует всего около 20% биомассы макробентоса.

Сезонные изменения мейобентоса очень значительны. Наибольшее развитие приходится на летние месяцы, особенно на август, когда средняя численность мейобентоса и псевдомикробентоса достигает соответственно 177.000 и 13500 экз./м², биомасса - 2.5 и 1.7 г/м² (рис. 47). Понижение численности и биомассы мейобентоса в апреле-мае связано с тем, что придонные циклопы (в основном *Cyclops vicinus*), составляющие его значительную часть, поднимаются в толщу воды для размножения, молодь же опускается на дно только в июне. Для псевдомикробентоса характерно сильное понижение численности и биомассы осенью. В это время молодь олигохет и хирономид, вырастая, выходит из состава учитываемого микробентоса [26, 196].

Эфипии обнаруживались повсеместно в огромном количестве, особенно пелагических видов - 18.300 экз./м² (прежде всего рода *Bosmina*). Несколько уступает им численность донных видов - 13.000 экз./м², из которых на долю массового в водохранилище *Monospilus dispar* приходится 2.000 экз./м². Осенью в период двуполого размножения этого вида численность эфипий достигает 40.000 экз./м².

ФАУНА ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ

Под прибрежной зоной волжских водохранилищ мы понимаем полосу прибрежного мелководья с глубинами не более 2–2,5 м. Граница ее приблизительно совпадает с границей захождения в глубь водоема высших водных растений. Но прибрежная зона неоднородна и расчленяется в горизонтальном и вертикальном направлении.

В горизонтальном направлении следует различать защищенные от волнений и незащищенные участки побережья. В защищенных участках – заливах, бухтах, лежащих за островами районах – развивается обильная водная растительность, дно покрывается илами с растительными остатками. В незащищенных участках под влиянием прибойной волны растительность развивается слабее, процесс илоотложения замедлен. В крупных водохранилищах с широкими плесами, как Рыбинское, незащищенное побережье совершенно размывается сильным прибоем и состоит из песчаных, часто песчано-каменистых пляжей и мелководий, вовсе лишенных растительности. В Ивановском водохранилище в незащищенных участках побережья преобладают илисто-песчаные грунты, частично зарастающие водной растительностью.

Вследствие сложной конфигурации Ивановского водохранилища обилия заливов и островов защищенное сильно зарастающее побережье охватывает в нем большую площадь.

В вертикальном направлении прибрежная зона может быть подразделена на верхний и нижний горизонты. Верхний горизонт характеризуется сильным развитием растительности, образующей сплошные заросли. Нижняя граница сплошных зарослей в Ивановском водохранилище проходит где-то на глубине около 1,8 м. На глубинах более 2 м водные растения встречаются значительно реже или образуют лишь отдельные куртинки.

Фауна прибрежной зоны Ивановского водохранилища, как и других водоемов, резко отличается от фауны его открытых, более глубоководных частей иным видовым составом планктона и бентоса, наличием особых фитофильных биоценозов, развивающихся среди водных растений, а также общим количественным богатством фауны.

Фауна прибрежной зоны в Ивановском и Угличском водохранилищах впервые была обследована в 1955–1956 гг. параллельно с общим изучением этих водоемов. Полученные данные изложены в работах В.Ф. Фенюк [188] и Э.Д. Мордухай-Болтовской [114].

В 1970-х годах специально исследовалась прибрежная зона Ивановского и других верхневолжских водохранилищ [56, 173].

Зоопланктон

По данным Э.Д. Мордухай-Болтовской [114], в 1955–1956 гг. зоопланктон прибрежной зоны отличался от такового открытых плесов по составу и обилию. Руководящими формами в прибрежье были *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Polypheum*. Биомасса зоопланктона, особенно в июне, была заметно выше.

Зоопланктон прибрежной зоны исследовался в 1973 г. на всех горизонтах в течение вегетационного периода в защищенном участке прибрежья (Корчевском заливе), а затем в прибрежье всего водохранилища В.Н. Столбуновой [173].

В верхнем горизонте зоопланктон имеет иной состав, чем в открытых местах плесов. Характерные для крупных водохранилищ пелагические формы кладоцер, копепоид и отчасти коловраток здесь отсутствуют или встречаются единично. Доминирующие формы в верхнем горизонте прибрежья – или виды эвритопные, распространенные в различных водоемах, или специфически прибрежные, обитающие в малых или мелководных водоемах.

В апреле–мае преобладают коловратки, особенно *Asplanchna priodonta*, в конце мая, кроме того, кладоцеры – *Bosmina longirostris*, в июне–июле – кладоцеры, более всего *Ceriodaphnia pulchella*, но также *Bosmina longirostris* и *Diaphanosoma*, некоторые циклопиды и хидориды. Во второй половине лета значительную роль в планктоне приобретают *Sida* и хидориды, относящиеся к фитофильным биоценозам. Осенью господство хидорид усиливается, и они составляют уже основную часть планктона (*Camp tocercus*, *Pleuroxus*, *Chydorus*).

На мелководье зоопланктон развивается раньше, чем в открытой части водохранилища. Первый максимум зоопланктона с биомассой более 13 г/м^3 наступает здесь уже в конце мая, в то время как в более глубоководной части водохранилища биомасса в мае всего $1\text{--}2 \text{ г/м}^3$. В дальнейшем количество зоопланктона понижается, но затем (в первой половине июля) опять возрастает до второго максимума: биомасса достигает $30\text{--}35 \text{ г/м}^3$ (средняя за июль 23 г/м^3).

Обилие зоопланктона в верхнем горизонте прибрежной зоны значительно выше, чем в основном водохранилище. В 1973 г. его средняя биомасса за летний период (июнь–август) составляла здесь 11.5 г/м^3 , в то время как в основной части Ивановского плеса за тот же период – 3.6 г/м^3 . В некоторых случаях босмина, осо-

бенно цериодафия, развивается в массе, в результате чего биомасса зоопланктона достигает 47 г/м^3 .

Таким образом, зоопланктон верхнего горизонта прибрежья резко отличается от зоопланктона глубоководной основной части водохранилища по видовому составу, по динамике и по обилию. В обоих водохранилищах в число доминантов в прибрежье входит *Bosmina longirostris*, в массе распространенная в основных плесах Ивановского водохранилища.

Нижний горизонт прибрежья в Ивановском водохранилище занимает промежуточное положение. На глубинах между 1 и 2 м обычно уже не образуются сплошные заросли, а водные растения встречаются разреженно. В зоопланктоне много прибрежных литоральных форм, под осень развиваются хидриды, но постоянно присутствуют и пелагические виды. В число руководящих видов входят *Polypheum*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia cucullata*.

Биомасса зоопланктона здесь ниже, чем в верхнем горизонте. По данным 1973 г., она составляет в среднем около 2 г/м^3 и по своим показателям близка к биомассе основного водоема.

Незащищенные открытые участки прибрежной зоны, слабо зарастающие высшей водной растительностью, беднее зоопланктоном. Даже в верхнем горизонте по составу и количеству он приближается к зоопланктону основного водоема. В августе 1973 г. средняя биомасса зоопланктона в незащищенных участках прибрежья была в среднем около 2.0 г/м^3 , т.е. только вдвое ниже, чем в защищенных участках (4.12 г/м^3) и примерно такая же, как в основной части Ивановского плеса (в среднем 2.1 г/м^3). Вообще отличия между защищенными и открытыми участками прибрежья в Ивановском водохранилище гораздо меньше, чем в Рыбинском. В последнем у открытых берегов, подвергающихся очень сильному прибою, зоопланктон крайне обеднен. Прибрежный литоральный зоопланктон, связанный с заросшими мелководьями, здесь не развивается, попадают лишь остатки зоопланктона в открытой части водохранилища, подвергающейся разрушительному механическому действию прибоя. Их биомасса обычно не превосходит $0.1-0.2 \text{ г/м}^3$.

Фитофильная фауна

Фитофильные биоценозы, как известно, самые богатые и разнообразнейшие биоценозы как внутренних, так и морских водоемов. В Ивановском по сравнению с другими водохранилищами фитофильная фауна очень богата вследствие сильного развития и разнообразия зарослей макрофитов. Макрофиты распространяются в Ивановском водохранилище до глубины около 2 м, но основные массивы сплошных зарослей не идут глубже 1 м.

Впервые фитофильная фауна водохранилища исследована В.Ф. Фенюк [188]. По ее данным, в августе 1956 г. в зарослях Ивановского и Шошинского плесов фауна состояла главным образом из фи-

тофильных хирономид (*Glyptotendipes* и *Endochironomus* gr. *tendens*), кладоцер (особенно *Eurycercus*) и легочных гастропод (катушек и прудовиков). Общая ее биомасса составляла в Ивановском плесе 69.6 г, в Шошинском – 83.3 на „объединенный метр“, т.е. на 1 м³ воды и 1 м² дна под ним. Следует учитывать, что сюда включен и вес бентоса, найденного на этом же 1 м² дна. Поэтому при подсчете биомасса собственно фитофильной фауны будет на несколько грамм меньше.

Такие же данные на „объединенный метр“ приводит И.П. Дьяченко [47], исследовавший заросшее побережье в тех же плесах в августе 1957 г. По его данным, биомасса фауны в заросшем побережье оказывается заметно выше в Ивановском (103.5 г) и в Шошинском плесах (174.6), однако в эти цифры кроме бентоса входят еще чисто планктонные ракообразные, биомасса которых в прибрежной зоне часто бывает очень высока.

Более четкая характеристика фитофильного биоценоза Ивановского водохранилища в последние годы дана Н.Н. Жгаревой и Г.И. Биочино [56]. Они рассматривают фитофильный биоценоз трех широко распространенных видов макрофитов: манника большого (*Glyceria maxima*), водяной гречи (*Polygonum amphibium*), телореа (*Stratiotes aloides*).

Следует иметь в виду, что до сих пор изучалась только макро- и мейофауна фитофильных биоценозов. Настоящая же микрофауна, как и в бентосе, не была исследована. В фитофильных биоценозах к ней относятся многочисленные коловратки и гастротрихи, простейшие (инфузории, саркодовые), некоторые турбеллярии.

Все указанные выше растения начинают развиваться в мае и сразу же начинают заселяться фитофильной фауной. Разнообразие и обилие фауны увеличиваются с развитием растений. Наиболее распространенный в водохранилище фитофильный биоценоз манника очень разнообразен по видовому составу и имеет высокое обилие. По численности в нем преобладают фитофильные личинки хирономид и кладоцеры. Из хирономид господствуют *Cricotopus* gr. *silvestris*, *Glyptotendipes* *glaucus*, *Endochironomus* *albipennis*, *Corynoneura* sp., из кладоцер – преимущественно фитофильные или придоннофитофильные *Sida* *crystallina*, хидориды *Acroporus* и *Camptocercus*, виды *Pleuroxus*, иногда *Chydorus* *sphaericus*, *Scapholeberis*, *Graptoleberis*, много также мелких олигохет *Naididae*, пиявок *Helobdella* и *Herpobdella*, есть личинки некоторых фитофильных поденок (*Caenis*, *Cloëon*), ручейников (*Holocentropus*) и стрекоз. По биомассе преобладают гастроподы, особенно планорбииды (*Planorbis* *planorbis*, *P. vortex*), крупные *Limnaea* *stagnalis* и *Viviparus* *viviparus*.

Естественно, что состав и обилие фауны в биоценозе манника в течение вегетационного периода изменяются. Первое время, особенно в мае–июне, преобладают хирономиды, позже появляются моллюски, хидориды и другие группы, а количество хирономид сильно

убывает. Наибольшего количественного развития фитофильная фауна достигает в июле. К осени в связи с отмиранием растений и частичным перемещением на дно обилие фауны уменьшается.

Биоценоз телореза отличается главным образом сильно пониженным количеством хирономид, но обилием гастропод, в частности прудовиков, а также пиявок и других (помимо хирономид) насекомых. Максимум тоже приходится на июль, но общая биомасса ниже, чем в маннике, — в среднем 27.0 г/м^3 .

Население водяной гречихи естественно значительно беднее в связи с более поздним развитием растений и гораздо меньшим количеством стеблей и листьев. Биомасса фауны держится между 2 и 15 г/м^3 , но в середине июля наблюдалось кратковременное массовое развитие *Sida* (650.000 экз. с биомассой до 90 г/м^3). Затем уже осенью (в октябре) произошло резкое возрастание количества хирономид *Glyptotendipes*, развившихся среди нитчаток, покрывавших стебли гречихи. Благодаря этому средняя за все время биомасса фауны была лишь немного ниже, чем в телорезе, — 21.3 г/м^3 .

Другие фитоценозы погруженной растительности, в частности очень распространенного рдеста, по фауне, вероятно, приближаются к биоценозу манника. Можно считать, что в среднем биомасса фитофильной фауны в зарослях водохранилища за все время существования фитоценозов (май–октябрь) составляет не менее 30 г/м^3 , если не считать крупных моллюсков, а вместе с ними — около 70 г/м^3 за весь вегетационный период. Но за июнь–август, в период максимального развития фитофильной фауны, средняя биомасса выше: для манника она не менее 50 г/м^3 без крупных моллюсков.

По данным 1950-х годов, приведенным выше, состав и обилие фитофильной фауны за последние десятилетия не подверглись сильным изменениям, несмотря на изменения характера растительности.

Фитофильные биоценозы Иваньковского водохранилища богаче по общей биомассе, особенно хирономид, по сравнению с таковыми Рыбинского. В фитоценозах манника–осоки Рыбинского водохранилища, по данным 1950–1960 гг., средняя биомасса фауны за июнь–октябрь составляла $22\text{--}25 \text{ г/м}^3$ вместе со всеми моллюсками, из которых хирономиды давали всего 1.5 г/м^3 , кладоцеры — 3.7 г/м^3 . В биоценозе манника в Иваньковском водохранилище хирономид было в среднем почти в десять раз больше (14 г/м^3), а кладоцер вдвое больше (7.8 г/м^3). Кормовая ценность для рыб этой фауны гораздо выше, чем в Рыбинском водохранилище, где преобладали моллюски (мелкие планорбииды). Фитофильная фауна в Иваньковском водохранилище вообще более полиценна, так как заросли существуют здесь дольше — до их естественного отмирания осенью. В Рыбинском водохранилище они обычно обнажаются уже с августа.

Биомасса фитофильной фауны, средняя для разных исследованных фитоценозов, в Рыбинском водохранилище в 1950–1960 гг. в летние месяцы составляла около 23 г/м^3 (по крайней мере втрое ниже, чем в Иваньковском водохранилище).

Исследования в районе влияния Конаковской ГРЭС дали некоторое представление о характере влияния подогрева на фитофильные биоценозы на примере биоценоза манника [56]. В зоне значительно-го подогрева (в среднем на 4–6°) фауна появляется раньше. Хирономиды, в частности *Cricotopus*, раньше дают массовое развитие, достигая более высокой биомассы, чем в зоне естественного температурного режима. В наиболее жаркий период, в июле–августе, в зоне подогрева при 25–28° количество хирономид заметно понижается. К концу этого периода отмечается также сильное снижение количества хидорид. У хирономид, видимо, имеет место значительный отход, как это наблюдается в зоне подогрева Костромской ГРЭС в перифитоне [187]. У хидорид длительное повышение температуры вызывает, вероятно, ускорение жизненного цикла и переход к образованию латентных яиц.

Зообентос

Зообентос прибрежной зоны в узком смысле, т.е. фауна, живущая на грунте и в грунте в области прибрежных мелководий до глубин 2 м, специально не исследовался до 1970-х годов.

В работах 50–60-х годов бентос прибрежной зоны упоминается в связи с описанием фитофильной фауны [47, 188].

В 1973–1974 гг. выполнено специальное исследование бентоса прибрежной зоны одновременно с изучением ее зоопланктона.

Обследование разных типов побережья произведено по всему водохранилищу, хотя основные исследования проводились в Корчевском заливе, где находилось типичное защищенное побережье.

В защищенном побережье, как и по зоопланктону, верхний горизонт заметно отличается от нижнего. Граница между ними проходит, видимо, по изобате около 1 м. Верхний горизонт характеризуется грунтами с большим количеством растительных остатков, естественно образующихся от зарослей макрофитов.

На глубине 0.5–0.7 м бентическая фауна по составу сильно обеднена: присутствуют в небольшом количестве олигохеты (в основном *Lumbriculus variegatus*), мелкие *Naididae*. Тубифициды не обнаружены, моллюсков почти нет, встречаются лишь единичные *Bithynia*. Резко преобладают хирономиды, особенно *Chironomus plumosus*, а также *Endochironomus gr. dispar*, *Glyptotendipes gripekoveni* и др. Последние относятся скорее к фитофилам, примесь которых (личинки стрекоз, поденок, жуков) на этом горизонте в летнее время естественно велика.

Обедненность бентоса – следствие ежегодного обнажения и промерзания грунта. Поэтому в начале весны (в апреле–мае) фауна здесь количественно бедна. Однако в дальнейшем развивается количественно богатый бентос, состоящий в основном из хирономид. В августе–сентябре хирономиды местами дают биомассу почти 50 г/м². Средняя за вегетационный период (май–октябрь) биомасса составляет 15.2 г/м².

На глубине 0.9–1.0 м характер бентоса несколько видоизменяется. Появляются некоторые виды тубифицид, больше моллюсков. Встречаются фитофилы, но в меньшем количестве, чем на глубине 0.5 м. Но биомасса здесь значительно ниже: в отдельных случаях не достигает 20 г/м^2 – в среднем 6.6 г/м^2 . На этих глубинах, видимо, еще имеет место промерзание грунта.

Нижний горизонт, для характеристики которого были взяты глубины около 1.5 м, отличается илисто-песчаными грунтами (без значительного скопления растительных остатков) и более полноценной бентической фауной. Здесь постоянно обитают несколько видов тубифицид и моллюски. Биомасса сильно колеблется, иногда при скоплениях моллюсков достигая 75 г/м^2 , однако обычно она не превышает $5\text{--}8 \text{ г/м}^2$. Средняя биомасса за май–октябрь составляет 7.65 г/м^3 , т.е. близка к биомассе на глубине 1 м.

Незащищенное побережье с мало или вовсе не заросшими преимущественно песчаными грунтами беднее защищенного. В верхнем горизонте это сказывается сильнее. Так, при обследовании в августе 1973 г. средняя биомасса бентоса была здесь $1.2\text{--}1.3 \text{ г/м}^2$, в то время как в защищенных участках – 6.5 г/м^2 . На глубине 1 м эта разница меньше: в незащищенной зоне – 2.3 г/м^2 , в защищенной – 4.3 г/м^2 .

Таким образом, как по бентосу, так и по зоопланктону защищенная и незащищенная зоны в Иваньковском водохранилище различаются меньше, чем в Рыбинском. В прибойном открытом побережье Рыбинского водохранилища бентос почти отсутствует (его биомасса составляет $0.1\text{--}0.3 \text{ г/м}^2$).

С переходом к большим глубинам и сильно заиленным грунтам в бентосе увеличивается роль олигохет (тубифицид) и биомасса начинает возрастать.

В основной части водохранилища, за пределами прибрежной зоны, биомасса в разные годы колеблется, но за последние 20 лет в среднем по водохранилищу составляет $9\text{--}12 \text{ г/м}^2$. В Нижне-Волжском и Иваньковском плесах она выше, чем в Верхне-Волжском.¹

¹ Во время исследований прибрежной зоны в 1973 г. систематически собирались материалы у выхода из Корчевского залива на серых илах с глубины 5 м. Несмотря на то, что при подобных условиях в Иваньковском водохранилище бентос обычно богат, здесь в течение всего года (с мая по октябрь) наблюдалась довольно низкая биомасса – от 1.68 до 5.53 г/м^2 (в среднем 3.08 г/м^2) – при очень обедненном видовом составе. Почти 90% составлял мотыль *Ch. plumosus*, из олигохет преобладал *L. hoffmeisteri*; *I. newaensis*, как и моллюски, отсутствовал. Возможно, что в зоне глубин 4–5 м, которая зимой не обнажается, но покрывается льдом, создается почти бескислородная среда, которую выносят только наиболее устойчивые виды.

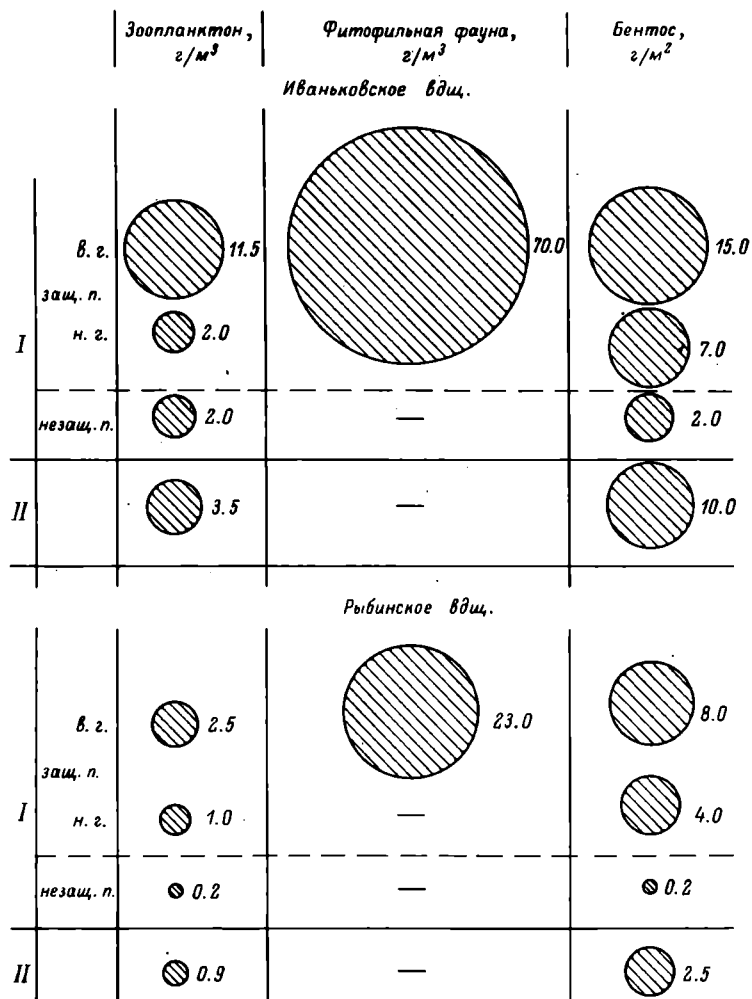


Рис. 48. Биомасса беспозвоночных в основных зонах и участках Иваньковского и Рыбинского водохранилищ.

I – прибрежная зона, II – открытые части плесов, защ. п. и незащ. п. – защищенное и незащищенное побережье, в.г. – верхний горизонт, н. г. – нижний горизонт. Цифры у кругов – средняя биомасса.

Таким образом, распределение бентоса на поперечном разрезе через Ивановское водохранилище носит характер как бы трехвершинной кривой, если разрез проходит через защищенное побережье (два максимума в побережье и один на глубине), и одновершинной, если разрез идет через незащищенное побережье (максимум на глубине).

Мейобентос прибрежной зоны более разнообразен, чем в открытых плесах, но его состав и обилие зависят от характера биотопа. На серых илах и в разной степени заиленных песках открытого незарастающего побережья, как и на илах открытых плесов, в мейобентосе преобладают кладоцеры, олигохеты, циклопиды и нематоды, но среди кладоцер, кроме *Ilyocryptus*, много *Monospilus*, *Rhyndotalona*, *Alona rectangularis*. Общая численность (в среднем от 43.900 до 113.100 экз./м²) и биомасса (от 1.430 до 2.190 г/м²) здесь и в открытых плесах примерно одинаковы.

В зарастающем побережье состав мейобентоса отличается значительной примесью фитофильно придонных форм, особенно наидид, кладоцер, остракод. Наиболее богат мейобентос среди смешанных зарослей гречихи, рдеста, роголиста, телореа. Здесь больше всего придонно фитофильных кладоцер *Pleuroxus*, различных циклопов, наидид, мелких хирономид (биомасса в среднем от 1.380 до 3.110 г/м³). На заболачиваемых участках мейобентос беднее, преобладают циклопы, много остракод, характерно обилие молоди моллюсков планорбид. Общая биомасса составляет 1.150–2.530 г/м³, но почти половину ее составляет псевдомикробентос в виде планорбид. Беднее всего мейобентос среди заболачивающихся участков, заросших хвощом и особенно тростником. Среди тростника многочисленны только циклопиды, их биомасса в среднем составляет 0.344 г/м².

Как видно, мейобентос в прибрежной зоне даже на ее наиболее продуктивных заросших участках по обилию мало отличается от мейобентоса открытых плесов.

При сравнении биомассы беспозвоночных различных участков Ивановского и Рыбинского водохранилищ можно видеть, как резко отличаются по показателям продуктивности эти два водоема, сооруженные почти одновременно в верхнем течении Волги (рис. 48).

ИХТИОФАУНА

Изучение ихтиофауны Ивановского водохранилища было начато в первые годы его образования сотрудниками Научно-исследовательского института прудово-рыбного хозяйства [12, 40, 164, 165]. С 1953 г. работы на этом водохранилище проводятся Институтом биологии внутренних вод АН СССР, но ихтиологические материалы собираются не регулярно [71, 72, 128, 129].

С 1966 г. изучением влияния подогретых вод на ихтиофауну и вопросами динамики численности промысловых рыб занимаются сотрудники Верхне-Волжского отделения ГосНИОРХ [7-10, 14, 102, 122-124].

Для формирования ихтиофауны Ивановского водохранилища определяющими моментами явились его относительно стабильный летний уровень и исключительное обилие защищенных мелководий, зарастание которых ведет к прогрессирующему заболачиванию водоема.

Всего в водохранилище зарегистрировано 33 вида рыб [121]. Из местной фауны к настоящему времени здесь сохранились 27 видов. Пелядь, карп, угорь, снеток, белый амур и толстолобик вселены в разные сроки. Наиболее богато представлено семейство карповых – 17 видов, окуневых – 3 вида, остальные семейства имеют по одному представителю.

Численность, а следовательно и значение отдельных видов в экосистеме водоема различны. Все интродуценты встречаются единично вследствие несоответствия условий водоема их экологическим требованиям или малочисленности посадочного материала.

Из аборигенов первое место по численности и хозяйственному значению занимает лещ, второе – плотва, затем окунь и щука. Ю.И. Никаноров [121] относит ерша к малочисленным видам, однако такое впечатление могло создаться в результате трудности его отлова. В опытных траловых уловах количество ерша значительно.

В ихтиофауне Ивановского водохранилища, как и во всем Волжском каскаде, преобладают фитофильные виды, которые вместе с видами промежуточной экологической группы, в данном водохра-

нилище также откладывающими икру на растительность, составляют в промысловых уловах 82.3%. Остальные экологические группы в этом водоеме представлены 1–2 видами, большинство из которых не имеют существенного хозяйственного значения.

Из литофилов с весенним икрометанием встречается только снеток. К этой же группе, но с осенним икрометанием относятся ряпушка и пелядь. Сходные с ними места икрометания в водохранилище у налима, но, согласно морфологическим особенностям и поведению личинок, его относят к группе псаммофилов. Налим и ряпушка вылавливаются в очень небольших количествах и, как правило, статистикой отдельно не учитываются. Снеток сравнительно редок, а вселение пеляди начато только в последние годы.

Наибольшую ценность в ихтиофауне Иваньковского водохранилища представляет судак. В южных водоемах, по данным многих авторов [81, 176], этот вид строит гнезда, икру в которых охраняют самцы. В водохранилищах Волги его нерестилища не изучены. Промысловые уловы судака в Иваньковском водохранилище всегда были незначительны. Еще более они снизились с развитием спортивно-любительского лова и с использованием туристами побережья этого водоема как места отдыха [98, 99].

Особую экологическую группу, индифферентную к субстрату, представляет окунь. Он прикрепляет икру к любым предметам, находящимся в воде. Его численность особенно велика обычно бывает в первые годы существования всех водохранилищ. В Иваньковском в этот период половина неводных уловов состояла из окуня [164].

Из пелагофилов имеется только чехонь, но в данном водохранилище этот вид крайне редок.

Некоторые виды занимают переходное положение и не могут быть полностью отнесены к какой-либо одной экологической группе. Так, ерш, например, откладывает икру на песчаных отмелях, но прикрепляет ее к редким растительным остаткам.

Исключительное преобладание по численности фитофильных рыб над видами других групп в Иваньковском водохранилище вполне понятно, если учесть особенности экологической обстановки этого водоема. Ни в одном из водохранилищ Волжско-Камского каскада нет такого обилия защищенных мелководий, на которых благодаря постоянному летнему уровню очень богато была развита прибрежно-водная растительность. В качестве субстрата рыбами используются края сплавин (рис. 49) с корневищами хвоща, рогоза, тростника, прошлогодние растения манника, осочника и другие (рис. 50, 51). Нерестилищами эта группа видов рыб обеспечена ежегодно [9]. Неурожайные поколения здесь появляются только в годы с плохими погодными условиями.

По характеру питания в Иваньковском водохранилище в промысловых уловах преобладают бентофаги – 82.4%. Хищники и планктофаги сравнительно малочисленны.

Основными бентофагами являются лещ [57, 102] и плотва, хотя последняя в этом водохранилище только условно может быть от-



Рис. 49. Нерестилища фитофильных видов рыб по краю сплавин.

несена к этой группе, так как, обитая в основном в прибрежье, она помимо бентических форм потребляет зарослевый зоопланктон, личинок насекомых, мелких моллюсков, фауну обрастаний и даже фитопланктон.

Основу промысловой ихтиофауны верхневолжских водохранилищ составляют представители понтокаспийского пресноводного и бореально-равнинного фаунистических комплексов. В молодых водохранилищах, как правило, наибольшей численности достигают виды бореально-равнинного комплекса. Позднее они уступают первое место понтокаспийской пресноводной ихтиофауне. В Ивановском и Угличском водохранилищах вопреки этому правилу до настоящего времени в промысловых уловах преобладают виды бореально-равнинного комплекса (более 65%), причем в основном малоценные в хозяйственном отношении.

Для оценки состояния запасов промысловых видов рыб и их изменений в течение продолжительного периода времени использована главным образом статистика промысловых уловов. Для более детального изучения биологии видов и состояния их популяций привлечены результаты биологических анализов исследовательских траловых уловов.

Рассмотрим динамику промысловых уловов. К недостаткам статистики, как указывают все исследователи этого водоема, кроме



Рис. 50. Нерестилища на заросшем мелководье; субстрат — манник и рогоз.

обычных неучтенных потерь до поступления рыбы на склад относится неточный учет по видам. Мелкий лещ, которого в уловах бывает много в результате применения береговых закидных неводов, регистрируется как „мелочь III группы“, „плотва“ или „неразбор“. Мелкий окунь и большая часть плотвы также попадают в рубрику „мелочь“. Поэтому наиболее близкими к действительности и наиболее полно отражающими состояние запасов будут общие уловы всех видов и уловы наиболее ценных видов (судака и щуки), которые всегда учитываются отдельно.

Как и в других водохранилищах, в Ивановском можно обнаружить отдельные периоды в формировании численности и биомассы видовых популяций и ихтиофауны в целом. При налаженном и интенсивном промысле уловы рыбы фактически отражают эти изменения во времени (рис. 52).

Данные по состоянию запасов рыб в первый период формирования водохранилища отсутствуют, так как статистические сведения не сохранились, а в период Отечественной войны промысла на этом водоеме не было совсем.

Второй период формирования ихтиофауны охватывает 1945–1955 гг. Он характеризовался очень быстрым ростом общих промысловых уловов. В третьем периоде (с 1956 г.) уловы резко уменьши-



Рис. 51. Нерестилища на осочниках.

лись. Этот период по динамичности происходящих процессов можно разделить на два подпериода: с 1956 по 1963 г. (продолжительностью 8 лет) и с 1964 г. по настоящее время. Первому подпериоду соответствует проявление более динамических процессов в воспроизводстве и численности популяций, второму – более уравновешенных. Их границы легко прослеживаются обычными методами статистического анализа [134]: степенью динамичности от средней арифметической за выделенный отрезок или средней взвешенной со скользящим осреднением, характеризующей общее направление кривой уловов, так называемый тренд. В первом случае отклонения выражены более резко и четко, во втором – они сглаживаются.

Из приведенных статистических данных (табл. 64), характеризующих промысловые уловы по периодам, видно, что среднее квадратическое отклонение от обоих средних во втором подпериоде значительно ниже.

Динамика уловов щуки (рис. 53) и судака (рис. 54) практически полностью совпадает с таковой общих уловов. Если, по данным статистики, к настоящему времени общие уловы снизились против максимальных только в 2 раза, то уловы судака и щуки уменьшились в десятки и сотни раз. Следует учесть, однако, что на падение регистрируемых уловов могут оказывать большое влияние так называемые „неучтенные потери“ и любительский лов.

Характеристика уловов рыбы

Показатели	II период	III период		
		весь период	1-й подпериод	2-й подпериод
Средний улов за период (X)	5270	3522	3292	3686
Ошибка средней $m \pm$	780	196	411	149
То же в % от средней	14.7	5.5	12.4	4.0
Среднее квадратичное отклонение от постоянной средней σ	2583	825	1164	492
То же в %	49.0	23.4	35.3	13.4
Среднее квадратичное отклонение от скользящей средней . . .	558	900	1428	178

Подъем с последующими снижением и стабилизацией уловов на новом уровне характерны для всех водохранилищ Волжско-Камского каскада. Некоторые виды, например щука, весь ход кривой повторяют с большой точностью во времени во всех водохранилищах (рис. 55).

Таким образом, процесс становления численности и биомассы ихтиофауны в Ивановском водохранилище подчиняется общим закономерностям, характерным для Волжско-Камских водохранилищ.

Возрастная структура — один из наиболее характерных показателей состояния промысловых запасов рыб. Данные опытных уловов и материалы Верхне-Волжского отделения ГосНИОРХ [7, 9, 121, 122, 124] показывают, что продолжительность жизни ряда видов (лещ, плотва, судак, щука) в Ивановском водохранилище меньше, чем в других верховолжских водохранилищах, что соответственно определяет и прочие параметры возрастной структуры популяций.

Возрастная структура леща Ивановского водохранилища имеет свои особенности (табл. 65).

1. В этом водоеме в популяции леща наименьший набор возрастных классов. В траловых уловах в Ивановском водохранилище лещ в возрасте даже 11 лет встречается в единичных экземплярах, тогда как в Угличском ловятся особи 15-летнего возраста, а в Рыбинском даже до 20 полных лет. Лишь в нерестовый период в Ивановском водохранилище на местах икрометания отмечены случаи поимки отдельных самок леща в возрасте 14-15 лет [8].

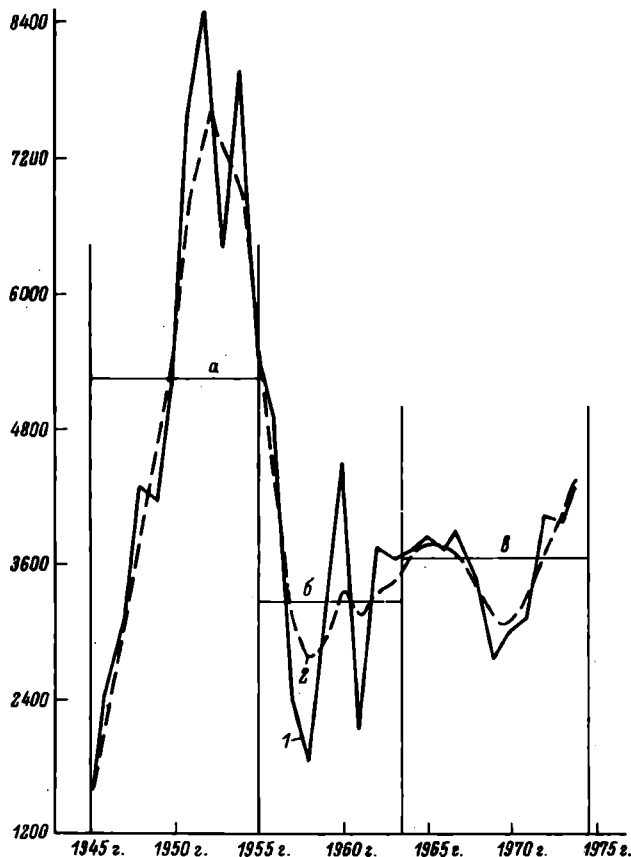


Рис. 52. Динамика общих промысловых уловов рыбы.

α – средняя II периода, β – средняя 1-го подпериода III периода, γ – средняя 2-го подпериода III периода. 1 – кривая общих уловов, 2 – взвешенная скользящая средняя.

2. По сравнению с другими водохранилищами Верхней Волги у леща Иваньковского водохранилища наиболее многочисленны младшие возрастные группы, а отсюда и средний возраст его также значительно ниже. Эту особенность популяции леща Иваньковского водохранилища отмечали многие авторы, изучавшие водоем в предшествующие годы [12, 71, 128, 129, 164].

3. Относительная численность возрастных групп старше модальных меньше, чем в других водохранилищах, где модальный класс охватывает несколько поколений, и убыль их численности происходит постепенно.

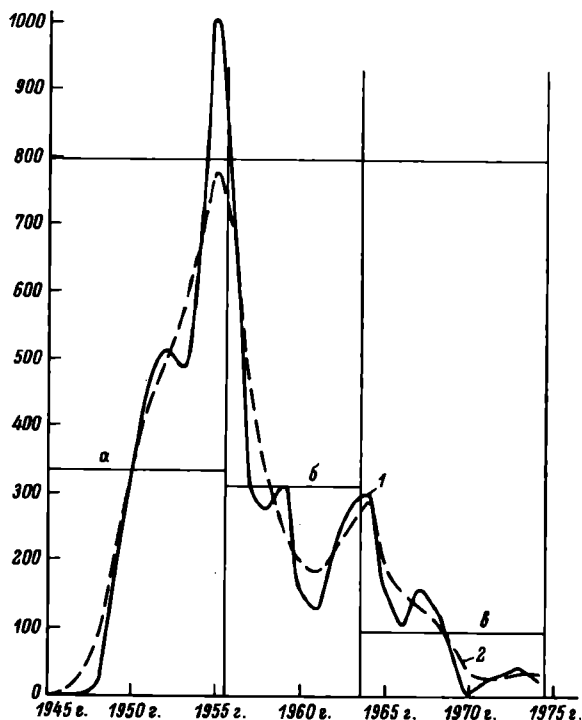


Рис. 53. Промысловые уловы щуки.

Обозначения те же, что на рис. 52.

4. Коэффициент общей смертности популяции леща Иваньковского водохранилища в последние годы (1973–1974) значительно выше, чем в Рыбинском и Шекснинском. В Иваньковском водохранилище средняя общая смертность особей в возрасте от 3 до 9 лет составляет более 45% (определения велись по методике П.В. Тюрина [185]). До более старших возрастов выживает незначительная часть популяции. В Рыбинском водохранилище в период от 4 до 8 лет средняя общая ежегодная смертность не превышает 15.5% и только в более старших возрастных группах достигает 40%.

Более или менее общим в последние годы (1972–1974) для всех верхневолжских водохранилищ является симметричность набора возрастных классов и синхронность в чередовании разных по урожайности поколений (рис. 56), что свидетельствует о их зависимости от метеорологических факторов, а не только от типа уровня режима этих водоемов.

Ограниченность материала по другим видам рыб не позволяет провести анализ возрастной структуры их популяций. В наших уло-

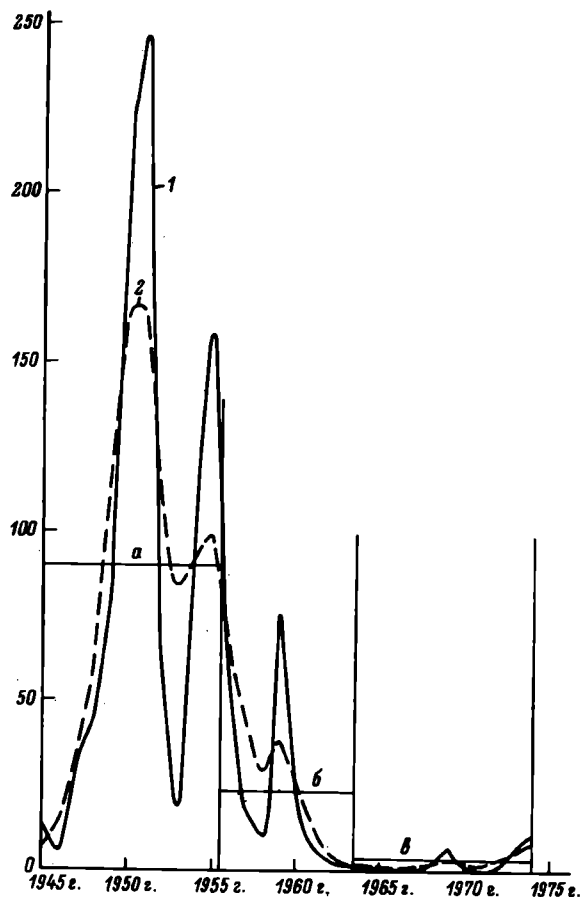


Рис. 54. Промысловые уловы судака.

Обозначения те же, что на рис. 52.

вах плотва, например, встречалась до 8 лет, причем эта возрастная группа составляла 7.5%. Так как ряд обрывается очень резко, можно предполагать, что продолжительность жизни плотвы в этом водохранилище должна быть больше, что подтверждают данные Б.О. Бергельсона [9]: в нерестовом стаде плотвы этим автором встречены особи в возрасте 10–12 лет. Возрастной состав плотвы Ивановского водохранилища сходен с таковым популяций плотвы Угличского и Шекснинского водохранилищ. Существенно отличается набор возрастных классов плотвы в Рыбинском водохранилище, где в уловах нередко встречаются особи в возрасте до 17 лет. Во всех водохра-

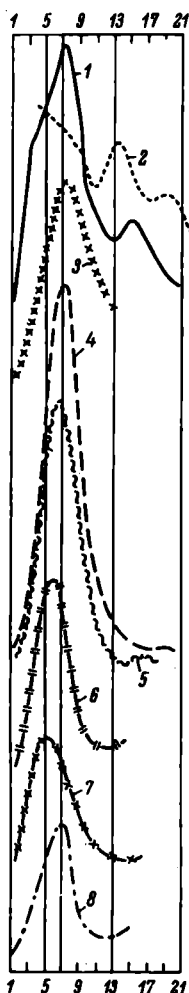


Рис. 55. Изменение величины уловов щуки в водохранилищах Волго-Камского каскада.

Водохранилища: 1 - Ивановское, 2 - Рыбинское, 3 - Шекснинское, 4 - Горьковское, 5 - Камское, 6 - Воткинское, 7 - Куйбышевское, 8 - Волгоградское. По оси абсцисс - годы от момента заполнения водохранилища.

нилищах до 6 лет плотва растет медленно. В Ивановском водохранилище приросты веса ее тела за сезон не превышают 20-30 г, в Шекснинском они достигают 50, тогда как в Рыбинском водохранилище в более позднем возрасте (8+ и старше) вес плотвы может увеличиться за лето даже на 100 г. Половозрелости плотва достигает рано. Как самцы, так и самки становятся половозрелыми уже на третьем году жизни.

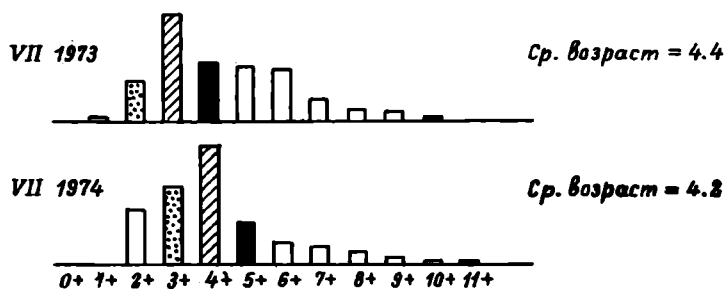
В нерестовом стаде щуки [9] максимальный возраст особей 8 лет, максимальная длина 75 см. В уловах преобладают как самцы, так и самки 3-5 лет. В популяции окуня встречаются особи в возрасте до 10 лет, имеющие максимальную длину 33 см. Значимость отдельных возрастных групп в уловах разных лет и орудий лова неодинакова: в заколах относительно одинаковую численность имеют 3-6-летки, тогда как в неводах доминирует группа 3 лет. Густера доживает до 11 лет при длине 27 см. В уловах наиболее многочисленны самки 5-6 лет и самцы в возрасте 3-4 лет. Красноперка в уловах встречается до 8 лет с преобладанием 3-5-леток. Наибольший размер пойманного половозрелого самца равен 20 см, вес 185 г; самки - 22 см, вес 250 г.

В нерестовом стаде уклей всего три возрастные группы - 3-5 лет с преобладанием 4-леток. Максимальный размер самцов 13,5 см, вес 40 г, самки 15 см, вес 45 г.

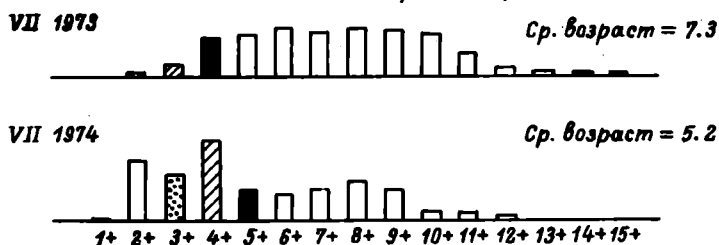
Наиболее полное представление об особенностях роста рыб в исследуемом водоеме дает сравнение материала, собранного в одни и те же годы и сроки (июль и сентябрь 1972-1974 гг.) одним и тем же орудием лова (трал) в Ивановском, Угличском, Рыбинском и Шекснинском водохранилищах.

В большинстве случаев лещ Ивановского водохранилища в соответствующем возрасте и в одни и те же годы наблюдений имел как вес, так и среднюю длину тела (\bar{l}) больше, чем в Рыбинском и Угличском, уступая только старшим возрастным группам леща из Белого озера (табл. 66, 67).

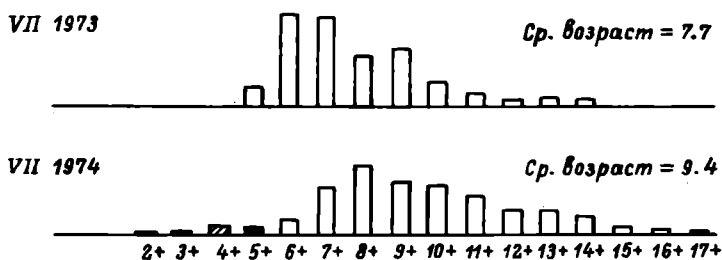
Иваньковское водохранилище



Угличское водохранилище



Рыбинское водохранилище



1 2 3

Рис. 56. Возрастная структура популяций леща в верхневолжских водохранилищах по траловым уловам.

1 - поколение 1971 г., 2 - поколение 1970 г., 3 - поколение 1969 г.

Возрастная структура популяций леща в траловых уловах в июле 1974 г.

Возраст	Иваньковское водохранилище		Угличское водохранилище		Рыбинское водохранилище	
	количество	%	количество	%	количество	%
2+(2)	454	15.4	12	1.3	1	0.1
3+(3)	642	21.8	35	3.7	9	0.8
4+(4)	982	33.3	97	10.3	24	2.1
5+(5)	351	11.9	107	11.4	20	1.7
6+(6)	196	6.6	124	13.2	44	3.8
7+(7)	144	4.9	113	12.0	150	12.9
8+(8)	103	3.5	125	13.3	219	18.9
9+(9)	52	1.7	122	13.0	170	14.6
10+(10)	20	0.7	111	11.8	156	13.5
11+(11)	5	0.2	59	6.3	125	10.8
12+(12)	1	-	23	2.4	78	6.7
13+(13)	-	-	8	0.9	77	6.6
14+(14)	-	-	2	0.2	56	4.8
15+(15)	-	-	2	0.2	18	1.6
16+(16)	-	-	-	-	11	0.9
17+(17)	-	-	-	-	3	0.2
Всего экз.:	2950	100	940	100	1181	100

Средний коэффициент упитанности по Фультону, рассчитанный для каждой возрастной группы по материалам 3 лет, также значительно выше у леща Иваньковского водохранилища (табл. 68). Характерной особенностью этой популяции является стабильность данного показателя в разных возрастных группах: за 3 года коэффициент упитанности в основном варьировал в пределах 2.23-2.25.

В то же время в одном и том же возрасте как длина тела, так и вес отдельных особей значительно варьируют. При вполне достоверных средних эти показатели могут перекрывать 3-4 и даже 5 возрастных групп, что определяет большую трансгрессию их рядов в смежных возрастных группах (рис. 57, 58).

Средняя длина тела леща в верхневолжских водохранилищах
(июль 1972–1974 гг.).

Возраст	Иваньков- ское (наши данные)	Иваньков- ское (1969 г., данные Ю.И и Е.А. Ня- коновых)	Угличское	Рыбинское	Шекснин- ское
2+(2)	142	105	112	128	-
3+(3)	155	152	137	154	-
4+(4)	177	179	167	182	171
5+(5)	215	209	197	211	185
6+(6)	248	250	225	231	203
7+(7)	265	274	241	255	236
8+(8)	291	297	254	273	288
9+(9)	304	322	266	300	312
10+(10)	325	344	287	319	344
11+(11)	341	407	296	339	358
12+(12)	375	434	315	356	-
13+(13)	-	462	315	368	-
14+(14)	-	490	325	387	-
15+(15)	-		310	399	-
16+(16)	-		-	402	-
17+(17)	-		-	412	-
Всего:	3217	1028	2328	1854	374

Популяции леща всех верхневолжских водохранилищ по сравнению с южными водоемами характеризуются в общем очень медленным ростом, поздним созреванием и большей продолжительностью жизни. Средние размеры возрастных групп очень близки друг к другу. Максимальные различия по весу не превышают 150–170 г, по длине тела – 20–30 мм.

Т а б л и ц а 87

Средний вес леща в верховолжских водохранилищах
(июль 1972, 1973, 1974 гг.)

Возраст	Иваньков- ское (наши данные)	Иваньков- ское (1969 г., данные Ю.И. и Е.А. Нико- норовых)	Угличское	Рыбинское	Шекснин- ское
2+(2)	83	30	36	40	-
3+(3)	88	70	60	74	-
4+(4)	129	114	106	124	106
5+(5)	232	187	167	212	198
6+(6)	342	324	252	287	164
7+(7)	415	433	306	368	309
8+(8)	553	566	356	449	510
9+(9)	632	729	413	593	669
10+(10)	806	867	492	751	872
11+(11)	970	1333	575	854	983
12+(12)	1125	1443	647	944	-
13+(13)	-	1648	619	1022	-
14+(14)	-	2069	-	1178	-
15+(15)	-	-	-	1300	-
16+(16)	-	-	-	1291	-
17+(17)	-	-	-	1390	-
Всего:	3217	1028	2328	1854	374

Кривые длины и веса наиболее сложны у леща Рыбинского водохранилища. Они многосвершинны, растянуты и очень сильно трансгрессируют смежные ряды, что, по-видимому, отражает гетерогенность происхождения популяции и большое разнообразие условий ее обитания. В Иваньковском водохранилище форма кривых проще. Это говорит о том, что популяция леща в Иваньковском водохранилище находится в лучших условиях, чем в Угличском и Рыбинском. Самки леща Иваньковского водохранилища впервые становятся полово-

Средняя упитанность леща по Фультону в верхневолжских водохранилищах (июль 1972, 1973, 1974 гг.)

Возраст	Иваньковское	Угличское	Рыбинское
2+(2)	2.04	2.15	1.79
3+(3)	2.26	2.23	1.97
4+(4)	2.27	2.22	2.12
5+(5)	2.33	2.19	2.27
6+(6)	2.23	2.20	2.27
7+(7)	2.23	2.19	2.18
8+(8)	2.24	2.18	2.21
9+(9)	2.25	2.19	2.21
10+(10)	2.37	2.09	2.23
11+(11)	2.03	2.22	2.18
12+(12)	2.13	2.27	2.10
13+(13)	-	2.08	2.06
14+(14)	-	-	2.08
15+(15)	-	-	2.05
16+(16)	-	-	1.99
17+(17)	-	-	1.99
Средняя упитанность	2.23	2.19	2.20
Всего:	3217	2328	1854

зрелыми обычно в возрасте 6+ лет. Однако в отдельные теплые годы, особенно если такому году предшествовали годы с высокой температурой и длинным вегетационным периодом, встречаются зрелые особи даже в возрасте 5+ лет. В Угличском и Рыбинском водохранилищах половое созревание самок происходит позже – на 8–9-м году. В Иваньковском водохранилище в таком возрасте все самки зрелые и участвуют в нересте.

Для иваньковского леща, как и для рыбинского, характерны пропуски производителями нереста, в результате чего в уловах наблюдаются яловые особи [124].

Таким образом, популяции леща Иваньковского водохранилища в отличие от рыбинской присущи многие черты, свойственные этому

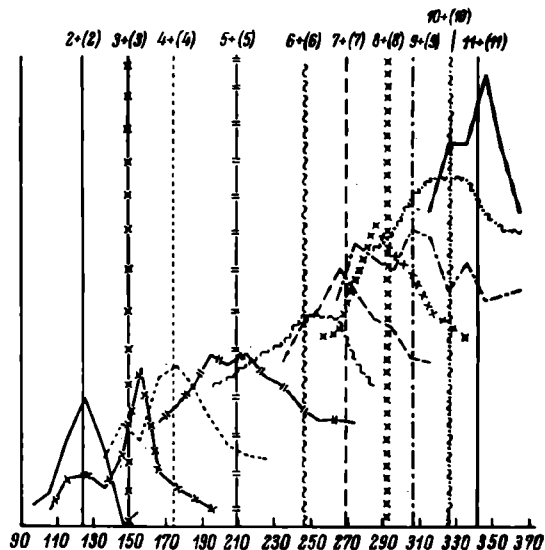


Рис. 57. Варьирование длины тела (мм) леща Иваньковского водохранилища в разных возрастных группах (по материалам траловых уловов в июле 1974 г.).

виду из более южных водоемов. Это различие обусловлено, вероятно, тем, что Иваньковское водохранилище расположено южнее, в зоне, где количество дней с температурой воздуха выше 15° больше, чем в районе Рыбинского водохранилища [54]. До некоторой степени может оказывать влияние и Конаковская ГРЭС.

Существует представление о „тугорослости“ леща Иваньковского водохранилища, которая якобы связана с переуплотнением его популяции в водоеме (большая численность, не соответствующая возможностям кормовой базы) и о необходимости так называемой „разрядки“ стада путем снижения промысловой меры и увеличения разрешенного прилова молоди. Данное представление могло возникнуть на основании большого количества мелкого неполовозрелого леща в неводных уловах и сравнительно малого количества крупного. Такая ситуация на Иваньковском водохранилище сложилась вследствие плохой организации промысла. Интенсивный лов рыбы исключительно мелкоячейными береговыми неводами не только подрывает состав и численность нерестового стада, но и не дает возможности мелкому лещу достигнуть нормальных товарных размеров. Между тем, как показывают приведенные выше материалы, ни о какой „тугорослости“ леща в Иваньковском водохранилище не может быть и речи. Здесь он растет лучше, чем в соседних верхневолжских водохранилищах. Более того, обилие защищенных мелководий и водной растительности дает возможность даже относительно не-

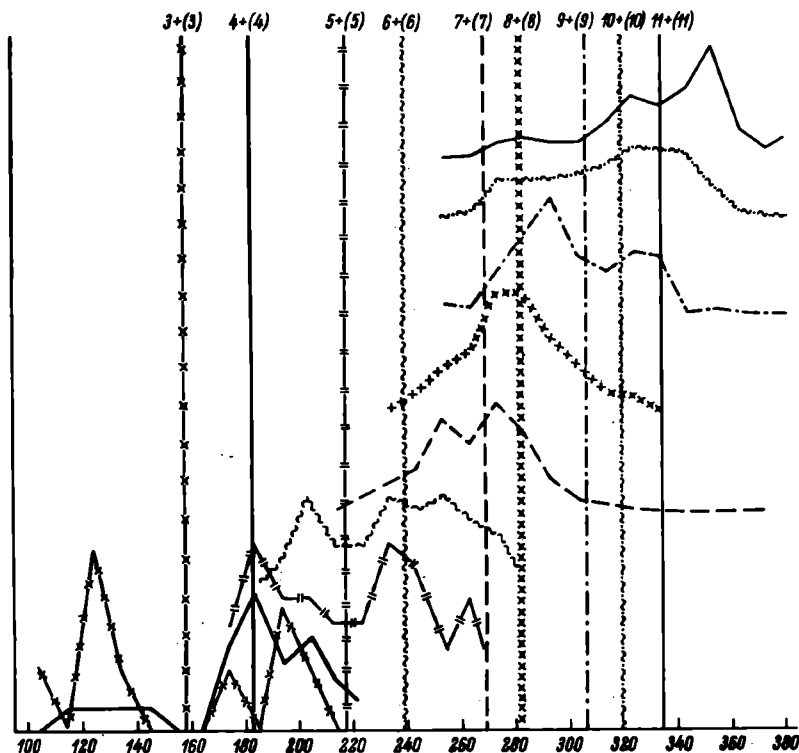


Рис. 58. Варьирование длины тела (мм) леща Рыбинского водохранилища в разных возрастных группах (по материалам траловых уловов в июле 1974 г.).

большому нерестовому стаду обеспечивать высокую численность ежегодного пополнения. Этот факт указывает на то, что из всех верхневолжских водохранилищ в Иваньковском экологические условия наиболее полно соответствуют биологическим особенностям леща, и при должном внимании он и здесь может давать высококачественную хозяйственную продукцию [124, 162].

Щука и особенно судак в настоящее время занимают скромное место в уловах [98, 121]. Эти виды представляют исключительную ценность как объекты промысла, спортивно-любительского лова и как биологические мелиораторы. Учитывая особенности Иваньковского водохранилища, мы, как и другие авторы [124], считаем, что численность этих видов необходимо и можно значительно повысить, доведя до промыслового уровня. Для этой цели должны быть использованы все меры воздействия: охрана запасов, регулирование вылова, увеличение приплода за счет любых рыбоводных мероприятий.

Остальные виды, в том числе и плотва, несмотря на относительно высокую численность, в этом водоеме являются малоценными и не представляют сколько-нибудь значительного рыбохозяйственного интереса.

В настоящее время на водохранилище не существует организованного рационального рыбного хозяйства. Никаких рыбоводных и мелиоративных мероприятий, способствующих воспроизводству ценных видов рыб, не проводится [121]. Деятельность промысловых организаций сводится исключительно к лову рыбы. В качестве промысловых орудий лова, как и прежде [80, 121, 129, 164], в основном используются береговые мелкочейные закидные невода. Русловые участки облавливаются только выше г. Конаково. В озерной же части лов производится в мелководных заливах, где в массе обитает молодь рыб. В результате неводами вылавливается громадное количество мелкого леща, который в 1973 г., по данным ихтиологических анализов [121], составлял 74.2% общего улова.

Учитывая спортивно-любительский лов рыбы и другие, не регистрируемые промысловой статистикой потери, общее изъятие рыбы в последнем десятилетии превышает 10 тыс. ц в год. Нерегистрируемая часть улова по отношению к промышленному в Ивановском водохранилище составляет не менее 150%. В результате с 1 га акватории водоема ежегодно изымается более 30 кг [121] что, с одной стороны, говорит о высокой продуктивности водохранилища, а с другой – об интенсивном ее использовании.

Как один из существенных моментов антропогенного воздействия на Ивановское водохранилище следует рассматривать деятельность Конаковской ГРЭС. Хотя оно не распространяется на весь водоем и имеет относительно локальный характер, но в зоне воздействия теплых вод заметны явные изменения в жизнедеятельности живых организмов.

Видовой состав рыб в зоне теплых вод мало отличается от такового других участков водохранилища. В этом районе наблюдается некоторое увеличение численности малоценных видов. Благодаря течению сюда привлекается молодь реофильных видов (жерех, елец, голавль, подуст) и несколько выше концентрация теплолюбивых рыб (краноперка, густера, укля [14, 124]).

В Мошковичском заливе нерест большинства видов рыб с весенним икрометанием отмечен на 5–10 дней (а в некоторые годы на 20–30 дней) раньше, чем в других участках водохранилища [10]. В этот период наблюдается миграция производителей в зону теплых вод из соседних районов водохранилища. Часть из них, адаптируясь к высоким температурам, задерживается здесь до конца лета. Для холодолюбивых видов рыб условия размножения и обитания в этой зоне неблагоприятны.

По данным Верхне-Волжского отделения ГосНИОРХ, в результате отрицательного воздействия ГРЭС на ихтиофауну водохранилища происходят гибель молоди рыб на решетках водозабора, усиление ее заражения паразитами в зоне теплых вод, несоответствие

между сроками готовности производителей рыб к нересту, нерестовыми температурами и уровнем режимом водоема, снижение темпа роста молоди большинства видов рыб при повышении температуры воды до 26-28° [14], загрязнение водохранилища различными вредными веществами [124, 190].

Положительным моментом работы ГРЭС является улучшение кислородного режима в зимний период в зоне подогрева и в прилегающей акватории водохранилища [58, 122, 124].

При решении вопросов, связанных с перспективным использованием Ивановского водохранилища под культурное рыбное хозяйство, необходимо исходить главным образом из уже сложившихся общих направлений использования водоема в народном хозяйстве и предполагаемых в ближайшее время.

Рыбное хозяйство как самостоятельный вид эксплуатации водоема в данном случае едва ли может занять в балансе общих интересов значительное место.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Иваньковское водохранилище в современных условиях используется в целях водоснабжения, водного транспорта, тепло- и гидроэнергетики, рыбного хозяйства и рекреации. Развитие народного хозяйства в бассейне водохранилища выдвигает перед наукой целый круг вопросов, связанных с охраной водоема от загрязнения, за-растания и пополнения его водных ресурсов.

Материалы, приведенные в монографии, позволяют дать общую характеристику водохранилища, его живого населения и протекающих в нём биологических процессов. Они показывают степень изученности водоема и выявляют слабые места в наших сведениях о нем, тем самым определяя направление и задачи исследований на перспективу.

Иваньковское водохранилище – водоем долинного типа, расположенный в южной части Верхневолжской низины, в подзоне смешанных лесов. Геоморфологические особенности затопленной территории определяют довольно сложную конфигурацию водохранилища, подразделяющегося на Иваньковский, Волжский и Шошинский плесы. Основную роль в наполнении и питании водохранилища играет Волга, которая дает около 60% поверхностного стока. В общем приходе воды в водохранилище поверхностный сток составляет 97%. В расходной части водного баланса на первом месте стоит сброс через гидроузел (83%), на втором – забор воды в канал им. Москвы (14%), головным сооружением которого является водохранилище. Небольшой объем водохранилища по сравнению с объемом поверхностного притока определяет интенсивную сменяемость вод водохранилища. Годовой его объем обновляется примерно за месяц. Средний месячный объем водохранилища в апреле обновляется от 2 до 10 раз в зависимости от объема половодья. Водохранилище осуществляет неполное сезонное регулирование стока. В годовом ходе уровня выделяются 3 характерных периода: весеннее наполнение, летне-осеннее стояние около НПУ, зимняя сработка. Высота подъема уровня в период весеннего наполнения в среднем за многолетие составляет около 5.5 м, сработка перед половодьем – 4.5, а в случае прогноза низкого половодья – 3–4 м.

Наибольшие скорости течения наблюдаются в водохранилище при пропуске половодья – 0.5–1.0 м/с. Значительная часть Волжско-

го плеса в это время выходит из подпора и имеет речной режим течений. В летне-осенний период средние по вертикали скорости течения колеблются от 0.1–0.4 м/с в зоне выклинивания подпора до 0.03–0.16 м/с в Иваньковском плесе. Температурный режим водоема ранней весной и зимой сходен с речным, летом и осенью – с озерным. Поступление в водоем дополнительного тепла со сбросными водами Конаковской ГРЭС существенно повлияло на изменение температурных условий на сравнительно небольшом участке Иваньковского плеса, примыкающем к месту выпуска подогретых вод.

Грунтовой комплекс водоема включает вторичные и трансформированные грунты. К вторичным грунтам относятся пески, илистые пески, песчанистые серые илы, серые илы и отложения из макрофитов, к трансформированным – разбухшие, обнаженные и заболоченные почвы. Интенсивность накопления вторичных отложений в среднем по водохранилищу составляет 2 мм/год, с колебаниями от 0 до 20 мм/год по отдельным участкам. Заиление идет темпами, типичными для равнинных водоемов лесной зоны.

Воды Иваньковского водохранилища маломинерализованы, относятся к гидрокарбонатно-кальциевому типу. По многолетним данным, сумма солей составляет в среднем 246 мг/л. Постепенное увеличение основных компонентов солевого состава от весны к зиме соответствует естественному повышению минерализации за счет возрастания роли грунтового питания главных притоков. Для вод весеннего поверхностного стока, заполняющих водохранилище, характерно высокое содержание окрашенных органических веществ. Весной, по многолетним данным, цветность воды Иваньковского водохранилища составляла 80 град., перманганатная окисляемость – 16.4 мг О/л, бихроматная – 36.5 мг О/л. Судя по соотношению C/N и интенсивности биохимического потребления кислорода, во всех плесах, за исключением Шошинского, преобладают гуминовые соединения. Воды Шошинского плеса отличаются повышенным содержанием автохтонного органического вещества.

В период вегетации среднее содержание растворенного кислорода в водохранилище колебалось от 7 до 9 мг/л, что отвечало 75–88% насыщения. Летом в придонных слоях концентрация кислорода может снижаться до десятых долей миллиграмма на литр, тогда как в поверхностном слое имеет место перенасыщение воды кислородом. Обычно периоды стратификации непродолжительны. Наиболее неблагоприятны условия в отношении содержания кислорода зимой. Однако в последние годы в связи с эксплуатацией Конаковской ГРЭС и уменьшением сработки водохранилища до 3 м зимний кислородный режим в озерном Иваньковском плесе заметно улучшился. Наиболее неблагоприятным остается Шошинский плес и участок Волжского плеса от устья Шоши до Мошковичского залива.

По многолетним данным, среднее содержание азота и фосфора в Иваньковском водохранилище заметно выше, чем в мезотрофном Рыбинском. Это обусловлено относительно высоким содержанием биогенов в весенних водах, заполняющих водохранилище, и непре-

равным пополнением запаса биогенов за счет поступления их в составе сточных вод г. Калинина. Влияние этих факторов в основном определяет сезонный ход изменения содержания общего азота и фосфора. Весной концентрации их в водохранилище составляли 1.32 мг N/л и 80 мкг P/л и соответствовали содержанию этих компонентов в Волге и Тверце. Летом под воздействием стоков концентрации увеличивались в среднем до 1.55 мг N/л и 100 мкг P/л. В Ивановском водохранилище, как и в Рыбинском, преобладает азот органический. Из минеральных форм преобладают нитраты, особенно весной. Летом содержание нитратного азота снижается, тогда как количество аммонийного азота, непрерывно пополняемое за счет деструкционных процессов, остается в среднем на уровне весенних значений. По-видимому, по этой же причине воды Ивановского водохранилища отличаются высоким содержанием минерального фосфора.

Сброс подогретых вод Конаковской ГРЭС практически не оказывает влияния на содержание биогенных элементов.

Воды высокопродуктивного Шошинского плеса в период вегетации содержат максимальное количество общего фосфора и легкогидролизуемого азота. Для этого плеса характерно низкое отношение C/N.

В основной части водохранилища среднее содержание кремния в течение вегетационного периода относительно стабильно - 1.1-1.5 мг Si/л. В Шошинском плесе наблюдается весенний и осенний минимум. Зимой во всех плесах количество кремния максимально - в среднем 6.2 мг Si/л. Содержание реактивного железа в водохранилище составляет 0.25 мг/л. Средние концентрации во всех плесах выражаются близкими величинами. Летом содержание железа колеблется в более широких пределах. Концентрации кремния и железа в сточных водах такие же, как и в водохранилище.

По сравнению с другими волжскими водохранилищами, которые по уровню биологических процессов соответствуют мезотрофным водоемам, Ивановское водохранилище можно отнести к мезотрофно-евтрофным. Это согласуется и с более высоким содержанием микроорганизмов. В среднем численность бактерий равна 3 млн/мл, но по акватории они распределены неравномерно в отличие, например, от Рыбинского водохранилища. В приплотинном участке общее количество бактерий составляет 2.3 млн/мл, а в Шошинском плесе достигает 5.3 млн/мл. Высокая численность бактерий согласуется с интенсивно протекающими здесь процессами деструкции органического вещества. В среднем за летний сезон в каждом литре воды разрушается 0.44 мг C/л в сутки органического вещества.

В открытых плесах количество сапрофитных бактерий колеблется в пределах 350 в миллилитре, из чего следует, что прямое загрязнение водоема бытовыми сточными водами не так уж велико. Жизнедеятельность сапрофитных бактерий обеспечивается в основном трансформацией автохтонного органического вещества. Процессы продукции и деструкции органического вещества в этом водоеме сбаланс-

рованы, хотя и протекают весьма интенсивно. В отдельных мелководных заливах накапливаются богатые органическим веществом донные отложения, где протекают бактериальные процессы его разложения с образованием метана и в небольшом количестве сероводорода.

В современном состоянии фитопланктон Иваньковского водохранилища может быть охарактеризован как озерно-прудовой со значительными продукционными возможностями и высокой флористической насыщенностью. В его составе обнаружено 611 видов, разновидностей и форм водорослей, из которых наиболее флористически богаты отделы *Chlorophyta* (230 таксонов) и *Bacillariophyta* (203 таксона).

Для фитопланктона Иваньковского водохранилища характерны высокое видовое разнообразие, обычная полидоминантность развивающихся фитоценозов, когда в сложении сообщества принимают участие водоросли многих видов из нескольких отделов (диатомовые, зеленые, пирифитовые, синезеленые), причем многочисленные руководящие формы часто развиваются в равных или не резко различающихся соотношениях. Все эти признаки заметно выделяют фитопланктон Иваньковского водохранилища среди водохранилищ Волжского каскада. К ним можно отнести также высокие показатели обилия фитопланктона при сравнительно слабом развитии синезеленых водорослей, которое начинает усиливаться лишь в самые последние годы.

Отмеченные особенности фитопланктона Иваньковского водохранилища наряду со сравнительно невысокими колебаниями обилия в разные годы наблюдений позволяют сделать вывод о том, что за три с лишним десятилетия существования водоема он достиг зрелых стадий экологической сукцессии и стабилизировался. Однако усиливающееся антропогенное воздействие может нарушить стабильность сложившегося планктонного фитоценоза. Некоторые признаки сдвига фитопланктона Иваньковского водохранилища в направлении к фитопланктону сильно эвтрофированного водоема можно отметить уже сейчас.

По показателям продуктивности фитопланктона (содержанию хлорофилла, интенсивности фотосинтеза в расчете на единицу объема воды) Иваньковское водохранилище опережает остальные водохранилища Волжского каскада. Особенно это заметно по хлорофиллу, концентрации которого в иваньковских водах измеряются в настоящее время величинами, близкими к типичным для эвтрофных водоемов.

Растительный покров мелководий Иваньковского водохранилища прошел сложный путь формирования и смен. В последний период происходят интенсивный процесс заболачивания литорали водоема с образованием сплави и превращение мелководий в непроходимые болотные топи. Одновременно наблюдается прогрессирующее зарастание водоема. Так, если в 1957 г. растительностью было занято 17% площади водохранилища, то в 1972 г. — 24%. Высшая водная

растительность создает огромную первичную продукцию, которая существенно влияет на круговорот веществ водоема, особенно его мелководных участков. При пересчете на единицу площади и объема водохранилища гидрофильная растительность ежегодно производит 165 г/м^2 или 48 мг/л органического вещества.

В разрушении и трансформации органического вещества в водохранилище большая роль наряду с бактериями принадлежит жгутиконосцам и инфузориям.

Зоофлагеллаты широко распространены в Ивановском водохранилище. Более того, здесь зарегистрированы максимальные из известных для других водоемов значения их численности и биомассы: 4747 тыс. экз./л и 0.367 мг/л . Наибольшая численность зоофлагеллат отмечена в июле-августе: в среднем для всего водохранилища 1260 тыс. экз./л с биомассой 0.079 мг/л . Наблюдается изменение численности и биомассы в зависимости от сезона по основным группам зоофлагеллат. Весной и осенью максимальные значения численности и биомассы отмечены у воротничковых жгутиконосцев (*Choanoflagellida*), летом главенствующую роль начинают играть представители отрядов *Kinetoplastida* и *Bicosoecida*. Следует отметить, что почти все представители отрядов *Choanoflagellida* и *Bicosoecida*, обнаруженные в планктоне водохранилища, являются прикрепленными формами, а в качестве субстрата чаще всего используют диатомовые водоросли (*Stephanodiscus*, *Melosira*, *Asterionella*).

Рассматривая распространение зоофлагеллат по акватории водоема, можно отметить, что наибольшие показатели численности и биомассы приурочены к двум участкам: Волжскому плесу (от г. Калинин до устья р. Шоши) и Шошинскому плесу. Теплый Мошковичский залив по численности и видовому разнообразию жгутиконосцев отличается от других участков водохранилища мало.

Видовой состав зоофлагеллат довольно однообразен. Обнаружены представители 4 отрядов, всего 37 видов. Какой-либо приуроченности тех или иных видов к определенным участкам водохранилища не отмечено. Все встреченные виды – широкораспространенные формы, характеризующие мезосапробные водоемы.

В водохранилище обнаружено 96 видов инфузорий, среди них преобладают представители *Holotricha* (45%), *Spirotricha* (34%) и *Peritricha* (21%). В сезонной динамике развития отмечено два пика: наибольший – в мае, менее значительный – в конце лета. Во время весеннего пика развития численность инфузорий в открытой части водохранилища может достигать 10 млн экз./м^3 с биомассой 2 г/м^3 . Массовое развитие инфузорий в этот период, очевидно, связано с поступлением с паводком органического вещества. С прогреванием воды отмечена смена видового состава, резко увеличивается число инфузорий-эпибionтов (на синезеленых водорослях и зоопланктоне).

Инфузории, обнаруженные в Ивановском водохранилище, характерны для многих пресноводных водоемов земного шара. Среди

волжских водохранилищ данный водоем наиболее продуктивен, а весной биомасса инфузорий значительно выше таковой метазоны зоопланктона. По отдельным участкам водохранилища инфузории распространены неравномерно. Во все сезоны наиболее бедным оказывается Верхне-Волжский плес, а наиболее богатыми – Шошинский и Ивановский. В заросших водной растительностью мелководьях численность инфузорий выше, а видовой состав разнообразнее.

Видовой состав зоопланктона за все время существования водохранилища не претерпел существенных изменений. Это произошло благодаря сохранению в водоеме широкого диапазона экологических условий: от полноводной реки (верхний Волжский участок Волжского плеса), где до сих пор существуют речные формы и зоопланктон носит реофильные черты, до озеровидного Ивановского плеса с типичными пелагическими комплексами.

Каждый из трех плесов водохранилища неоднороден по характеру зоопланктона. На протяжении Волжского плеса он изменяется от речного до пелагического, в Шошинском – от речного до прудового. В Ивановском плесе, населенном озерными видами, в настоящее время обособилась зона влияния сбросных вод Конаковской ГРЭС, где видовой состав и распределение зоопланктона своеобразны.

Сезонная динамика зоопланктона Ивановского водохранилища имеет некоторые особенности. Минимальные значения биомассы отмечены в марте и в начале апреля до вскрытия водоема при резком падении уровня, сопровождающемся скатом с заросших мелководий в русло вод, почти лишенных кислорода. С наступлением весны количество зоопланктона нарастает очень быстро. Весенний максимум численности образуют *Keratella cochlearis* и *Bosmina longirostris*. Основу летней биомассы составляют *Daphnia cucullata*, *D. cristata*, *D. longispina*, *Leptodora*, *Mesocyclops leyskarti*. Летом численность зоопланктона ниже, чем весной, но благодаря присутствию крупных тяжелых *Cladocera* биомасса и кормовые значения его велики.

Иваньковское как самое продуктивное водохранилище Волжского каскада характеризуется высокими количественными показателями зоопланктона. Оно значительно продуктивнее Рыбинского водохранилища, особенно его пелагических районов, а также Волжского плеса.

Повышение общего количества зоопланктона, массовое размножение босмин, появление моин по всему водоему – все эти показатели характеризуют начавшийся в настоящее время процесс антропогенного эвтрофирования Ивановского водохранилища.

Иваньковское водохранилище обладает наиболее богатым бентосом среди всех крупных водохранилищ Волго-Камского каскада.

Биомасса такой величины, которая характерна для Ивановского водохранилища в целом или для его нижней части (порядка 10–15 г/м²), в других водохранилищах встречается только на руслах в примыкающих к рекам предустьевых участках.

В настоящее время в результате эвтрофирования водохранилища происходит возрастание общей биомассы и некоторое изменение состава фауны.

Для формирования ихтиофауны Ивановского водохранилища определяющими моментами послужили относительно стабильный уровень воды в летний период и исключительное обилие защищенных мелководий. В настоящее время в нем встречается 33 вида рыб. Из них 27 видов местных, а остальные вселены в различные сроки. Наиболее многочисленно семейство карповых – 17 видов. Первое место по численности и хозяйственному значению занимает лещ.

Обилие водной растительности определило широкое развитие группы фитофильных видов рыб, которые в сумме составляют около 82%. Остальные экологические группы представлены 1–2 видами.

По характеру питания преобладают бентофаги – 82.4%. Хищники и планктофаги сравнительно малочисленны.

Процесс становления численности и биомассы ихтиофауны в Ивановском водохранилище подчиняется общим закономерностям, характерным для всех волжско-камских водохранилищ. За подъемом величины уловов в первый период формирования водоема следовало их снижение, а затем произошла относительная стабилизация на более низком уровне. Численность отдельных поколений не лимитируется нерестилищами и уровнем режимом, а зависит главным образом от погодных условий в период размножения рыб и развития их личинок.

Продолжительность жизни ряда видов рыб (лещ, плотва, судак, щука) в Ивановском водохранилище короче, чем в других верхне-волжских водохранилищах. Соответственно иные и другие параметры возрастной структуры их популяций. Для популяции леща характерен более высокий по сравнению с Угличским и Рыбинским водохранилищами темп линейного и весового роста, что обусловлено, по-видимому, климатическими особенностями региона, в котором расположено Ивановское водохранилище.

Рыбопродуктивность водохранилища довольно высока. С 1 га акватории водоема изымается более 30 кг рыбы. Ее общий улов в последнее десятилетие превышает 10 тыс. ц в год. Однако в настоящее время на водохранилище не существует организованного рационального рыбного хозяйства. Деятельность рыбопромысловых организаций сводится исключительно к лову рыбы. Промысел, как и прежде, ведется в основном береговыми мелководными закидными неводами. В результате из водоема вылавливается большое количество мелкого неполовозрелого леща, не имеющего особой хозяйственной ценности. В 1973 г., например, он составил более 74% от общего улова. Доля хозяйственно ценных рыб в общем улове сравнительно мала.

Анализ всех звеньев трофической цепи приводит к выводу, что рыбное хозяйство как самостоятельный вид эксплуатации водохранилища едва ли может занять в общих интересах значительное место. Проведение дорогостоящих мероприятий по повышению его рыбопродуктивности трудно осуществимо и вряд ли целесообразно. Домини-

рующее положение на Ивановском водохранилище должно занять спортивно-любительское рыболовство, базирующееся в основном на хищных видах рыб. В плане интенсификации рыбохозяйственного использования водоема можно рекомендовать лишь частные мероприятия по мелиорации мелководий с целью улучшения нерестилищ и строительство нерестово-выростных хозяйств. Не исключено создание прудовых хозяйств, в частности с использованием подогретых вод Конаковской ГРЭС для товарного рыбоводства.

Ивановское водохранилище – водоем многоцелевого назначения, однако в современных условиях имеет первостепенное значение как источник водоснабжения г. Москвы. Ухудшение качества воды в нем может происходить не только в результате сброса вредных веществ, но и вследствие эвтрофирования. Ивановское водохранилище особенно подвержено этой опасности, так как на большей части его отчетливо выражены черты озерности, в нем больше, чем в других волжских водохранилищах, зарастаемость высшей водной растительностью, оно является приемником подогретых вод мощной тепловой электростанции.

Влияние сброса подогретых вод Конаковской ГРЭС прослеживается на всех звеньях экосистемы водохранилища локально. В зоне сильного подогрева происходит быстрое нарастание числа сапрофитных бактерий и других показателей обилия органических веществ и микрофлоры (БПК, окисляемость, деструкция, бактериальная продукция). Фитопланктон изменяется мало. Интенсивность фотосинтеза фитопланктона при повышении температуры до 25–30° возрастает, а затем снижается. В придонных слоях зоны сильного подогрева зоопланктон образует необычайно высокие концентрации. Макрофиты начинают раньше вегетировать, но генеративная фаза и отмирание наступают также раньше, вторая генерация отсутствует. Деструкционные и продукционные процессы более интенсивны. В конце лета величина чистой продукции макрофитов значительно выше, чем за пределами зоны подогрева. Общая биомасса микрофитобентоса увеличивается в 1.5–2 раза, а зообентос заметно обеднен. Наблюдается более быстрое заиливание субстратов эпифауной. Поступление теплых вод обеспечивает в зоне их влияния более ранние сроки нереста и подращивание молоди рыб для создания более длительного периода нагула.

Зона влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС на отдельных звеньях экосистемы водохранилища прослеживается в радиусе 10–12 км от их выпуска в водоем.

В настоящее время не представляется возможности произвести расчет энергетического баланса Ивановского водохранилища и оценить естественное самоочищение воды от бытовых и промышленных загрязнений. Поэтому в отношении охраны качества воды можно рекомендовать применение в водоохранной зоне водохранилища наиболее строгих защитных мероприятий, строительство очистных сооружений, улавливающих соединения фосфора и не допускающих их поступление в водоем, ограничение, а в дальнейшем запрещение

строительства на берегах водохранилища и на водосборе предприятий нефтеперерабатывающей, химической, целлюлозно-бумажной промышленности и других подобных производств, довести очистку бытовых и промышленных вод предприятий городов и крупных населенных пунктов до кондиций, предусматриваемых санитарной инспекцией.

При планировании любых хозяйственных мероприятий в бассейне Ивановского водохранилища необходимо учитывать, что оно является основным источником питьевого водоснабжения г. Москвы.

Обобщение результатов исследований, выполненных на Ивановском водохранилище, выявило слабые стороны изученности взаимоотношений водных организмов. Функционирование экосистемы показало недостаточность данных для расчета энергетического баланса и составления прогноза возможных изменений качества воды.

Намечаются следующие важнейшие вопросы по дальнейшему изучению Ивановского водохранилища.

Выявление всей сложности взаимоотношений водоема с окружающей средой и хозяйственной деятельностью на водосборе. Количественная оценка влияний изменений на водосборе на продуктивность и качество воды водохранилища.

Изучение жизненных циклов, экологии и физиологии руководящих видов фитопланктона, доминантных видов высшей водной растительности, их взаимоотношений с бактериальным населением водохранилища.

Для расчета энергетического баланса требуется дальнейшее изучение роли второго и третьего уровней трофических связей: видового состава, циклов развития, продукции простейших водных беспозвоночных, рыбного населения, количественной оценки роли отдельных факторов в круговороте веществ.

Поскольку естественное самоочищение воды служит мощным фактором улучшения ее качества и в основе его лежат биологические процессы, изучение закономерностей процесса самоочищения и роли в нем всех трофических уровней должно быть в центре внимания исследователей.

П Р И Л О Ж Е Н И Е

СПИСКИ ВИДОВ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

ВОДОРΟΣЛИ

СYANOPHYTA

C h r o o c o c c a l e s

Dactylococcopsis acicularis Lemm., *D. irregularis* G.M. Smith, *Holopedia geminata* Lagerh., *Merismopedia tenuissima* Lemm., *M. punctata* Meyen f. *punctata*, *M. punctata* f. *arctica* Kossinsk., *M. glauca* (Ehr.) Näg. f. *glauca*, *M. elegans* A.Br., *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend Elenk. f. *aeruginosa*, *M. aeruginosa* f. *flos-aquae* (Wittr.) Elenk., *M. aeruginosa* f. *pseudofilamentosa* (Crow) Elenk., *M. aeruginosa* f. *sphaerodictyoides* Elenk., *M. viridis* (A. Br.) Elenk., *M. pulvereae* (Wood) Forti emend. Elenk. f. *pulvereae*, *M. pulvereae* f. *incerta* (Lemm.) Elenk., *M. pulvereae* f. *conferta* (W. et G. West) Elenk., *M. pulvereae* f. *planctonica* (G.M. Smith) Elenk., *M. pulvereae* f. *minor* (Lemm.) Hollerb., *M. pulvereae* f. *prasina* (Wittr.) Hollerb., *M. grevillei* (Hass.) Elenk. f. *grevillei*, *M. grevillei* f. *pulchra* (Kütz.) Elenk., *Aphanothece stagnina* (Spreng.) B.-Peters. et Geitl. f. *stagnina*, *A. clathrata* W. et. G. West f. *clathrata*, *Gloeocapsa turgida* (Kütz.) Hollerb. f. *turgida*, *G. minuta* (Kütz.) Hollerb. f. *minuta*, *G. limnetica* (Lemm.) Hollerb. f. *limnetica*, *G. limnetica* f. *distans* (G.M. Smith) Hollerb., *G. minor* (Kütz.) Hollerb. f. *minor*, *G. minima* (Keissl.) Hollerb., *G. minima* f. *smithii* Hollerb., *G. vacuolata* (Skuja) Hollerb., *Coelosphaerium dubium* Grun., *C. kuetzingianum* Näg. f. *kuetzingianum*, *Gomphosphaeria aponina* Kütz. f. *aponina*, *G. lacustris* Chod. f. *lacustris*, *G. lacustris* f. *compacta* (Lemm.) Elenk., *Woronichinia naegeliana* (Ung.) Elenk.

N o s t o c a l e s

Stratonostoc linckia (Roth) Elenk. f. *linckia*, *Anabaena variabilis* Kütz., *A. spiroides* Kleb. f. *spiroides*, *A. spiroides* f. *contorta* (Kleb.) Elenk., *A. spiroides* f. *meyeriana* (Meyer) Elenk., *A. scheremetievi* Elenk. f. *scheremetievi*, *A. scheremetievi* f. *rotundospora* Elenk., *A. scheremetievi* f. *ovalispora* Elenk., *A. solitaria* Kleb., *A. flos-aquae* (Lyngb.) Bréb. f. *flos-aquae*, *A. flos-aquae* f. *spiroides* (Woronich.) Elenk., *A. hassalii* (Kütz.) Wittr. f. *hassalii*, *A. lemmermannii* P. Richt., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs f. *flos-aquae*, *A. issatschenkoi* (Usacz.) Pr.-Lavr., *Gloeotrichia echinulata* (J.S. Smith) P. Richt.

O s c i l l a t o r i a l e s

Pseudanabaena galeata Böcher f. *galeata*, *Oscillatoria ornata* f. *planctonica* Elenk., *O. limosa* Ag., *O. mougeotii* (Kütz.) Forti f. *mougeotii*, *O. planctonica* Wolosz. f. *planctonica*, *O. tenuis* Ag. f. *tenuis*, *O. simplicissima* Gom., *O. amphibia* f. *tenuis* (Anissim.) Elenk., *O. redekei* van Goor f. *redekei*, *O. agardhii* Gom f. *agardhii*, *O. agardhii* f. *aequicrassa* Elenk., *Phormidium mucicola* Hub.-Pestalozzi et Naum., *Ph. molle* (Kütz.) Gom. f. *molle*, *Lyngbya contorta* Lemm., *L. limnetica* Lemm., *L. hieronymusii* Lemm., *L. kuetzingii* f. *ucrainica* (Schirsch.) Elenk.

CHRY SOPHYTA

C h r o m u l i n a l e s

Chrysococcus punctiformis Pasch., *Ch. rufescens* Klebs var. *rufescens*, *Ch. biporus* Skuja, *Ch. triporus* Matv., *Stenokalyx monilifera* Schmid, *S. cylindrica* Schmid, *Kephyrion rubri-claustri* Conr., *K. spirale* (Lack.) Conr., *Mallomonas acrocomos* Ruttn. var. *acrocomos*, *M. caudata* Iwan., *M. acaroides* Perty var. *acaroides*, *M. acaroides* var. *inermis* Fott., *M. tonsurata* Teil. var. *tonsurata*, *M. punctifera* Korsch., *M. crassisquama* (Asmund) Fott, *M. monograptus* Harris et Bradley.

O c h r o m o n o d a l e s

Uroglena volvox Ehr., *Uroglenopsis americana* (Calk.) Lemm., *Dinobryon korschikovii* f. *glabra* (Korsch.) Matv., *D. sertularia* Ehr. var. *sertularia*, *D. sociale* Ehr. var. *sociale*, *D. bavaricum* Imhof var. *bavaricum*, *D. divergens* Imhof var. *divergens*, *Pseudokephyrion schilleri* Contr., *Synura uvella* Ehr. emend. Korsch., *S. spinosa* Korsch. f. *spinosa*, *S. sphagnicola* (Korsch.) Korsch., *S. petersenii* Korsch. f. *petersenii*.

BACILLARIOPHYTA

D i s c i n a l e s

Melosira varians Ag., *M. islandica* O. Müll. subsp. *islandica*, *M. islandica* subsp. *helvetica* O. Müll., *M. distans* (Ehr.) Kütz. var. *distans*, *M. distans* var. *alpigena* Grun., *M. distans* var. *lirata* f. *lacustris* (Grun.) Bethge, *M. granulata* (Ehr.) Ralfs var. *granulata* f. *granulata*, *M. granulata* var. *granulata* f. *curvata* (Grun.) Hust., *M. granulata* var. *angustissima* (O. Müll.) Hust. f. *angustissima*, *M. granulata* var. *angustissima* f. *curvata* O. Müll., *M. italica* (Ehr.) Kütz. var. *italica* f. *italica*, *M. italica* var. *italica* f. *curvata* Pant., *M. italica* var. *tenuissima* (Grun.) O. Müll., *M. italica* var. *valida* (Grun.) Hust., *M. italica* subsp. *subarctica* O. Müll. f. *subarctica*, *M. italica* subsp. *subarctica* f. *curvata* Hust., *M. ambigua* (Grun.) O. Müll., *Cyclotella kuetzingiana* Thw. var. *kuetzingiana*, *C. comensis* Grun., *C. meneghiniana* Kütz., *C. stelligera* Cl. et Grun., *C. pseudostelligera* Hust., *C. operculata* (Ag.) Kütz., *C. comta* (Ehr.) Kütz. var. *comta*, *C. comta* var. *glabriuscula* Grun., *C. comta* var. *oligactis* (Ehr.) Grun., *Stephanodiscus dubius* (Fricke) Hust. var. *dubius*, *S. dubius* var. *dispersus* Cl.-Eul., *S. astraea* (Ehr.) Grun. var. *astraea*, *S. astraea* var. *minutulus* (Kütz.) Grun., *S. astraea* var. *intermedius* Fricke, *S. hantzschii* Grun. var. *hantzschii*, *S. hantzschii* var. *pusillus* Grun., *S. invisitatus* Hohn et Hellrman, *S. subtilis* (V. Goor.) A. Cl., *S. binderanus* (Kütz.) Krieg., *S. tenuis* Hust., *S. alpinus* Hust.

S o l e n i a l e s

Rhizosolenia longiseta Zach.

B i d d u l p h i a l e s

Attheya zachariasii Brun.

A r a p h i n a l e s

Tabellaria fenestrata (Lyngb.) Kütz. var. *fenestrata*, *T. fenestrata* var. *intermedia* Grun., *T. fenestrata* var. *geniculata* Cl., *T. fenestrata* var. *asterionelloides* Grun., *T. flocculosa* (Roth) Kütz., *Meridion circulare* (Grev.) Ag. var. *circulare*, *M. circulare* var. *constrictum* (Ralfs) V.H., *Diatoma vulgare* Bory var. *vulgare*, *D. vulgare* var. *ovale* (Fricke) Hust., *D. vulgare* var. *breve* Grun., *D. elongatum* (Lyngb.) Ag. var. *elongatum*, *D. elongatum* var. *tenue* (Ag.) V.H., *D. elongatum* var. *pachycephalum* Grun., *D. hiemale* (Lyngb.) Heib., *Opephora martyi* Herib. var. *martyi*, *Fragilaria crotonensis* Kitt., *F. capucina* Desm. var. *capucina*, *F. capucina* var. *mesolepta* Rabenh., *F. intermedia* Grun. var. *intermedia*, *F. virescens* Ralfs, *F. constricta* var. *trinodis* (Hust.) Pr.-Lavr., *F. leptostauron* (Ehr.) Hust. var. *leptostauron*, *F. leptostauron* var. *dubia* Grun., *F. inflata* (Heid.) Hust. var. *inflata*, *F. construens* (Ehr.) Grun. var. *construens*, *F. construens* var. *venter* (Ehr.) Grun., *F. construens* var. *subsalina* Hust., *F. pinnata* Ehr. var. *pinnata*, *F. pinnata* var. *lancettula* (Schum.) Hust., *Ceratoneis arcus* (Ehr.) Kütz., *Synedra berolinensis* Lemm., *S. actinastroides* Lemm., *S. pulchella* (Ralfs) Kütz., *S. vaucheriae* Kütz. var. *vaucheriae*, *S. vaucheriae* var. *capitellata* Grun., *S. ulna* (Nitzsch.) Ehr. var. *ulna*, *S. ulna* var. *aequalis* (Kütz.) Hust., *S. ulna* var. *danica* Kütz., *S. capitata* Ehr., *S. acus* Kütz. var. *acus*, *S. acus* var. *radians* Kütz., *S. acus* var. *angustissima* Grun., *S. parasitica* (W. Sm.) Hust. var. *parasitica*, *S. parasitica* var. *subconstricta* Grun., *S. rumpens* Kütz. var. *rumpens*, *S. rumpens* var. *meneghiniana* Grun., *S. rumpens* var. *familiaris* (Kütz.) Grun., *S. tabulata* (Ag.) Kütz. var. *tabulata*, *Asterionella formosa* Hass. var. *formosa*, *A. gracillima* (Hantzsch.) Heib.

Eunotia lunaris (Ehr.) Grun. var. *lunaris*, Eu. *tenella* (Grun.) Hust., Eu. *fallax* A. Cl. var. *fallax*, Eu. *gracilis* (Ehr.) Rabenh., Eu. *parallela* Ehr., Eu. *praerupta* Ehr. var. *praerupta*, Cocconeis *placentula* Ehr. var. *placentula*, C. *placentula* var. *intermedia* (Herib. et Perag.) Cl., C. *placentula* var. *euglypta* (Ehr.) Cl., *Achnanthes hungarica* Grun., A. *lanceolata* (Breb.) Grun. f. *lanceolata*, A. *lanceolata* f. *capitata* O. Müll., A. *lanceolata* var. *rostrata* (Östr.) Hust., A. *lanceolata* var. *elliptica* Cl., *Rhoicosphenia curvata* (Kütz.) Grun., *Amphipleura pellucida* Kütz., *Stauroneis anceps* Ehr. f. *anceps*, S. *smithii* Grun. var. *smithii*, *Navicula cuspidata* var. *ambigua* (Ehr.) Grun., N. *muralis* Grun., N. *cryptocephala* Kütz. var. *cryptocephala*, N. *cryptocephala* var. *intermedia* Grun., N. *cryptocephala* var. *lata* Poretzky et Anisim., N. *cryptocephala* var. *veneta* (Kütz.) Grun., N. *hungarica* Grun. var. *hungarica*, N. *hungarica* var. *capitata* Cl., N. *cincta* (Ehr.) Kütz., N. *cincta* var. *heufleri* Grun., N. *radiosa* Kütz. var. *radiosa*, N. *pseudogracilis* Skv., N. *peregrina* (Ehr.) Kütz. var. *peregrina*, N. *peregrina* var. *asiatica* Skv., N. *peregrina* var. *lanceolata* Skv., N. *menisculus* Schum., N. *anglica* Ralfs var. *anglica*, N. *diluviana* Krasske, N. *placentula* (Ehr.) Grun. f. *placentula*, N. *gastrum* Ehr. var. *gastrum*, N. *exigua* (Greg.) O. Müll. var. *exigua*, N. *exigua* var. *elliptica* Hust., N. *dicephala* W. Sm., N. *scutelloides* W. Sm. var. *scutelloides*, *Pinnularia gracillima* Greg., P. *fasciata* (Lagerst.) Hust., P. *mesolepta* (Ehr.) W. Sm. f. *mesolepta*, P. *globiceps* Greg. var. *globiceps*, P. *globiceps* var. *krockei* Grun., P. *microstauron* (Ehr.) Cl. var. *microstauron*, P. *microstauron* var. *brebissonii* (Kütz.) Hust., P. *episcopalis* Cl., P. *intermedia* Lagerst., *Neidium dubium* (Ehr.) Cl., *Caloneis silicula* (Ehr.) Cl. var. *silicula*, C. *ladogensis* Cl., *Gyrosigma acuminatum* (Kütz.) Rabenh. var. *acuminatum*, G. *acuminatum* var. *lacustre* Meist., G. *acuminatum* var. *gallicum* Grun., G. *attenuatum* (Kütz.) Rabenh., *Amphiprora ornata* Bail., *Amphora ovalis* Kütz. var. *ovalis*, *Cymbella turgida* (Greg.) Cl., C. *ventricosa* Kütz. var. *ventricosa*, C. *ventricosa* var. *ovata* Grun., C. *ventricosa* var. *silesiaca* (Bleisch) A. Cl., C. *cistula* (Hemp.) Grun. var. *cistula*, C. *lanceolata* (Ehr.) V.H. var. *lanceolata*, C. *tumida* (Breb.) V.H. var. *tumida*, *Gomphonema acuminatum* Ehr. var. *acuminatum*, G. *acuminatum* var. *coronatum* (Ehr.) W.Sm., G. *augur* Ehr. var. *augur*, G. *parvulum* (Kütz.) Grun. var. *parvulum*, G. *parvulum*

var. subellipticum Cl., *G. lanceolatum* Ehr. var. *lanceolatum*, *G. constrictum* Ehr. var. *constrictum*, *G. constrictum* var. *capitatum* (Ehr.) Cl. f. *capitatum*, *G. olivaceum* (Lyngb.) Kütz. var. *olivaceum*, *Epithemia zebra* (Ehr.) Kütz. var. *zebra*, *E. zebra* var. *saxonica* (Kütz.) Grun., *E. turgida* (Ehr.) Kütz. var. *turgida*, *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun. f. *amphioxys*, *H. amphioxys* f. *capitata* O. Müll., *Nitzschia angustata* (W.Sm.) Grun. var. *angustata*, *N. sinuata* (W.Sm.) Grun. var. *sinuata*, *N. sinuata* var. *tabellaria* Grun., *N. frustulum* (Kütz.) Grun. var. *frustulum*, *N. fonticola* Grun. var. *fonticola*, *N. palea* (Kütz.) W.Sm. var. *palea*, *N. palea* var. *capitata* Wisl. et Poretzky, *N. kuetzingiana* Hilse, *N. holsatica* Hust., *N. gracilis* Hantzsch var. *gracilis*, *N. vermicularis* (Kütz.) Grun., *N. acicularis* W.Sm. var. *acicularis*, *Cymatopleura solea* (Breb.) W.Sm. var. *solea*, *C. solea* var. *gracilis* Grun., *C. solea* var. *regula* (Ehr.) Grun., *C. elliptica* (Breb.) W.Sm. var. *elliptica*, *C. elliptica* var. *nobilis* (Hantzsch) Hust., *C. elliptica* var. *hibernica* (W.Sm.) Hust., *Surirella biseriata* Breb. var. *biseriata*, *S. biseriata* var. *bifrons* (Ehr.) Hust. f. *bifrons*, *S. biseriata* var. *rostrata* Schulz, *S. gracilis* (W.Sm.) Grun., *S. angustata* Kütz. var. *angustata*, *S. angustata* var. *constricta* Hust., *S. angustata* var. *curta* Skv., *S. ovata* Kütz. var. *ovata*, *S. ovata* var. *crumena* (Breb.) W.H., *S. ovata* var. *pinnata* (W.Sm.) Hust., *S. ovata* var. *salina* (W.Sm.) Hust., *S. ovata* var. *pseudopinnata* A. Mayer, *Campylodiscus noricus* Ehr. var. *noricus*, *C. noricus* var. *hibernicus* (Ehr.) Grun.

XANTHOPYTA

Heterococcales

Pseudostaurastrum hastatum (Reinsch) Chod., *Pseudopolyedriopsis skujae* Hollerb., *Centritractus africanus* Fritsch et Rich, *Ophiocytium lagerheimii* Lemm., *O. capitatum* Wolle f. *capitatum*.

Tribonematales

Tribonema affine G. West, *T. vulgare* Pasch.

PYRROPHYTA

Cryptomonadales

Cryptochrysis minor Nyg., *Chroomonas acuta* Uterm., *Cryptomonas obovata* Skuja, *C. rufescens* Skuja, *C. marssonii* Skuja, *C. reflexa* (Marsson) Skuja, *C. gracilis* Skuja, *C. caudata* Schiller, *C. brevis* Schiller, *C. erosa* Ehr., *C. ovata* Ehr., *C. ovata* var. *curvata* (Ehr.) Lemm., *C. nasuta* Pasch.

Gymnodiniales

Gymnodinium sp. sp., *Gymnodinium aeruginosum* Stein.

Peridinales

Glenodinium penardii Lemm. f. *penardii*, *G. quadridens* (Stein) Schiller, *G. gymnodinium* Penard, *Glenodinium* sp. sp., *Peridinium* sp. sp., *Ceratium hirundinella* (O.F. M.) Bergh.

EUGLENOPHYTA

Euglenales

Trachelomonas volvocina Ehr. var. *volvocina*, *T. volvocina* var. *punctata* Playf., *T. volvocina* var. *subglobosa* Lemm. emend. Swir., *T. ornata* (Swir.) Skv., *T. volvocinopsis* Swir. f. *volvocinopsis*, *T. volvocinopsis* var. *punctata* (Roll) Popova, *T. woycickii* Koczw. f. *woycickii*, *T. verrucosa* Stokes var. *verrucosa*, *T. intermedia* Dang. f. *intermedia*, *T. oblonga* var. *punctata* Lemm., *T. oblonga* var. *pulcherrima* (Playf.) Popova, *T. oblonga* var. *ovalis* (Playf.) Popova f. *ovalis*, *T. ampulliformis* Roll., *T. hispida* (Perty) Stein emend. Defl. var. *hispida*, *T. bacillifera* var. *minima* Playf. f. *minima*, *T. wermelii* Skv., *T. abrupta* Swir. var. *abrupta*, *T. abrupta* var. *obesa* (Playf.) Defl., *T. lacustris* Drez. emend. Balech var. *lacustris*, *T. rotunda* Swir., *T. planctonica* Swir. f. *planctonica*, *T. manginii* Defl. f. *manginii*, *T. caudata* (Ehr.) Stein var. *caudata*, *T. ctenaria* Tschernov. *Strombomonas urceolata* (Stokes) Defl. var. *urceolata*, *Eutreptia viridis* Perty, *Euglena proxima* Dang., *Eu. texta* (Duj.) Hübner var. *texta*, *Eu. limnophila* Lemm.

var. *limnophila*, Eu. *acus* Ehr. var. *acus*, Eu. *acus* var. *longissima* Defl., Eu. *pavlovskoënsis* (Elenk. et V. Poljansk.) Popova, Eu. *spirogyra* Ehr. var. *spirogyra*, Eu. *spirogyra* var. *laticlavus* Hübner, Eu. *tripteris* (Duj.) Klebs var. *tripteris*, *Lepocinclis ovum* (Ehr.) Mink. var. *ovum*, L. *steinii* var. *suecica* Lemm., *Monomorphina pyrum* (Ehr.) Mereschk. var. *pyrum*, *Phacus monilatus* Stoces var. *monilatus*, Ph. *hispidulus* (Eichw.) Lemm., Ph. *parvulus* Klebs var. *parvulus*, Ph. *skujae* Skv., Ph. *curvicauda* Swir., Ph. *pleuronectes* (Ehr.) Duj. var. *pleuronectes*, Ph. *megapyrenoides* Roll., Ph. *triquetrus* (Ehr.) Duj., Ph. *caudatus* Hübner var. *caudatus*, Ph. *caudatus* var. *tenuis* Swir., Ph. *longicauda* (Ehr.) Duj. f. *longicauda*, Ph. *longicauda* f. *rotundus* (Pochm.) Popova, *Colacium cyclopicola* (Gickl.) Woronich. et Popova, C. *vesiculosum* Ehr. var. *vesiculosum*.

CHLOROPHYTA

C h l a m y d o m o n a d a l e s

Chlamydomonas velata Korsch., Ch. *monadina* Stein var. *monadina*, Ch. *reinhardii* Dang., Ch. *atactogama* Korsch., Ch. *ignava* Korsch., Ch. *mucosa* (Korsch.) Pasch., *Chlorogonium euchlorum* Ehr., *Carteria globosa* Korsch., C. *crucifera* Korsch. var. *crucifera*, *Phacotus lenticularis* Ehr.

V o l v o c a l e s

Pascheriella tetras Korsch., *Gonium pectorale* Müll., *Pandorina morum* (Müll.) Bory, P. *charcoviensis* Korsch., *Eudorina elegans* Ehr., Eu. *illinoisensis* Pasch., *Volvox globator* (L.) Ehr., V. *aureus* Ehr.

V a c u o l a l e s

Chlorophysema inertis (Korsch.) Pasch., *Tetraspora simplex* Korsch., T. *limnetica* W. et G. West.

Golencinia radiata Chod., *G. brevispina* Korsch., *Acanthosphaera zachariasii* Lemm., *A. tenuispina* Korsch., *Trochiscia granulata* (Reinsch) Hansg., *Treubaria triappendiculata* Bern., *Schroederia setigera* (Schroed.) Lemm., *S. nitzschoides* (G. West) Korsch., *S. spiralis* (Printz.) Korsch., *S. robusta* Korsch., *Lambertia limnetica* (Lemm.) Korsch., *Pediastrum simplex* Meyen. var. *simplex*, *P. kawraiskyi* Schmidle, *P. tetras* (Ehr.) Ralfs var. *tetras*, *P. tetras* var. *tetraodon* (Corda) Rabenh., *P. boryanum* (Turp.) Menegh. var. *boryanum*, *P. duplex* Meyen var. *duplex*, *P. duplex* var. *clathratum* (A. Braun) Lagerh., *P. duplex* var. *cornutum* Racib., *P. biradiatum* Meyen, *Hydrodictyon reticulatum* (L.) Lagerh., *Sorastrum spinulosum* Naeg. var. *spinulosum*, *Chlorella vulgaris* Beyer., *Tetraëdron triangulare* Korsch., *T. caudatum* (Corda) Hansg. var. *caudatum*, *T. caudatum* var. *incisum* Lagerh., *T. caudatum* var. *longispinum* Lemm., *T. pentaëdricum* W. et G. West, *T. minimum* (A.Br.) Hansg. var. *minimum*, *T. incus* (Teiling) G.M. Smith var. *incus*, *T. limneticum* Borge var. *limneticum*, *Franceia echidna* (Bohl.) Korsch., *F. armata* (Lemm.) Korsch., *F. elongata* Korsch., *F. polychaeta* (Schirsch.) Korsch., *F. tenuispina* Korsch., *Lagerheimia wratislaviensis* Schroed var. *wratislaviensis*, *L. genevensis* Chod. var. *genevensis*, *L. quadriseta* (Lemm.) G.M. Smith., *L. citriformis* (Snow) G.M. Smith, *L. longiseta* (Lemm.) Printz., *L. ciliata* (Lagerh.) Chod., *Golenkiniopsis parvula* (Woronich.) Korsch., *G. longispina* Korsch., *G. solitaria* Korsch. var. *solitaria*, *G. solitaria* var. *mucosa* Korsch., *Oocystis borgei* Snow var. *borgei*, *O. borgei* var. *hypanica* Schirsch., *O. gigas* Archer. var. *gigas*, *O. submarina* Lagerh., *O. novae-semliae* Wille f. *novae-semliae*, *O. novae-semliae* f. *major* Wille, *O. marssonii* Lemm., *O. lacustris* Chod., *O. parva* W. et G. West, *Oocystidium ovale* Korsch., *Nephrocystium obesum* W. West. var. *obesum*, *N. agardhianum* Naeg., *Fusola viridis* Snow., *Ankistrodesmus longissimus* (Lemm.) Wille var. *longissimus*, *A. longissimus* var. *acicularis* (Chod.) Brunth., *A. acicularis* (A. Br.) Korsch. var. *acicularis*, *A. minutissimus* Korsch., *A. arcuatus* Korsch., *A. pseudomirabilis* Korsch. var. *pseudomirabilis*, *A. pseudomirabilis* var. *spiralis* Korsch., *A. angustus* Bern., *A. fusiformis* Corda, *A. bibraianus* (Reinsch) Korsch., *A. falcatus* (Corda) Ralfs var. *falcatus*, *Nephrochlamys subsolitaria* (W. West) Korsch., *Kirchneriella obesa* (W. West)

Schmidle var. *obesa*, *K. lunaris* (Kirchn.) Moeb. var. *lunaris*, *K. contorta* (Schmidle) Bohl., *K. subcapitata* Korsch., *K. irregularis* (Smith) Korsch. var. *irregularis*, *Didymogenes palatina* Schmidle, *Coenococcus planctonicus* Korsch., *Coenochloris pyrenoidosa* Korsch., *Sphaerocystis schroeteri* Chod., *S. polycocca* Korsch., *Coenocystis planctonica* Korsch., *C. subcylindrica* Korsch., *Schizochlamydeella delicatula* (W. West) Korsch., *Dispora crucigenoides* Plintz, *Dictyosphaerium simplex* Korsch., *D. pulchellum* Wood var. *pulchellum*, *D. pulchellum* var. *ovatum* Korsch., *D. anomalum* Korsch., *D. ehrenbergianum* Naeg., *Botryosphaera sudetica* (Lemm.) Chod., *Botryococcus braunii* Kütz., *Coelastrum sphaericum* Naeg., *C. microporum* Naeg., *C. pseudomicroporum* Korsch., *C. proboscideum* Bohl., *C. cambricum* Archer var. *cambricum*, *C. reticulatum* (Dang.) Senn var. *reticulatum*, *Crucigenia apiculata* Schmidle, *C. fenestrata* Schmidle, *C. tetrapedia* (Kirchn.) W. et G. West., *C. quadrata* Morren, *C. rectangularis* (A.Br.) Gay, *C. irregularis* Wille, *Tetrastrum staurogeniaeforme* (Schroed.) Lemm., *T. elegans* Playf., *T. glabrum* (Roll) Ahlstr. et Tiff., *Hofmania appendiculata* Chod., *Schroederiella papillata* Korsch., *Actinastrum hantzschii* Lagerh. var. *hantzschii*, *A. hantzschii* var. *gracile* Roll, *Scenedesmus acutus* Meyen f. *acutus*, *S. acutus* f. *alternans* Hortob., *S. seculiformis* Playf., *S. acuminatus* (Lagerh.) Chod. f. *acuminatus*, *S. acuminatus* f. *globosus* Hortob. et Nemeth, *S. acuminatus* f. *gyoparosien-sis* (Kiss.) Uherkov., *S. acuminatus* f. *tortuosus* (Skuja) Uherkov., *S. acuminatus* var. *bernardii* (G.M. Smith) Deduss., *S. acuminatus* var. *elongatus* G.M. Smith, *S. ecornis* (Ralfs) Chod. var. *ecornis*, *S. ecornis* var. *disciformis* Chod. f. *disciformis*, *S. ecornis* var. *disciformis* f. *granulatus* Hortob., *S. ecornis* var. *disciformis* f. *spinosus* Hortob. et Nemeth., *S. ovalternus* Chod. var. *ovalternus*, *S. arcuatus* Lemm. f. *arcuatus*, *S. arcuatus* f. *granulatus* Hortob. et Nemeth, *S. arcuatus* var. *platydiscus* G.M. Smith, *S. brevispina* (G.M. Smith) Chod. f. *brevispina*, *S. denticulatus* Lagerh. f. *denticulatus*, *S. denticulatus* f. *crassispinosus* Hortob. et Nemeth, *S. denticulatus* var. *linearis* Hansg. f. *linearis*, *S. denticulatus* var. *linearis* f. *crassispinosus* (Hortob.) Uherkov., *S. denticulatus* var. *linearis* f. *granulatus* Hortob., *S. incrassatulus* Bohl. var. *incrassatulus*, *S. incrassatulus* var. *alternans* (Bohl.) Deduss., *S. apiculatus* (W. et G. West) Chod. var. *apiculatus*, *S. apiculatus* var. *irregularis* Deduss., *S. acutiformis* Schroed. var. *acutiformis*, *S. serratus* (Corda) Bohl.

f. serratus, *S. armatus* Chod. var. *armatus*, *S. armatus* var. *bogleriensis* Hortob., *S. armatus* var. *bicaudatus* (Gugliel.-Printz) Chod. f. *bicaudatus*, *S. circumfusus* Hortob. var. *circumfusus*, *S. carinatus* f. *granulatus* Hortob., *S. brasiliensis* Bohl. var. *brasiliensis*, *S. quadricauda* (Turp.) Breb. f. *quadricauda*, *S. quadricauda* var. *longispina* f. *asymmetricus* (Hortob.) Uherkov., *S. quadricauda* var. *longispina* f. *granulatus* Uherkov., *S. quadricauda* var. *westii* G.M. Smith f. *westii*, *S. bicaudatus* (Hansg.) Chod. var. *bicaudatus*, *S. ellipsoideus* Chod. f. *ellipsoideus*, *S. ellipsoideus* var. *bicaudatus* Hortob. et Nemeth, *S. intermedius* Chod. f. *intermedius*, *S. opoliensis* P. Richt. f. *opoliensis*, *S. spinosus* Chod. var. *spinosus*, *S. subspicatus* Chod. var. *subspicatus*, *Didymocystis planctonica* Korsch., *D. lineata* Korsch., *D. tuberculata* Korsch., *Micractinium bornhemiense* (Conrad) Korsch., *M. pusillum* Fres., *M. quadrisetum* (Lemm.) G.S. Smith, *Elakatothrix subacuta* Korsch., *E. acuta* Pasch., *E. lacustris* Korsch., *E. gelatinosa* Wille, *Raphidonema longiseta* Vischer., *R. spirotaenia* (G. West) Korsch.

U l o t r i c h a l e s

Ulotrix zonata Kütz., *Binuclearia lauterbornii* (Schmidle) Pr.-Lavr. var. *lauterbornii*.

C h a e t o p h o r a l e s

Stigeoclonium tenue Kütz.

M i c r o s p o r a l e s

Microspora amoena (Kütz.) Rabenh.

O e d o g o n i a l e s

Oedogonium sp. sp.

S i p h o n o c l a d a l e s

Cladophora glomerata (L.) Kütz.

Z y g n e m a l e s

Spirogyra inflata (Vauch.) Rabenh., *Zygnema* sp.,
Mougeotia elegantula Wittrock.

G o n a t o z y g a l e s

Gonatozygon kinahani (Arch.) Rabenh., *G. monotaenium* De-Bary.

D e s m i d i a l e s

Closterium aciculare (Tuffen) W. West var. *aciculare* f. *aciculare*, *C. aciculare* var. *subprorum* W. et G. West., *C. prorum* Breb. f. *prorum*, *C. prorum* f. *brevius* (W. West) Kossinsk., *C. gracile* Breb. f. *gracile*, *C. praelongum* Breb. f. *praelongum*, *C. acerosum* (Schrank) Ehr. f. *acerosum*, *C. acerosum* f. *elongatum* (Breb.) Kossinsk., *C. acerosum* var. *angolense* W. et G. West., *C. strigosum* Breb., *C. exiguum* W. et G. West., *C. tumidulum* Gay, *C. venus* Kütz. f. *venus*, *C. leibleinii* Kütz. var. *leibleinii*, *C. moniliferum* (Bory) Ehr. var. *moniliferum*, *C. ralfsii* Breb. var. *ralfsii*, *C. kuetzingii* Breb. var. *kuetzingii*, *Pleurotaenium trabecula* (Ehr.) Nag. f. *trabecula*, *Euastrum denticulatum* (Kirchn.) Gay, *Micrasterias radiata* Hass. f. *radiata*, *Cosmarium undulatum* Corda var. *undulatum*, *C. turpinii* Breb. var. *turpinii*, *C. botrytis* Menegh. var. *botrytis*, *C. vexatum* W. West, *Xanthidium antilopeum* (Breb.) Kütz., *Staurastrum dejectum* Breb., *S. gracile* Ralfs, *S. paradoxum* Meyen, *Spondylosium planum* (Wolle) W. et G. West.

СПИСОК ВОДОРΟΣЛЕЙ, ОБНАРУЖЕННЫХ ЛИШЬ В СОСТАВЕ МИКРОФИТОБЕНТОСА

СYANAPHYТА

O s c i l l a t o r i a l e s

Oscillatoria Schroeteri (Hansg.) Forti., *O. annae* van Goor, *O. sancta* (Kütz.) Gom. f. *sancta*, *O. tenuis* f. *tergestina* (Kütz.) Elenk., *O. Boryana* (Ag.) Bory f. *boryana*, *O. terebriformis* (Ag.) Elenk. f. *terebriformis*, *O. quasiperforata* Skuja, *Spirulina subtilissima* Kütz., *Phormidium foveolarum* (Mont.) Gom., *Ph. molle* f. *tenue*

(Woronich.) Elenk., Ph. corium (Ag.) Gom., Lyngbya subtilis W. West., L. cryptovaginata Schkorb.

BACILLARIOPHYTA

A r a p h i n a l e s

Diatoma vulgare var. productum Grun., D. vulgare var. ehrenbergii (Kütz.) Grun., Fragilaria atomus Hust.

R a p h i n a l e s

Eunotia lunaris var. subarcuata (Näg.) Grun., E. fallax var. gracillima Krasske, E. valida Hust., E. pectinalis var. undulata Ralfs, E. parallela var. ventralis (Ehr.) Grun., E. praerupta var. bidens (W.Sm.) Grun., E. arcus Ehr. var. arcus, E. diodon Ehr., E. formica Ehr., E. monodon var. major (W.Sm.) Hust., Achnanthes linearis (W.Sm.) Grun., A. clevei var. rostrata Hust., A. laterostrata Hust., A. lanceolata f. ventricosa Hust., A. calcar. Cl. f. calcar, A. brevipes Ag. var. brevipes, Diploneis parma Cl., D. oculata (Bréb.) Cl., Frustulia vulgaris Thw. var. vulgaris, Stauroneis phoenicenteron Ehr. var. phoenicenteron, S. anceps var. sibirica Grun., S. anceps f. gracilis (Ehr.) Cl., S. pygmaea Krieg., S. acuta W. Sm., Navicula cuspidata Kütz. f. cuspidata, N. binodis Ehr., N. minima Grun. var. minima, N. minima var. atomoides (Grun.) Cl., N. tantula Hust., N. americana Ehr., N. bacillum Ehr. var. bacillum, N. pupula Kütz. var. pupula, N. pupula var. capitata Hust., N. pupula var. rectangularis (Greg.) Grun., N. pupula var. elliptica Hust., N. semen Ehr., N. atomus (Naeg.) Grun., N. rhynchocephala Kütz. var. rhynchocephala, N. cari Ehr. var. cari, N. gracilis Ehr., N. peregrina var. polaris Lagerst., N. peregrina var. kefvingensis (Ehr.) Cl., N. salinarum f. capitata Schulz., N. digitoradiata (Greg.) A.S. var. digitoradiata, N. reinhardtii (Grun.) Cl. f. reinhardtii, N. anglica var. subsalsa Grun., N. placentula f. rostrata A. Mayer., N. placentula f. lanceolata Grun., N. platystoma Ehr. var. platystoma, N. lacustris Greg. var. lacustris, N. amphibola Cl. var. amphibola, Pinnularia leptosoma Grun. f. leptosoma, P. interrupta W. Sm. f. interrupta, P. polyonca (Bréb.) O. Müll. f. polyonca, P. microstauron f. biundulata O. Müll., P. microstauron var. ambigua. Meist., P. legumen Ehr. var. legumen, P. borealis Ehr. var. borealis, P.

gibba f. *subundulata* A. Mayer., *P. gibba* var. *linearis* Hust., *P. gibba* var. *mesogongyla* f. *interrupta* Cl., *P. rangoonensis* Grun., *P. major* (Kütz.) Cl. var. *major*, *P. major* var. *lacustris* Meist., *P. dactylus* Ehr., *P. viridis* (Nitzsch.) Ehr. var. *viridis*, *P. nobilis* Ehr. var. *nobilis*, *P. nobilis* f. *intermedia* Dipp., *Neidium bisulcatum* (Lagerst.) Cl. f. *bisulcatum*, *N. bisulcatum* var. *turgidulum* (Lagerst.) Meist., *N. affine* var. *amphirhynchus* (Ehr.) Cl. f. *amphirhynchus*, *N. affine* var. *amphirhynchus* f. *undulatum* Hust., *N. productum* (W.Sm.) Cl., *N. iridis* (Ehr.) Cl. f. *iridis*, *N. iridis* f. *maximum* (Cl.) Hust., *N. iridis* var. *amphigomphus* (Ehr.) V.H., *N. iridis* var. *ampliatum* (Ehr.) Cl., *N. dubium* (Ehr.) Cl. f. *dubium*, *Caloneis bacillum* (Grun.) Mer. var. *bacillum*, *C. silicula* var. *kjellmaniana* Cl., *C. silicula* var. *jenisejensis* Grun., *C. silicula* var. *tumida* Hust., *C. silicula* var. *gibberula* (Kütz.) Grun., *C. silicula* var. *truncatula* Grun., *C. schumanniana* (Grun.) Cl. var. *schumanniana*, *C. schumanniana* var. *biconstricta* Grun., *C. amphisbaena* (Bory) Cl. var. *amphisbaena*. *Amphora mongolica* Ostr. var. *mongolica*, *Cymbella leptoceros* (Ehr.) Grun., *C. pusilla* Grun., *C. lata* var. *minor* Mölder, *C. ehrenbergii* Kütz. f. *ehrenbergii*, *C. naviculiformis* Auersw., *C. cuspidata* Kütz., *C. prostrata* (Berkeley) Cl., *C. hebridica* (Greg.) Grun., *C. aequalis* W. Sm., *C. tumidula* Grun. var. *tumidula*, *C. turgidula* Grun., *C. affinis* Kütz., *C. cymbiformis* (Ag.) Kütz. V.H., *C. parva* (W.Sm.) Cl., *C. lanceolata* var. *notata* Wisl. et Poretzky, *C. helvetica* Kütz. var. *helvetica*, *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) M. Schmidt., *Gomphonema acuminatum* var. *brebissonii* (Kütz.) Cl., *G. parvulum* var. *lagenulum* (Kütz. Grun.) Hust., *G. angustatum* (Kütz.) Rabenh. var. *angustatum*, *G. angustatum* var. *productum* Grun., *G. longiceps* var. *montanum* (Schum.) Cl., *G. gracile* Ehr. var. *gracile*, *G. gracile* var. *lanceolatum* Kütz., *G. gracile* var. *naviculaceum* W.Sm., *Denticula tenuis* var. *crassula* (Näg.) Hust., *Epithemia intermedia* Fricke, *E. turgida* var. *granulata* (Ehr.) Kütz., *E. turgida* var. *granulata* f. *vertagus* (Kütz.) I. Kiss., *E. turgida* var. *zebrina* Rabenh., *E. sorex* Kütz. var. *sorex*, *Rhopalodia gibba* (Ehr.) O. Müll. var. *gibba*, *Rh. gibba* var. *ventricosa* (Ehr.) Grun., *Hantzschia elongata* (Hantzsch) Grun., *Nitschia tryblyonella* Hantzsch. var. *tryblyonella*, *N. tryblyonella* var. *victoriae* Grun., *N. angustata* (W.Sm.) Grun., *N. thermalis* var. *serians* Grun., *N. linearis* W.Sm. var. *linearis*, *N. linearis* var. *tenuis* (W.Sm.) Grun., *N. recta* Hantzsch., *N. sublinearis* Hust., *N. dissipata* (Kütz.) Grun., *N. amphibia* Grun., var. *amphibia*

N. capitellata Hust., *N. heufferiana* Grun. var. *heufferiana*, *N. paleacea* Grun., *N. communis* var. *minuta* Bleisch., *N. spectabilis* (Ehr.) Ralfs., *N. sigmoidea* (Ehr.) W.Sm. var. *sigmoidea*, *N. sigmoidea* var. *armoricana* (Kütz.) Grun., *Cymatopleura solea* var. *apiculata* (W.Sm.) Ralfs., *C. solea* var. *subconstricta* O. Müll., *Surirella linearis* var. *constricta* (Ehr.) Grun., *S. didyma* Kütz. var. *didyma*, *S. robusta* var. *splendida* Ehr., *S. capronii* Bréb. var. *capronii*, *S. elegans* Ehr. var. *elegans*.

Сем. Ricciaceae

Ricciocarpus natans (L.) Corda. *Riccia fluitans* L.

Сем. Fontinalaceae

Fontinalis antipyretica (L.) Hedw.

Сем. Equisetaceae

Equisetum palustre L., *Eq. fluviatile* L.

Сем. Aspidiaceae

Dryopteris lanceolatocristata (Hoffm.) Aeston.

Сем. Ranunculaceae

Caltha palustris L., *Ranunculus circinatus* Sibth., *R. pseudofluitans* (Syme) Newbold ex Baka et Foggitt, *R. divaricatus* Schrank, *R. sceleratus* L., *R. lingua* L., *R. flammula* L., *R. repens* L., *R. acris* L., *Thalictrum lucidum* L., *Th. flavum* L., *Th. simplex* L.

Сем. Ceratophyllaceae

Ceratophyllum demersum L.

Cem. Nymphaeaceae

Nymphaea candida Presl., *Nuphar lutea* (L.) Smith.,
N. pumila (Timm.) Dc.

Cem. Saxifragaceae

Chrysosplenium alternifolium L.

Cem. Parnassiaceae

Parnassia palustris L.

Cem. Grossulariaceae

Ribes nigrum L.

Cem. Rosaceae

Potentilla anserina L., *P. erecta* (L.) Raeusch., *Comarum palustre* L., *Geum rivale* L., *Filipendula denudata* (Presl) Fritsch., *F. ulmaria* (L.) Maxim., *Padus racemosa* L.

Cem. Fabaceae

Trifolium repens L., *T. pratense* L., *Vicia cracca* L.,
Lathyrus pratensis L. *L. paluster* L.

Cem. Fagaceae

Quercus robur L.

Cem. Betulaceae

Betula pendula Roth., *B. pubescens* Ehrh., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *A. incana* (L.) Moench.

Cem. Urticaceae

Urtica dioica L.

Cem. Salicaceae

Salix triandra L., S. pentandra L., S. fragilis L., S. alba L., S. acutifolia Willd., S. lapponum L., S. viminalis L., S. mirsinifolia Salisb., S. starkeana Willd., S. caprea L., S. aurita L., S. cinerea L.

Cem. Polygonaceae

Rumex maritimus L., R. confertus Willd., R. aquaticus L., R. hydrolapatum Huds., R. crispus L., R. pseudonatronatus Borb., Polygonum amphibium L., P. persicaria L., P. lapatifolium L., P. hydropiper L. P. minus Huds.

Cem. Caryophyllaceae

Myosoton aquaticum (L.) Moench., Stellaria graminea L., S. palustris Retz.

Cem. Geraniaceae

Geranium pratense L., G. palustre L.

Cem. Balsaminaceae

Impatiens noli-tangere L.

Cem. Tiliaceae

Tilia cordata Mill.

Cem. Rhamnaceae

Frangula alnus Mill.

Cem. Elatinaceae

Elatine hydropiper L.

Cem. Violaceae

Viola epipsila Ledeb.

Cem. Brassicaceae

Rorippa islandica (Oeder) Borb., *R. sylvestris* (L.) Bess., *R. amphibia* (L.) Bess., *Cardamine pratensis* L.

Cem. Aristolochiaceae

Aristolochia clematitis L.

Cem. Lythraceae

Peplis portula L., *Lythrum salicaria* L.

Cem. Onagraceae

Epilobium hirsutum L., *E. palustre* L., *E. adenocaulon* Hausskn., *E. roseum* (Schreb.) Pers.

Cem. Trapaceae

Trapa natans L.

Cem. Haloragaceae

Myriophyllum verticillatum L., *M. spicatum* L.

Cem. Callitrichaceae

Callitriche hermaphrodita Juslen emend Schinz. et Thell., *C. cophocarpa* Sendtner, *C. palustris* L. emend Druce.

Cem. Hippuridaceae

Hippuris vulgaris L.

Cem. Apiaceae

Cicuta virosa L., *Sium latifolium* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Peucedanum palustre* (L.) Moench.

Cem. Primulaceae

Hottonia palustris L., *Lysimachia nummularia* L., *L. vulgaris* L., *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichb.

Cem. Menyanthaceae

Menyanthes trifoliata L.

Cem. Solanaceae

Solanum dulcamara L.

Cem. Scrophulariaceae

Scrophularia nodosa L., *Lymosella aquatica* L., *Veronica scutellata* L., *V. anagallis-aquatica* L., *V. beccabunga* L., *Euphrasia officinalis* L., *Pedicularis palustris* L.,

Cem. Lentibulariaceae

Utricularia minor L., *U. vulgaris* L., *U. neglecta* Lehm.

Cem. Boraginaceae

Myosotis palustris Lam., *M. caespitosa* K.F. Schultz.

Cem. Lamiaceae

Scutellaria galericulata L., *Glechoma hederacea* L., *Prunella vulgaris* L., *Stachys palustris* L., *Lycopus europaeus* L., *Mentha arvensis* L.

Cem. Plantaginaceae

Plantago major L.

Cem. Rubiaceae

Asperula rivalis Sibth et Smith., *Galium palustre* L.,
G. ruprechtii Pobed., *G. boreale* L., *G. uliginosum* L.,
G. mollugo L.

Cem. Valerianaceae

Valeriana exsultata Mikan.

Cem. Asteraceae

Gnaphalium uliginosum L., *Inula britannica* L., *Bidens*
tripartita L., *B. cernua* L., *Achillea cartilaginea* Ledeb.,
Tanacetum vulgare L., *Senecio fluviatilis* Wallr., *Cirsium*
arvense (L.) Scop.

Cem. Butomaceae

Butomus umbellatus L.

Cem. Hydrocharitaceae

Hydrocharis morsus-ranae L., *Stratiotes aloides* L.,
Elodea canadensis Michx.

Cem. Alismataceae

Alisma plantago-aquatica L., *A. gramineum* Lej., *Sagittaria*
sagittifolia L.

Cem. Juncaginaceae

Triglochin palustris L.

Cem. Potamogetonaceae

Potamogeton pectinatus L., *P. compressus* L., *P. obtusifolius* Mert et Koch., *P. friesii* Rupr., *P. trichoides*
Cham et Schlecht., *P. pusillus* L., *P. berchtoldii* Fieb.,
P. crispus L., *P. natans* L., *P. perfoliatus* L., *P. gramineus* L., *P. lucens* L.

Cem. Zannichelliaceae

Zannichellia palustris L.

Cem. Iridaceae

Iris pseudacorus L.

Cem. Orchydaceae

Dactylorhiza majalis (Reichb f.) Hunt et Summerhayes.

Cem. Araceae

Acorus calamus L., *Calla palustris* L.

Cem. Lemnaceae

Spirodela polyrrhiza (L.) Schleid., *Lemna trisulca* L.,
L. minor L.

Cem. Sparganiaceae

Sparganium erectum L., *S. simplex* Huds.

Cem. Typhaceae

Typha latifolia L., *T. angustifolia* L.

Cem. Juncaceae

Juncus filiformis L., *J. effusus* L., *J. conglomeratus* L.,
J. bufonius L., *J. alpinus* Vill., *J. articulatus* L., *J. compressus* Jacq.

Cem. Cyperaceae

Eryophorum vaginatum L., *E. polystachyon* L., *E. latifolium* Hoppe, *Eleocharis acicularis* (L.) Roem et Schult.,

E. palustris (L.) Roem et Schult. subsp. *palustris*,
Scirpus sylvaticus L., *S. radicans* Schrank, *S. lacustris* L., *Cyperus fuscus* L., *Carex leporina* L., *C. elongata* L., *C. curta* Good., *C. appropinquata* Schum., *C. diandra* Schrank., *C. vulpina* L., *C. contigua* Hoppe., *C. flava* L., *C. pseudocyperus* L., *C. hirta* L., *C. rostrata* Stokes., *C. vesicaria* L., *C. riparia* Curt., *C. caespitosa* L., *C. aquatilis* Wahl., *C. acuta* L., *C. nigra* (L.) Reichard.

Сем. Poaceae

Phragmites communis Trin., *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb., *G. fluitans* (L.) R. Br., *Festuca pratense* L., *Poa palustris* L., *P. trivialis* L., *Dactylis glomerata* L., *Beckmannia eruciformis* (L.) Host, *Elytrigia repens* (L.) Nevski., *Scolochloa festucaeae* (Willd.) Link., *Leersia oryzoides* (L.) Sw., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *C. canescens* (Web.) Roth., *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., *Agrostis stolonifera* L., *Alopecurus pratensis* L., *A. geniculatus* L., *A. aequalis* Sobol., *Hierochloa odorata* (L.) Wahlb., *Phalaroides arundinaceae* (L.) Rauschert., *Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv., *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf.

PROTOZOA

ЖУТИКОВЫЕ (MASTIGOPHORA)

Отряд Choanoflagellida

Monosiga ovata Kent, *M. varians* Skuja, *M. fusiformis* Kent, *Codonosiga furcata* Kent, *C. botrytis* (Ehrenb.) Stein

Сем. Salpingoecidae

Salpingoeca vaginicola Stein, *S. schilleri* (Schiller) Starmach, *S. cylindrica* Fott, *S. clarki* Stein, *Pachysoeca longicollis* Ellis, *Diploeca elongata* (Fott) Bourelly, *Lagenoeca poculiformis* Schiller, *Protospongia haeckeli* Kent, *Stalexomonas dichotomata* Lackey

Отряд Bicosoecida

Bicoeca lacustris Clark, *B. tubiformis* Skuja, *B. ovata* Lemm., *B. oculata* Zacharias

Отряд Kinetoplastida

Сем. Bodonidae

Bodo saltans Ehrenberg, *B. minimus* Klebs, *B. angustatus* (Stein.) Bütschli, *B. repens* Klebs, *B. globosus* Stein, *B. caudatus* (Duj.) Stein, *B. spora* Skuja, *B. nasutus* Skuja, *B. rostratus* (Kent.) Klebs., *B. uncinatus* (Kent.) Klebs, *B. mutabilis* Klebs, *Pleuromonas jaculans* Perty, *Rhynchomonas nasuta* (Stokes) Klebs, *Amastigomonas caudata* Zhukov, *Phyllomitus apiculatus* Skuja.

Сем. Cercobodonidae

Cercobodo simplex (Moroff.) Lemm., *C. longicauda* (Duj.) Stein

Отряд Protomonadida

Monas sp., *Oicomonas* sp.

РЕСНИЧНЫЕ ИНФУЗОРИИ (CILIATA)

Отряд Holotricha

Сем. Holophryidae

Bursella spumosa Schmidt, *Encheliodon faretus* Clap. et L., *Holophrya* sp., *Pseudoprorodon faretus* Clap. et L., *Urotricha pelagica* Kahl

Сем. Didiniidae

Askenasia volvox Clap. et L., *Cyclotrichium viride* Gajew., *Didinium balbiani* Farbe-Dom., *D. balbiani* var. *rostratum* Kahl., *D. nasutum* O.F. Müll., *Mesodonium acarus* Stein., *M. pulex* Clap. et L.

Cem. Colepidae

Coleps amphacanthus Ehrb., *C. hirtus* Nitzsch

Cem. Actinobolinidae

Actinobolina radians Stein

Cem. Spathidiidae

Marituja pelagica Gajew., *M. pelagica* Gajew. var. minor, *Spatidium caudatum* Wetzel, *Teuthophrys trisulca* Ch. u. B.

Cem. Amphileptidae

Amphileptus trachelioides Stein, *Lionotus anser* Levander, *L. fasciola* Ehrb.-Wrzeseniowski, *L. lamella* Ehrb.

Cem. Tracheliidae

Dileptus anser O.F. Müll., *D. cygnus* Clap. et L., *Paradileptus flagellatus* Rousseler, *P. conicus* Wenrich, *Trachelius ovum* Ehrb.

Cem. Nassulidae

Cyclogramma laterina Clap. et L., *Nassula aurea* Ehrb., *N. elegans* Ehrb., *N. ornata* Ehrb., *N. flava* Clap. et L.

Cem. Chlamydodontidae

Chilodonella uncinata Ehrb., *Phascolodon vorticella* Stein

Cem. Plagiopylidae

Plagiopyla nasuta Stein

Сем. Paramecidae

Paramecium caudatum Ehrb., *P. aurelia* Ehrb., *P. trichium* Stokes

Сем. Marynidae

Maryna rottalensis Stam.

Сем. Trichopelmidae

Stokesia vernalis (Wang) Wenrich

Сем. Frontoniidae

Frontonia leucas Ehrb., *Lembadion lucens* Ehrb.

Отряд Spirotricha

Сем. Spirostomidae

Spirostomum teres Clap. et L.

Сем. Condyllostomidae

Condyllostoma vorticella Ehrb.

Сем. Stendoridae

Climacostomum virens Ehrb., *Stentor mülleri* Bori St. Vincent, *S. roeseli* Ehrb., *S. posymorphus* (Müll.) Ehrb.-Stein

Сем. Bursariidae

Bursaria truncatella O.F. Müll., *Bursaridium pseudobursaria* Fauré-Fr.

Cem. Halteriidae

Halteria grandinella O.F. Müll., *Strombidium mirabile* Penard., *St. viride* Stein., *St. viride* Stein f. *pelagica* Kahl., *St. sp.*

Cem. Strobilidiidae

Strobilidium velox Faure-Fr.

Cem. Tintinnidae

Codonella cratera Leydy, *Tintinnidium fluviatile* Stein, *T. fluviatile* Stein f. *cylindrica* Gajew., *T. pusillum* Entz J., *T. semiciliatum* Sterki, *Tintinnopsis cylindrata* Kof.-Cam.

Cem. Oxytrichidae

Oxytricha pelionella Müll.-Stein, *Paruroleptus musculus* Kahl, *P. piscis* Kowalewski, *Stichotricha aculeata* Wrzeseniowski, *Uroleptus rattulus* Stein, *Urostyla grandis* Ehrb.

Cem. Euplotidae

Euplotes patella Ehrb.

Cem. Aspidiscidae

Aspidisca costata Dujardin, *A. turrita* Ehrb.

Orpaz Peritricha

Cem. Epistylidae

Epistylis anastatica L., *diaptomi* Faure.-Fr., *E. rotans* Sves., *E. plicatilis* Ehrb., *Opistostyla* sp., *Rhabdostyla conipes* Kahl., *Rh. congregata* Zach.

Сем. Vorticellidae

Carchesium pectinatum Zach., *C. polypinum* L., *Vorticella anabaena* Still., *V. campanula* Ehrb., *V. citrina* O.F. Müll., *V. conochili* Stokes, *V. convallaria* L., *V. natans* Faure-Fr., *V. pelagica* Gajew., *V. sphaerica* d'Udekem., *V. sp.*

Сем. Vaginicolida

Cothurnia imberbis Ehrb., *C. canthocampti* Stokes, *Vaginicola crystallina* Ehrb.

СОСУЩИЕ ИНФУЗОРИИ (SUCTORIA)

Сем. Acinetidae

Acineta grandis Kent, *Tocophrya cyclopum* Cl. et Lach

Сем. Dendrosomidae

Staurophrya elegans Zach.

Сем. Podophriidae

Podophrya fixa Ehrb., *Sphaerophrya sp.*

САРКОДОВЫЕ (SARCODINA)

Отряд Heliozoa

Сем. Acanthocystidae

Raphidiophrys elegans Hertw. u. Less.

Сем. Actinophyiidae

Actinophrys spp. Ehrb., *Actinosphaerium eichhornii* Ehrb.

Отряд Testacea

Сем. Arcellidae

Arcella discoides Ehrb.

Сем. Diffugiidae

Diffugia limnetica Levander (Penard), *D. sp.*

ПЕРВИЧНОПОЛОСТНЫЕ
(NEMATHELMINTES)

НЕМАТОДЫ (NEMATODA)

Отряд Araeolaimida

Сем. Plectidae

Plectus rhizophilus de Man

Сем. Chronogasteridae

Chronogaster typicus (de Man)

Сем. Leptolaimidae

Paraphanolaimus behningi Micoletzky, *P. anisitsi* (Daday).

Сем. Araeolaimidae

Paraplectonema pedunculata (Hofmänner)

Отряд Monhysterida

Сем. Monhysteridae

Monhystra stagnalis Bastian, *M. filliformis* Bastian,
M. paludicola de Man

Отряд Chromadorida

Сем. Chromadoridae

Chromadorita leuckarti (de Man), *Ethmolaimus pratensis* de Man

Сем. Cyatholaimidae

Achromadora subdubia Gagarin, *A. terricola* (de Man)

Отряд Desmodorida

Сем. Spiriniidae

Prodesmodora circulata (Micoletzky)

Отряд Enoplida

Сем. Tripylidae

Tripyla glomerans Bastian, *Tobrilus gracilis* (Bastian), *T. longicaudatus* (Schneider), *T. longus* (Leydi), *T. medius* (Schneider), *T. stefanskii* (Micoletzky)

Сем. Alaimidae

Amphidelus dolichurus (de Man)

Сем. Ironidae

Ironus americanus Gobb

Отряд Mononchida

Сем. Mononchidae

Mononchus truncatus Bastian, *M. aquaticus* Coetzee

Отряд Dorylaimida

Сем. Dorylaimidae

Dorylaimus stagnalis Dujardin, *D. montanus* Stefanskii,
Laimydorus flavomaculatus (Linstow)

Сем. Chrysonematidae

Chrysonemoides holsaticus (Schneider)

Сем. Paractinolaimidae

Paractinolaimus macrolaimus (Thorne)

Отряд Rhabditida

Сем. Panagrolaimidae

Panagrolaimus hydrophilus Bassen

КОЛОВРАТКИ (ROTATORIA)

Отряд Ploimida

Сем. Trichocercidae

Trichocerca capucina (Wierzejski et Zacharias), *T. bidens* (Lucks), *T. brachyura* (Gosse), *T. porcellus* (Gosse), *T. tenuior* (Gosse), *T. similis* (Wierzejski), *T. elongata* (Gosse).

Сем. Synchaetidae

Synchaeta tremula (Müller), *S. pectinata* Ehrenberg, *Bipalpus hudsoni* (Imhof), *Ploesoma lenticulare* (Herrick), *Polyarthra vulgaris* Carlin, *P. dolichoptera* Carlin, *P. major* Burckhardt, *P. minor* Voigt, *P. longimeris* Carlin.

Сем. Asplanchnidae

Asplanchna herricki Çuerne, *A. priodonta* Gosse.

Cem. Lëcanidae

Lecane luna (Müller), *L. (Monostyla) lunris* (Ehrenberg), *L. (Monostyla) bulla* (Gosse).

Cem. Notommatidae

Cephalodella ventripes (Dixon-Nuttall).

Cem. Mytilinidae

Mytilina mucronata (Müller), *M. ventralis* (Ehrenberg)

Cem. Colurellidae

Lepadella acuminata (Ehrenberg)

Cem. Euchlanidae

Euchlanis deflexa deflexa Gosse, *Eu. dilatata* Ehrenberg, *E. lyra* Hudson.

Cem. Trichotriidae

Trichotria truncata (Whitelegge), *T. pocillum* (Müller).

Cem. Brachionidae

Brachionus quadridentatus quadridentatus Hermann, *B. quadridentatus cluniorbicularis* Skorikov, *B. quadridentatus melheni*, *B. bennini* Leissling, *B. diversicornis diversicornis* (Daday), *B. diversicornis homoceros* (Wierzejski), *B. urceus* (Linnaeus), *B. angularis* Gosse, *B. calyciflorus ampiceros* Ehrenberg, *B.c. spinosus* Wierzejski, *Platyias quadricornis quadricornis* (Ehrenberg), *P. patulus patulus* (Müller), *Keratella cochlearis* (Gosse), *K. cochlearis tecta* (Gosse), *K. quadrata* (Müller), *Kellicottia longispina* (Kellicott), *Notholca acuminata acuminata* (Ehrenberg), *N. labis* Gosse.

Отряд Monimotrochida

Сем. Filiniidae

Filinia longiseta longiseta (Ehrenberg), *F. l. limnetica* (Zacharias), *F. terminalis* (Plate).

Сем. Conochilidae

Conochilus hippocrepis (Schrank), *C. unicornis* Rousselet.

КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ
(ANNELIDES)

МАЛОШЕТИНКОВЫЕ ЧЕРВИ (OLIGOCHAETA)

Отряд Naidomorpha

Сем. Aeobsomatidae

Aeolosoma hemprichi Ehrenberg, *Ae. quaternarium* Ehrenberg, *Ae. niveum* Leydig, *Ae. travancorense* Aiyer, *Ae. headleyi* Beddard.

Сем. Naididae

Stylaria lacustris (Linnaeus), *Arcteonais lomondi* (Martin), *Vejdovskyella comata* (Vejdovsky), *V. intermedia* (Bretscher), *Slavina appendiculata* (Udekem), *Dero dorsalis* Ferroniere, *D. obtusa* Udekem, *Nais pseudobutusa* Piguët, *N. barbata* Müller, *N. communis* Piguët, *N. elinguis* Müller, *N. variabilis* Piguët, *Specaria josi-nae* (Vejdovsky), *Ophidonais serpentina* (Müller), *Uncinaiis uncinata* (Oersted), *Amphichaeta leydigi* Tauber, *Chaetogaster diastrophus* (Gruithuisen), *Ch. diaphanus* (Gruithuisen), *Ch. langi* Bretscher, *Ch. limnaei* Baer, *Ch. setosus* Svetlov, *Pristina foreli* Piguët, *P. longiseta* Ehrenberg, *P. aquiseta* Bourne, *P. amphibiotica* Lastockin.

Сем. Tubificidae

Aulodrilus limnobius Bretscher, *Au. pigueti* Kowalewski, *Rhyacodrilus coccineus* (Vejdovsky), *Isochaetides newaensis* (Michaelson), *Limnodrilus udekemianus* Claparede, *L. helveticus* Piguet, *L. hoffmeisteri* Claparede, *L. claparedeanus* Ratzel, *Potamothrix hammoniensis* (Michaelson), *P. moldaviensis* Vejdovsky et. Mrazek, *Psammoryctides albicola* (Michaelson), *Ps. barbatus* (Grube), *Tubifex tubifex* (Müller), *T. smirnovi* Lastockin, *Ilyodrilus templetoni* (Southern), *Pelosclex ferox* (Eisen).

Сем. Enchytraeidae

Propappus volki Michaelson, Enchytraeidae g. sp. (Enchytraeus sp.)

Отряд Lumbricomorpha

Сем. Lumbriculidae

Lumbriculus variegatus (Müller), *Rhynchelmis limosella* Hoffmeister.

ПИЯВКИ (HIRUDINEI)

Сем. Glossiphoniidae

Hemiclepsis marginata (O. Müller), *Glossiphonia complanata* (L.), *G. heteroclita* (L.), *Helobdella stagnalis* (L.)

Сем. Piscicolidae

Piscicola geometra (L.)

Сем. Herpobdellidae

Herpobdella octoculata (L.) ,

МОЛЛЮСКИ (MOLLUSCA)

БРЮХОНОГИЕ (GASTROPODA)

Отряд Prosobranchia

Сем. Viviparidae

Viviparus contectus (Millet), V. viviparus (L.)

Сем. Valvatidae

Valvata piscinalis (Müll.), V. pulchella (Stud.)

Сем. Bithyniidae

Bithynia tentaculata (L.), B. leachi (Shepp.)

Отряд Pulmonata

Сем. Acroloxidae

Acroloxus lacustris (L.)

Сем. Lymnaeidae

Lymnaea stagnalis (L.), L. (Radix) auricularia (L.),
L. (R.) peregra (Müll.), L. (Galba) palustris (Müll.)

Сем. Physidae

Aplexa hypnorum (L.), Physa fontinalis (L.), Physella
acuta (Drap.)

Сем. Bulinidae

Planorbarius corneus (L.)

Сем. Planorbidae

Ancylus fluviatilis Müll., *Planorbis planorbis* (L.), *Anisus vortex* (L.), *A. contortus* (L.), *A. albus* (Müll.), *A. gredleri* (Bielz) Gredler, *Armiger crista* (L.), *Segmentina nitida* (Müll.)

ДВУСТВОРЧАТЫЕ (BIVALVIA)

Сем. Unionidae

Unio pictorum (L.), *U. tumidus* Philips, *U. crassus* Philips, *Anodonta piscinalis* Nils, *Pseudanodonta complanata* Rossm.

Сем. Pisidiidae

Sphaerium corneum L., *Amesoda solida* (Norm.), *A. scaldiana* (Norm.), *Sphaeriastrum rivicola* Lamarck., *Musculium creplini* (Dunk.), *Pisidium amnicum* (Müll.), *Euglesa nitida* Jenyns, *E. henslowana* (Shepp.), *E. supina* A. Schmidt., *E. pulchella* (Jenyns), *E. milium* Held, *E. casertana* (Poli), *E. ponderosa* (Stelfox), *E. subtruncata* Malm., *E. obtusalis* Lamarck, *Neopisidium moitessierianum* (Palad.), *N. tenuilineatum* (Stelf)

Сем. Dreissenidae

Dreissena polymorpha (Pall.)

ЧЛЕНИСТОНОГИЕ (ARTHROPODA)

РАКООБРАЗНЫЕ (CRUSTACEA)

ЛИСТОНОГИЕ (BRANCHIOPODA)

Отряд Ветвистоусые (Cladocera)

Сем. Sididae

Sida crystallina (Müller), *Limnosida frontosa* G. Sars, *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin).

Cem. Daphniidae

Daphnia cucullata Sars, *D. cristata* G. Sars, *D. longispina* Müller, *Simocephalus vetulus* (Müller), *Moina micrura* Hellich, *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg, *C. pulchella* G. Sars, *C. quadrangula* (Müller), *C. reticulata* (Jurine), *Scapholeberis mucronata* (Müller).

Cem. Macrothricidae

Macrothrix laticornis (Jurine), *Ilyocryptus sordidus* (Lievin), *I. agilis* Kurz, *I. acutifrons* G. Sars.

Cem. Chydoridae

Camptocercus rectirostris Schoedl., *Eurycercus lamellatus* (Müller), *Acroperus harpae* (Baird), *Pleuroxus truncatus* (Müller), *P. aduncus* (Jurine), *P. trigonellus* (Müller), *P. similis* Vavra, *P. striatus* Schoedler, *Biapertura affinis* (Leydig), *Alona quadrangularis* (Müller), *A. rectangula* Sars, *A. costata* G. Sars, *A. guttata* G. Sars, *Disparalona rostrata* (Koch), *Rhynchotalona falcata* (G. Sars), *Monospilus dispar* G. Sars, *Graptoleberis testudinaria* (Fischer), *Leydigia leydigi* (Schoedler), *L. acanthocercoides* (Fischer), *Alonella nana* (Baird), *Al. excisa* (Fischer), *Chydorus sphaericus* (Müller), *Ch. sphaericus latus* Sars, *Ch. gibbus* G. Sars.

Cem. Bosminidae

Bosminopsis deitersi Richard, *Bosmina longirostris* (Müller), *B. coregoni* (Baird), *B. longispina* Leydig, *B. crassicornis* (Müller).

Cem. Polyphemidae

Polyphemus pediculus Müller

Cem. Cercopagidae

Bythotrephes longimanus Leydig

Сем. Leptodoridae

Leptodora kindtii (Focke)

ВЕСЛОНОГИЕ (COPEPODA)

Сем. Cyclopoida

Macrocylops albidus (Jurine), *Paracyclops fimbriatus* (Fischer), *Eucyclops macruroides* (Lilljeborg), *E. macrurus* (Sars), *E. serrulatus* (Fischer), *Cyclops vicinus vicinus* Uljanin, *C. strenuus strenuus* Fischer, *C. kolensis* Lilljeborg, *Acanthocyclus viridis viridis* (Jurine), *A. vernalis* (Fischer), *Diacyclops bicuspidatus* (Claus), *Mesocyclus leuckarti* (Claus), *Thermocyclus oithonoides* (Sars), *Th. crassus* (Fischer).

Сем. Diatomidae

Eudiaptomus gracilis (Sars), *E. graciloides* (Lilljeborg)

Сем. Temoridae

Hetercope appendiculata Sars, *Eurytemora lacustris* (Poppe), *E. velox* (Lilljeborg)

ОСТРАКОДЫ (OSTRACODA)

Сем. Cypridae

Подсем. Ilyocyprinae

Ilyocypris biplicata (Koch), *I. gibba* (Ramd.), *I. decipiens* Masi, *I. bradyi* G. O. Sars.

Подсем. Cypridae

Notodromas monacha (O.F. Müller), *Cyprois marginata* (Straus), *Cypris pubera* O.F. Müller, *Eucypris crassa* (O.F. Müller), *E. serrata* (G.W. Müller), *E. virens* (Jurine), *E. fuscata* (Jurine), *E. affinis* (Fisch.), *E. pigra* (Fisch.), *Dolerocypris fasciata* (O.F. Müller), *Isocypris priomena* (G.W. Müller), *Heterocypris incon-*

gruens (Ramd.), *Stenocypria fischeri* (Lilljeborg), *Herpetocypris reptans* (Baird), *H. chevreuxi* (G.O. Sars), *Cypridopsis vidua* (O.F. Müller), *C. newtoni* Brady et Roberts, *C. hartwigi* G. W. Müller, *C. obesa* Brady et Roberts, *C. orientalis* Brönst., *Potamocypris smaragdina* Vavra, *P. variegata* (Brady et Norm.)

Подсем. Candoninae

Cyclocypris ovum (Jurine), *C. laevis* (O.F. Müller), *C. globosa* (G.O. Sars), *Cypria exsculpta* (Fisch.), *C. ophthalmica* (Jurine), *C. lacustris* G.O. Sars, *C. curvifurcata* Klie, *C. reptans* Brönst., *Physocypris fadevi* Dub., *Candona rostrata* Brady et Norm., *C. candida* (O.F. Müller), *C. protzi* Hartwig, *C. parallela* G.W. Müller, *C. crispata* Klie, *C. fabaeformis* (Fisch.), *C. holzkampfi* Hartwig, *C. caudata* Kaufm., *C. compressa* (Koch.), *C. balatonica* (Daday), *Candonopsis kingsleii* (Brady et Roberts)

Сем. Cytheridae

Limnocythere relictta (Lilljeborg), *L. sancti-patricii* Brady et Roberts, *L. inopinata* (Baird)

ВЫСШИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (MALACOSTRACA)

Отряд Isopoda

Asellus aquaticus (L.)

Отряд Amphipoda

Rivulogammarus lacustris G. Sars

Отряд Decapoda

Astacus leptodactylus Esch.

Отряд Клеши, Acariformes

(Hydrachnellae, Halacaridae)

Сем. Hydrachnidae

Hydrachna cruenta Müller, *H. skorikovi* Piersig, *H. globosa* (De Geer)

Сем. Eylaidae

Eylais extendens (Müller), *E. mosquensis* Croneberg, *E. tullgreni* Thor, *E. setosa* Koenike, *E. rimosa* Piersig, *E. mülleri* Koenike, *E. soari* Piersig, *E. borkensis* Wainstein, *E. hamata* Koenike, *E. sokolowi* Wainstein

Сем. Hydryphantidae

Hydrysphantes placationis Thon, *Hydrodroma despiciens* (Müller)

Сем. Limnesiidae

Limnesia fulgida Koch, *L. undulata* (Müller), *L. maculata* (Müller)

Сем. Hydrobatidae

Hydrobates trigonicus Koenike, *Piona conglobata* (Koch), *P. coccinea* (Koch), *P. stjoerdalensis* (Thor), *P. variabilis* (Koch), *P. longipalris* (Krend.), *P. alpicola* (Neuman), *Forelia liliacea* (Müller), *Pionopsis lutescens* (Hermann), *Unionicola crassipes* (Müller), *U. figuralis* (Koch), *Neumanis limosa* Koch

Сем. Aturidae

Brachypoda versicolor (Müller)

Сем. Mideopsidae

Mideopsis orbicularis (Müller), *Midea orbiculata* (Müller)

Сем. Arrhenuridae

Arrhenurus crassicaudatus Kramer, *A. maculator* (Müll.),
A. bicuspidator Berl., *A. cuspidifer* Piersig, *Megaluracarus globator* (Müll.)

Сем. Porohalacaridae

Porohalacarus hydrachnoides (Lohman)

НАСЕКОМЫЕ (INSECTA)

Отряд Стрекозы (Odonata)

Подотряд Zygoptera

Сем. Lestidae

Lestes sponsa Hans., *Lestes dryas* Kirby.

Сем. Platychemidae

Platycnemis pennipes Pall.

Сем. Coenagrionidae

Enallagma cyathigerum Charp., *Coenagrion hastulatum* Charp., *C. armatum* Charp., *C. puella* L., *C. pulchellum* Lind., *Erythromma najas* Hans., *Ischnura elegans* Lind.

Подотряд Anisoptera

Сем. Aeschnidae

Aeschna grandis L.

Сем. Corduliidae

Cordulia aenea L., *Epithea bimaculata* L.

Сем. Libellulidae

Libellula quadrimaculata L., *Sympetrum flaveolum* L., *S. vulgatum* L., *S. scoticum* Don, *Leucorrhinia* sp.

Отряд Trichoptera

Сем. Hydroptilidae

Agraylea multipunctata Curt., *Oxyethira costalis* Curt.

Сем. Polycentropidae

Neureclipsis bimaculata Curt., *Holocentropus picicornis* Steph., *Cyrnus flavidus* McLach.

Сем. Hydropsychidae

Hydropsyche ornatula McLach.

Сем. Phryganeidae

Agrypnia pagetana Curt., *A. obsoleta* Hagen, *Phryganea striata* L., *Phryganea grandis* L.

Сем. Leptoceridae

Oëcetis furva Ramb., *Oe. lacustris* Pict., *Oe. ochracea* Curt., *Leptocerus senilis* Burm., *Trienodes bicolor* Curt., *Mystacides longiceornis* L.

Сем. Molannidae

Mollanna angustata Curt., *Anabolia sororcula* McLach., *Limnophilus decipiens* Kol., *L. borealis* Zett., *L. fuscinervis* Zett., *L. politus* McLach., *L. sp.*

Отряд Двукрылые, Diptera

Сем. Chironomidae

Подсем. Tanypodinae

Ablabesmyia monilis (L.), *A. phatta* (Eggert), *Clinotanypus nervosus* (Mg.), *Procladius choreus* (Mg.), *P.*

nigriventris (K.), *P. ferrugineus* (K.), *Psilotanypus rufovittatus* (V. d. Wulp.), *P. imicola* K., *Tanypus punctipennis* (Mg.), *T. vilipennis* (K.)

Подсем. Orthoclaadiinae

Acricotopus lucidus (Staeg.), *Orthocladus consobrinus* (Holmgr.), *Microcricotopus bicolor* (Zett.), *Cricotopus silvestris* (Fabr.), *Corynoneura celeripes* Winn.

Подсем. Chironominae

Триба Chironomini

Camptochironomus tentans (F.), *C. pallidivittatus* Mall., *Chironomus plumosus* L., *Ch. cingulatus* Mg., *Ch. macani* Freeman, *Cryptochironomus redekei* Krus, *C. psittacinus* (Mg.), *C. supplicans* (Mg.), *C. ussouriensis* G., *C. vulneratus* (Zett.), *Cryptotendipes nigronitens* (Edw.), *Cryptocladopelma viridula* (F.), *Einfeldia carbonaria* (Mg.), *E. pagana* (Mg.), *Endochironomus albipennis* (Mg.), *E. tendens* Fabr., *E. impar* (Walk.), *Glyptotendipes glaucus* (Mg.), *G. gripekoveni* K., *G. paripes* Edw., *Harnischia curtilamellata* (Mall.), *Leptochironomus tener* (K.), *Limnochironomus nervosus* (Staeg.), *L. pulsus* Walk, *Microtendipes pedellus* (De Geer), *Paralauterborniella nigrochalteralis* (Mall.), *Paratendipes albimanus* (Mg.), *Parachironomus arcuatus* G., *P. biannulatus* (Staeg.), *P. frequens* Joh., *Pentapedilum exsectum* K., *P. sordens* (v. d. Wulp.), *Polypedilum amoenum* G., *P. bicrenatum* K., *P. convictum* (Walk.), *P. nubeculosum* (Mg.), *P. scalaenum* Schr., *Stenochironomus gibbus* Fabr., *S. fascipennis* (Zett.), *Stictochironomus crassiforceps* K., *Xenochironomus xenolabis* K.

Триба Tanytarsini

Cladotanytarsus sp., *Paratanytarsus* sp., *Stempellina almi* Br., *Tanytarsus* sp.

ХОРДОВЫЕ (CHORDATA)

К Р У Г Л О Р О Т Ы Е

(C Y C L O S T O M A T A)

Сем. Petromyzonidae

Lampetra planeri (Bloch.)

P B B B (P I S C E S)

Cem. Salmonidae

Coregonus albula L., *C. peled* Gmelin.

Cem. Osmeridae

Osmerus eperlanus eperlanus morpha spirinchus Pallas.

Cem. Esocidae

Esox lucius L.

Cem. Cyprinidae

Rutilus rutilus (L.), *Leuciscus leuciscus* (L.), *L. cephalus* (L.), *L. idus* (L.), *Scardinius erythrophthalmus* (L.), *Aspius aspius* (L.), *Leucaspis delineatus* (Heckel), *Tinca tinca* (L.), *Gobio gobio* (L.), *Alburnus alburnus* (L.), *Blicca bjoernna* (L.), *Abramis brama* (L.), *A. ballerus* (L.), *Pelecus cultratus* (L.), *Carassius carassius* (L.), *Cyprinus carpio* L., *Chondrostoma nasus* (L.), *Ctenopharyngodon idella* (Valenc), *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenc.)

Cem. Cobitidae

Cobitis taenia L., *Misgurnus fossilis* (L.)

Cem. Siluridae

Silurus glanis L.

Cem. Anguillidae

Anguilla anguilla (L.)

Cem. Gadidae

Lota lota (L.)

Cem. Percidae

Lucioperca lucioperca (L.), *Perca fluviatilis* L., *Acerina cernua* (L.).

Cem. Cottidae

Cottus gobio L.

1. Алехин О.А. Основы гидрохимии. Л., 1970. 444 с.
2. Арэ Ф.Е., Толстяков Д.Н. О проникновении солнечной радиации в воду. — Метеорол. и гидрол., 1969, № 6, с. 58-64.
3. Атлас Калининской области. Главное управление геодезии и картографии Гос. геологического комитета СССР. М., 1964. 34 с.
4. Ашмарин И.П., Воробьев А.А. Статистические методы в микробиологических исследованиях. Л., 1962. 181 с.
5. Басова С.Л. Состав, распределение и продуктивность перифитона и микрофитобентоса. — В кн.: Биологическая продуктивность оз. Красного. Л., 1978, с. 104-120.
6. Бейли Н. Математика в биологии и медицине. М., 1959. 271 с.
7. Бергельсон Б.О. О влиянии сбросных подогретых вод Конаковской ГРЭС на условия и сроки нереста основных промысловых рыб Иваньковского водохранилища. — Матер. межвуз. науч. конф. по вопр. изуч. влияния водохр. на природу и хоз-во окружающих территорий. Калинин, 1970, с. 218-220.
8. Бергельсон Б.О. Нерест основных промысловых рыб в зоне воздействия сбросных теплых вод Конаковской ГРЭС. — В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., 1972, № 8, с. 27-30.
9. Бергельсон Б.О. Условия и сроки нереста промысловых рыб Иваньковского водохранилища и влияние сбросных теплых вод Конаковской ГРЭС. — В кн.: Рыбное хозяйство Калининской обл. М., 1974, с. 140-158.
10. Бергельсон Б.О., Никаноров Ю.И. Влияние сбросных теплых вод Конаковской ГРЭС на распределение и условия нереста рыб Иваньковского водохранилища. — В кн.: Биологические процессы в морских и континентальных водоемах. Тез. докл. II съезда ВГБО, Кишинев, 1970, с. 45-46.
11. Бикбулатов Э.С. О методе определения общего фосфора в природных водах. — Гидрохим. матер., 1975, т. 60, с. 167-173.
12. Биск Д.И. Ихтиофауна Московского моря и ее использование. — Бюл. о-ва испыт. природы, М., 1939, т. 48, вып. 4, с. 21-23.
13. Богачев В.К. Формирование водной растительности Рыбинского водохранилища. — Учен. зап. Ярославск. гос. пед. ин-та, 1952, вып. 14(24), с. 5-506.
14. Бойцов М.П. Влияние сбросных теплых вод Конаковской ГРЭС на распределение и рост молоди рыб Иваньковского водохранилища. — Вопр. ихтиол., 1971, т. 11, вып. 2(87), с. 325-331.
15. Большие плотины СССР. М.-Л., 1962. 271 с.
16. Буторина Л.Г. Фитопланктон Иваньковского водохранилища в 1954-1956 гг. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1961, вып. 4(7), с. 20-33.
17. Буторина Н.В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах Волжского каскада. Л., 1969. 320 с.

18. Буторин Н.В., Зимникова Н.А., Курдин В.П. Донные отложения Верхневолжских водохранилищ. Л., 1975. 156 с.
19. Буторин Н.В., Курдина Т.Н. Особенности температурного режима Ивановского водохранилища в условиях искусственного подогрева. – В кн.: Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л., 1975, с. 70–142.
20. Быков Л.С. Канал им. Москвы – крупный водохозяйственный комплекс и его народохозяйственное значение. – Вода, ресурсы, 1974, № 3, с. 80–91.
21. Былинкина А.А. О времени и скорости оборота минерального фосфора в поверхностных водах. – Матер. к совещ. по прогнозу, содерж. биогенных элементов и органич. вещества в водохранилищах. Рыбинск, 1969, с. 37–44.
22. Былинкина А.А. Скорость оборота минерального фосфора в Ивановском водохранилище в весенний период. Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1972, № 16, с. 45–47.
23. Былинкина А.А. Режим фосфора в Ивановском водохранилище в вегетационный период 1972 г. – В кн.: Биогенные элементы и органическое вещество в водохранилищах. Рыбинск, 1974, с. 111–117.
24. Вайнштейн М.Б. К микробиологической характеристике подогретых вод Конаковской ГРЭС. – Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1971, № 11, с. 19–22.
25. Вайнштейн М.Б., Девяткин В.Г., Митропольская И.В. Фотосинтетическая активность фитопланктона Ивановского водохранилища в зоне влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС. – Гидробиол. ж., 1973, т. 9, № 6, с. 22–29.
26. Величко Е.С. Предварительные данные по микрозообентосу Ивановского водохранилища. – Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1975, № 28, с. 36–39.
27. Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960. 329 с.
28. Виноградская Т.А. Влияние подогрева на развитие фитопланктона водохранилища-охладителя Кураховской ГРЭС. – В кн.: Гидрохимия и гидробиология водоемов-охладителей тепловых электростанций СССР. Киев, 1971, с. 136–154.
29. Гавеман А.В. Московское море. Калинин, 1955. 140 с.
30. Гавеман А.В. Почвы Калининской обл. – В кн.: Природа и хозяйство Калининской обл. Калинин, 1960, с. 248–286.
31. Гак Д.З. Бактериопланктон и его роль в биологической продуктивности водохранилищ. М., 1975. 251 с.
32. Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ. Водохранилища Верхней Волги. Л., 1975. 290 с.
33. Грейг-Смит Е. Количественная экология растений. М., 1967. 360 с.
34. Гринь В.Г. Донная альгофлора водоемов-охладителей ГРЭС Украины. – В кн.: Гидрохимия и гидробиология водоемов-охладителей тепловых электростанций СССР. Киев, 1971, с. 154–173.
35. Гусева К.А. „Цветение“ воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним. (По материалам Учинского водохранилища). – Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1952, т. 4, с. 1–82.
36. Гушин В.Ф. Характеристика некоторых косвенных показателей водно-балансового режима верхне-волжских водохранилищ. – Сб. работ Рыбинской гидрометеорол. обсерватории, 1968, вып. 4, с. 38–50.
37. Девяткин В.Г. Фитопланктон в нижнем плесе Ивановского водохранилища зимой. – В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 67–75.

38. Девяткин В.Г. Влияние подогретых вод на фитопланктон Иваньковского водохранилища. - В кн.: Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л., 1975, с. 143-197.
39. Девяткин В.Г., Кузьмин Г.В., Охалкин А.Г. Оценка сапробности Иваньковского водохранилища по фитопланктону. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1976, № 29, с. 23-25.
40. Денисов Л.И., Мейснер Е.В. Иваньковское водохранилище. - Изв. ГосНИОРХ, Л., 1961, т. 50, с. 10-30.
41. Драчев С.М. О биохимическом показателе загрязнения водоемов. - Лабор. практика, 1941, № 4, с. 15-17.
42. Драчев С.М. Борьба с загрязнением рек, озер и водохранилищ. М.-Л., 1964. 274 с.
43. Драчев С.М., Былинкина А.А., Петухова Л.А. Источники поступления и содержание фосфора в Иваньковском водохранилище. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1972, № 16, с. 48-51.
44. Драчев С.М., Былинкина А.А., Трифонова Н.А., Кудрявцева Н.А. Влияние антропогенных факторов на содержание биогенных элементов и солевой состав водохранилищ Волги. - В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976, с. 18-24.
45. Драчев С.М., Калинина Л.А. О влиянии бытовых и промышленных стоков на содержание связанного азота в водохранилищах Верхней Волги. - Матер. к совещ. по прогнозу содерж. биогенных элементов и органич. вещества в водохр., Рыбинск, 1969, с. 92-100.
46. Драчев С.М., Скопичев Б.А. Гидрохимическая характеристика р. Волги на участке от г. Калинина до устья р. Дубны. - Гидрохим. матер., 1941, т. 12, с. 151-154.
47. Дьяченко И.П. Фауна зарослей прибрежной зоны Иваньковского и Угличского водохранилищ. - Изв. ГосНИОРХ, 1968, т. 67, с. 289-298.
48. Елизарова В.А. Предварительные данные о содержании некоторых продуктов распада хлорофилла в воде Рыбинского водохранилища. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1971, № 12, с. 9-14.
49. Елизарова В.А. Влияние подогрева на состояние фотосинтетических пигментов фитопланктона в сбросных водах Конаковской ГРЭС. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1973, № 17, с. 13-18.
50. Елизарова В.А. Состав и содержание растительных пигментов в водах Рыбинского водохранилища. - Гидробиол. ж., 1973, т. 9, № 2, с. 23-33.
51. Елизарова В.А. Содержание фотосинтетических пигментов в единице биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища. - В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 46-66.
52. Елизарова В.А. Содержание фотосинтетических пигментов в фитопланктоне водоемов разного типа. Автореф. канд. дис., М., 1975. 23 с.
53. Елизарова В.А. Содержание пигментов фитопланктона в Иваньковском водохранилище по наблюдениям 1970 г. - В кн.: Биология, морфология и систематика водных организмов. Л., 1976, с. 82-90.
54. Жабров А.Б., Хромов В.А., Андреев А.В. Технические комплексы машин для оснащения предприятий прудового рыбноводства. М., 1976. 54 с.
55. Жигин В.И. Жизнь пресных вод. Т. 3. М.-Л., 1950, с. 188-189.
56. Жгарева Н.Н., Биочкио Г.И. О влиянии подогретых вод Конаковской ГРЭС на фитопланктонную фауну Иваньковского водохранилища. - В кн.: Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Борок, 1974, с. 57-60.

57. Житенева Т.С. О питании леща Иваньковского водохранилища в зоне сбросных вод Конаковской ГРЭС. – Гидробиол. ж., 1971, т. 7, № 5, с. 67–74.
58. Житенева Т.С., Никанорова Е.А. Некоторые итоги изучения влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС на биологический режим Иваньковского водохранилища. – В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., 1972, № 8, с. 3–6.
59. Жуков Б.Ф. Определитель бесцветных свободноживущих жгутиконосцев подотряда *Bodonina* Hollande. – В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971, с. 241–284.
60. Жуков Б.Ф. Бесцветные жгутиконосцы в планктоне Рыбинского водохранилища. – Гидробиол. ж., 1973, т. 9, № 6, с. 88–92.
61. Жуков Б.Ф. О роли бесцветных жгутиконосцев в биологии водоемов. – В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Иркутск, 1973, с. 153–155.
62. Заика В.Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев, 1972, с. 1–142.
63. Зайцева Е.А. Тепловой баланс Рыбинского водохранилища. – Сб. работ Рыбинской гидрометеорол. обсерватории, 1965, вып. 2, с. 72–91.
64. Зайцева Е.А. Водный баланс Иваньковского водохранилища. – В кн.: Гидрометеорологический режим верхневолжских водохранилищ. Л., 1966, с. 24–38.
65. Зиминова Н.А. Элементы гидрологического режима и водный баланс Иваньковского водохранилища за 1951–1956 гг. – Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, вып. 2(5), с. 212–228.
66. Зиминова Н.А. Количественная трансформация стока взвешенных наносов Волги каскадом верхневолжских водохранилищ. – В кн.: Факторы формирования водных масс и районирование внутренних водоемов. Л., 1974, с. 68–80.
67. Зиминова Н.А. Влияние Иваньковского водохранилища на состав стока взвешенных веществ Волги. – Водн. ресурсы, 1977, № 3, с. 62–69.
68. Зиминова Н.А., Григорьева Е.Р. Поступление аллохтонного органического вещества в Иваньковское водохранилище. – Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1974, № 24, с. 54–57.
69. Зиминова Н.А., Кольцов Г.В. Содержание некоторых микро- и макрокомпонентов во взвешенных веществах Верхней Волги. – В кн.: Факторы формирования водных масс и районирование внутренних водоемов. Л., 1974, с. 89–95.
70. Зиминова Н.А., Курдин В.П. Влияние Иваньковского водохранилища на режим стока взвешенных наносов Волги. – Матер. межвуз. науч. конф. по вопр. изуч. влияния водохр. на природу и хоз-во окружающей территории. Калинин, 1970, с. 119–121.
71. Ильина Л.К. Состояние стад промысловых рыб Иваньковского водохранилища. – В кн.: Биология рыб волжских водохранилищ. Л., 1966, с. 182–191.
72. Ильина Л.К., Поддубный А.Г. Режим уровней верхневолжских водохранилищ и его регулирование в интересах рыбного хозяйства. – В кн.: Рыбное хозяйство внутренних водоемов СССР. М., 1963, с. 47–56.
73. Калинин А.В. Зарастание Иваньковского водохранилища. – Реф. работ учрежд. от-ния биол. АН СССР за 1941–1943 гг., М.–Л., 1945, с. 41–42.
74. Калинин А.В. Первые стадии зарастания мелководий Московского моря. – Сов. ботаника, 1945, т. 13, № 4, с. 25–38.

75. К а л и н и н а Л.А. Цикл в водохранилищах и реках бассейна Верхней Волги. – Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1972, № 16, с. 51–55.
76. К а л м ы к о в а В.Г. Рельеф Калининской обл. – В кн.: Природа и хозяйство Калининской обл. Калинин, 1960, с. 82–122.
77. К а т а н с к а я В.М. Фенологические стационарные наблюдения над водной растительностью Перт-озера и методика их постановки. – Учен. зап. ЛГУ, сер. биол. наук, 1939, вып. 3, с. 112–154.
78. К а т а н с к а я В.М. Водная растительность дельты р. Аму-Дарьи. – Тр. Лаб. озеровед. АН СССР, 1959, т. 8, с. 113–228.
79. К и с е л е в И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л., 1969. 619 с.
80. К о в а л е в а М.П. Техника промышленного рыболовства на Ивановском водохранилище. – Изв. ГосНИОРХ, Л., 1964, т. 56, с. 42–70.
81. К о н с т а н т и н о в К.Г. Сравнительный анализ морфологии и биологии окуня, судака и берша на разных этапах развития. – Тр. Ин-та морфол. животных им. А.Н. Северцова, 1957, вып. 16, с. 181–236.
82. К о р г и н а Е.М., М о р д у х а й-Б о л т о в с к о й Ф.Д. О влиянии Конаковской теплоэлектростанции на хирономид. – Гидробиол. ж., 1977, т. 13, № 5, с. 43–47.
83. К у д р я в ц е в Н.А. Влияние бытовых и промышленных стоков на солевой состав вод Верхней Волги от истоков до Ивановской плотины. – В кн.: Абиотические факторы биологического круговорота в водоемах. Л., 1971, с. 43–51.
84. К у д р я в ц е в В.М. Численность, время генерации и продукция бактерий в Волге и ее водохранилищах в 1970 г. – Микробиол., 1973, т. 42, вып. 1, с. 141–148.
85. К у д р я в ц е в В.М. Первичная продукция и деструкция органического вещества в Волге и ее водохранилищах в 1970 г. – В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 35–45.
86. К у з н е ц о в С.И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л., 1970. 440 с.
87. К у з ь м и н Г.В. Фитопланктон Шекснинского водохранилища и сопредельной ему акватории Рыбинского. – Автореф. канд. дис., Л., 1971. 21 с.
88. К у з ь м и н Г.В. Фитопланктон. Видовой состав и обилие. – В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с. 73–87.
89. К у з ь м и н Г.В., Б а л о н о в И.М. Фитопланктон. – В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с. 73–80.
90. К у з ь м и н Г.В., Д е в я т к и н В.Г. Видовой состав фитопланктона Ивановского водохранилища. – В кн.: Антропогенные факторы в жизни внутренних водоемов. Л., 1975, с. 5–31.
91. К у р д и н а Т.Н. Тепловой баланс Ивановского водохранилища и изменение его составляющих в зоне подогрева Конаковской ГРЭС – Матер. II симп. по влиянию ТЭС на гидрол. и биол. водоемов, 1974, с. 80–83.
92. К у р д и н а Т.Н. Акватория и объем подогретых вод в Ивановском водохранилище. – Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1976, № 31, с. 56–59.
93. К у р д и н а Т.Н., Д е в я т к и н В.Г. О влиянии подогретых вод Конаковской ГРЭС на содержание кислорода и развитие фитопланктона в Ивановском водохранилище в зимний период. – Гидробиол. ж., т. 8, № 4, 1972, с. 75–80.
94. К у р д и н В.П. Грунты Ивановского водохранилища. – Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1961, вып. 4(7), с. 328–346.
95. К у р д и н В.П. Основные положения о процессах образовании грунтов в верхневолжских водохранилищах. – Тр. Всесоюз. совещ. по биол. освоению рыбохоз. освоения водохр., 1961, с. 53–60.

96. Левадная Г.Д. Опыт количественного учета микрофитобентоса водохранилища Новосибирской ГЭС. – В кн.: Водоросли и грибы западной Сибири. Ч. 2. Новосибирск, 1965, с. 24–34.
97. Литвинов А.С. Формирование, структура и флуктуации термоклина в Ивановском водохранилище. – В кн.: Факторы формирования водных масс и районирующее внутренних водоемов. Л., 1974, с. 120–147.
98. Лузанская Д.И. Рыбохозяйственное использование внутренних водоемов СССР (озер, рек и водохранилищ). М., 1965. 599 с.
99. Лузанская Д.И. Промышленное рыболовство в озерах, реках и водохранилищах СССР в 1959–1966 гг. – Изв. ГосНИОРХ, Л., 1970, т. 70, с. 3–137.
100. Маевский В.И. Геологическое строение Калининской обл. – В кн.: Природа и хозяйство Калининской обл. Калинин, 1960, с. 5–81.
101. Мажейкайте С.И. Планктонные простейшие. – В кн.: Зоопланктон Онежского озера. Л., 1972, с. 40–125.
102. Максимова Г.Д. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Ивановского и Угличского водохранилищ. – В кн.: Рыбное хозяйство Калининской обл. М., 1974, с. 125–139.
103. Максимова Г.Д. О влиянии повышенной температуры воды на развитие некоторых личинок рода *Chironomus*. – В кн.: Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Борок, 1974, с. 98–100.
104. Мамаева Н.В. Планктонные инфузории р. Волги. – Гидробиол. ж., 1975, т. 11, № 1, с. 33–38.
105. Марголина Г.Л. Интенсивность процессов бактериального разрушения органических веществ в водохранилищах. Автореф. канд. дис., М., 1969. 22 с.
106. Мейснер Е.В. Зимний кислородный режим Ивановского водохранилища и канала им. Москвы в связи с годовыми различиями в их эксплуатации. Волга-1. – Матер. I конф. по изуч. водоемов бассейна Волги, Куйбышев, 1971, с. 42–46.
107. Мессинев М.А. Роль микроорганизмов в самоочищении водоемов. – В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Ч. 2. Лиственничное на Байкале, 1973, с. 73–75.
108. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. 240 с.
109. Мятропольский В.И. К распространению сферид в Ивановском водохранилище и его притоках. – Гидробиол. ж., 1973, т. 9, № 6, с. 96–99.
110. Мятропольский В.И. Зообентос Ивановского водохранилища в районе сброса подогретых вод Конаковской ГРЭС. – Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1974, № 24, с. 19–23.
111. Михеева Т.М. Оценка продукционных возможностей единицы биомассы фитопланктона. – В кн.: Биологическая продуктивность эвтрофного озера. М., 1970, с. 50–70.
112. Моляков А.В. Зоопланктон. – В кн.: Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972, с. 176–193.
113. Мордухай-Болтовская Э.Д. Зоопланктон Ивановского водохранилища. – Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, вып. 1(4), с. 161–176.
114. Мордухай-Болтовская Э.Д. Зоопланктон Ивановского и Угличского водохранилищ в 1955–1956 гг. – Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, вып. 1(4), с. 161–175.

115. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. - Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1961, вып. 4(7), с. 49-177.
116. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища (общий обзор). - Тр. Дарвин. гос. заповедника, 1974, вып. 12, с. 158-195.
117. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Формы воздействия тепловых и атомных электростанций на жизнь водоемов. - Матер. II симп. по влиянию ТЭС на гидр. и биол. водоемов, Борок, 1974, с. 107-110.
118. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Исследования Института биологии внутренних вод АН СССР по влиянию теплоэлектростанций на биологию водоемов. - Водн. ресурсы, 1975, № 6, с. 87-105.
119. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Проблема влияния тепловых и атомных электростанций на гидробиологический режим водоемов (обзор). - В кн.: Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л., 1975, с. 7-69.
120. Неизвестнова-Жакина Е.С. Планктон Ивановского водохранилища в 1937-1938 гг. - Тр. Зоол. ин-та АН СССР, Л., т. 7, № 1, 1941, с. 170-192.
121. Никаноров Ю.И. Ивановское водохранилище. - Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 102, с. 5-25.
122. Никаноров Ю.И., Никанорова Е.А. Влияние сбросных вод Конаковской ГРЭС на ихтиофауну и рыбное хозяйство Ивановского водохранилища. - Матер. междуз. науч. конф. по вопр. изуч. влияния водохр. на природу и хоз-во окружающей территории. Калинин, 1970, с. 214-217.
123. Никанорова Е.А., Никаноров Ю.И. Ихтиофауна и рыбное хозяйство водоемов бассейна Верхней Волги. - Матер. I конф. по изуч. водоемов бассейна Волги, Куйбышев, 1971, с. 238-243.
124. Никаноров Ю.И., Никанорова Е.А. Влияние сбросных теплых вод Конаковской ГРЭС на рыб и рыбное хозяйство Ивановского водохранилища. - В кн.: Рыбное хозяйство Калининской обл. М., 1974, с. 159-195.
125. Озеров С.А. Волга, Ока и Москва-река как источники водоснабжения г. Москвы. - Тр. комиссии по изыск. новых источн. водоснабжения г. Москвы. М., 1927, вып. 4, с. 5-26.
126. Основные гидрологические характеристики. Верхне-Волжский район, Л., 1967, вып. 10. 768 с.
127. Остапеня А.П. Биохимическое потребление кислорода. - В кн.: Функционирование пелагических районов океана. М., 1971, с. 250-284.
128. Остроумов А.А. О состоянии запасов рыб в Угличском и Ивановском водохранилищах. - Тр. VI совещ. по проблемам биол. внутр. вод, 1959, с. 292-297.
129. Остроумов А.А. О динамике численности основных рыб верхневолжских водохранилищ. - Тр. Совещ. ихтиол. комис. АН СССР, ТИИ, вып. 10, с. 206-213.
130. Павельева Е.Б., Мамаева Н.В. Участие инфузорий в использовании продукции фитопланктона Рыбинского водохранилища. - Экология, 1976, с. 78-80.
131. Пая Л. Газовый режим охлаждающей воды Конаковской ГРЭС и его влияние на Ивановское водохранилище. - Матер. к совещ. по проблеме: "содерж. биогенных элементов и органич. вещества в водохр.". Рыбинск, 1969, с. 101-110.

132. П а н Л. Закономерности изменения химического состава речной воды под влиянием тепловых электростанций. – Автореф. канд. дис., Фрунзе, 1971. 24 с.
133. П е т у х о в а Л.А. Об использовании ультрафиолетового облучения при определении общего фосфора в поверхностных водах. – Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, № 16, с. 48–51.
134. П л о х и н с к и й Н.А. Биометрия. Новосибирск, 1961. 364 с.
135. П о д д у б н а я Т.Л. Динамика донного населения Ивановского водохранилища в районе сброса теплых вод и за его пределами. – Симп. по влиянию подогретых вод ТЭС на гидрол. и биол. водоемов. Борок, 1971, с. 49–50.
136. П о д д у б н а я Т.Л. Донная фауна Ивановского водохранилища в районе сброса теплых вод Конаковской ГРЭС. – В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971, с. 96–103.
137. П о д д у б н а я Т.Л. Продукция тубифицид Ивановского водохранилища в районе сброса теплых вод Конаковской ГРЭС. – Гидробиол. ж., 1973, т. 9, № 5, с. 52–57.
138. П о д д у б н а я Т.Л. Состояние донной фауны Ивановского водохранилища за 32-й год его существования. – В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 143–154.
139. П о т а п о в А.А. Распределение водных растений в заливах Ивановского и Истринского водохранилищ в зависимости от состава воды и характера донных отложений. – В кн.: Строительство водохранилищ и проблема малярии. М., 1954, с. 40–64.
140. П о т а п о в А.А. Заращение водохранилищ при различном режиме уровней. – Бот. журн., 1959, № 9, с. 1271–1278.
141. П р и е м ы санитарного изучения водоемов. Под общ. ред. С.М. Драчева. Авт.: С.М. Драчев, А.С. Разумов, Б.А. Скопинцев, Н.М. Кабанов. М., 1960. 355 с.
142. П ы р и н а И.Л. Первичная продукция фитопланктона в Ивановском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов. – В кн.: Продукцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. Л., 1966, с. 249–270.
143. П ы р и н а И.Л. Эффективность утилизации солнечной энергии при фотосинтезе планктона волжских водохранилищ. – В кн.: Лучистые факторы жизни водных организмов. Л., 1967, с. 34–42.
144. П ы р и н а И.Л. Первичная продукция фитопланктона в волжских водохранилищах. Вторая конф. по изуч. водоемов бас. Волги. „Волга-2“, Борок, 1974, с. 20–24.
145. П ы р и н а И.Л., Д е в я т к и н В.Г., Е л и з а р о в а В.А. Экспериментальное изучение влияния подогрева на развитие и фотосинтез фитопланктона. – В кн.: Антропогенные факторы в жизни водоемов. Л., 1975, с. 67–84.
146. П ы р и н а И.Л., Е л и з а р о в а В.А. Спектрофотометрическое определение хлорофиллов в культурах некоторых водорослей. – В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов, Л., 1971, с. 56–65.
147. П ы р и н а И.Л., Н а у м о в а Е.И. Интенсивность фотосинтеза фитопланктона в сбросных водах Конаковской ГРЭС. – Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1973, № 17, с. 18–22.
148. П ы р и н а И.Л., Р у т к о в с к а я В.А. Зависимость интенсивности фотосинтеза волжского фитопланктона от проникающей в воду суммарной солнечной радиации. – В кн.: Биологические продукционные процессы в водоемах бассейна Волги. Л., 1976, с. 48–60.

149. Работнова И.Л. Физиологическая изменчивость микроорганизмов и ее регулирование. - Успехи микробиол., 1974, вып. 10, с. 120-131.
150. Ривьер И.К. Материалы по размножению хищных *Cladocera* (*Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus*) в Рыбинском водохранилище. - В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971, с. 105-112.
151. Ривьер И.К. Зоопланктон в районе сброса теплых вод Конаковской ГРЭС в 1967-1968 гг. - В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 117-125.
152. Ривьер И.К. Зоопланктон Иваньковского водохранилища в зоне влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС. - В кн.: Экология организмов водохранилищ-охладителей. М.-Л., 1975, с. 220-244.
153. Ривьер И.К., Житенева Т.С. Зоопланктонное питание леща в районе Конаковской ГРЭС. - Информ. бюл. "Биол. внутр. вод", 1976, № 31, с. 42-48.
154. Романенко В.И. Микробиологические процессы в водохранилищах различных типов. - Автореф. канд. дис., М., 1964. 20 с.
155. Романенко В.И. Численность и продукция бактерий в водохранилищах Волги. - В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976, с. 60-67.
156. Романенко В.И., Кузнецов С.И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Л., 1974. 194 с.
157. Романова А.П. Бактериальная флора приплотинного плеса Иваньковского водохранилища, испытывающего влияние подогретых вод Конаковской ГРЭС. - В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., 1972, № 8, с. 10-14.
158. Рощупко В.Ф. Особенности температурного и кислородного режимов Иваньковского водохранилища летом 1972 г. - Информ. бюл. "Биол. внутр. вод", 1975, № 25, с. 37-40.
159. Румянцев А.М. Опыт эксплуатации водного хозяйства канала им. Москвы. - Тр. III Всесоюз. гидрол. съезда, 1959, т. 6, с. 175-183.
160. Рутковская В.А. Характеристика радиационных свойств озер, водохранилищ и морей. - В кн.: Морские метеорологические исследования. М., 1962, с. 117-132.
161. Савина В.Д. Уровенный режим Иваньковского водохранилища. - Сб. работ Рыбинской гидрометеорол. обсерватории, 1966, вып. 3, с. 89-91.
162. Саппо Г.Б. Запасы леща Иваньковского водохранилища и влияние на них сбросных теплых вод Конаковской ГРЭС. - В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутрен. водоемов. Л., 1974, № 13, с. 44-53.
163. Саппо Л.М. Особенности кислородного режима Иваньковского водохранилища в подледный период. - Информ. бюл. "Биол. внутр. вод", 1975, № 27, с. 50-53.
164. Себенцов Б.М., Биск Д.И., Мейснер Е.В. Режим и рыба Иваньковского водохранилища в первые 2 года его существования. - Тр. Воронеж. отд-ния ВНИИПРХ, 1940, т. 3, вып. 2, с. 9-95.
165. Себенцов Б.М., Мейснер Е.В. Рыбохозяйственное освоение водохранилищ канала Москва-Волга. - Рыбн. хоз-во, 1946, № 4-5, с. 18-24.
166. Сигарева Л.Е. О влиянии характера механического разрушения фитопланктона на степень экстрагирования его пигментов. - Информ. бюл. "Биол. внутр. вод", 1974, № 24, с. 8-11.
167. Скальская И.А. Заселение древесных субстратов фауной в подогреваемой и неподогреваемой зоне у Костромской ГРЭС. - Матер

- II симп. по влиянию тепловых электростанций на гидрол. и биол. водоемов, Борок, 1974, с. 165-168.
168. Скопнищев Б.А. Органическое вещество в природных водах. - Тр. ГОИН, 1950, вып. 17(29), 280 с.
 169. Скопнищев Б.А., Карпов А.В., Тимофеева С.Н. Опыт применения автоклава для минерализации органических веществ природных вод. - Гидрохим. матер., 1963, т. 35, с. 183-199.
 170. Сорокин Ю.И. Продукция фотосинтеза волжских водохранилищ в конце июня 1959 г. - Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1961, № 11, с. 3-6.
 171. Справочник по климату СССР. Влажность воздуха, атмосферные осадки, снежный покров. Л., 1967, вып. 8. 358 с.
 172. Справочник по климату СССР. Температура воздуха и почвы. М., 1964, вып. 8. 354 с.
 173. Столбунова В.Н. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Ивановского водохранилищ в 1971-1974 гг. - В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с. 170-212.
 174. Столбунова В.Н., Ривьер И.К., Пидгайко М.Л. Новые для Ивановского водохранилища виды планктонных Cladocera. - Информ. бюл. "Биол. внутр. вод", Л., 1975, № 28, с. 33-36.
 175. Строганов Н.С., Захаров Н.Г. Труды комиссии по изысканию новых источников водоснабжения г. Москвы. М., 1927, вып. 3. 209 с.
 176. Сыроватская Н.И. Особенности в биологии размножения донского судака и поведения его молоди. - Зоол. ж., 1953, т. 32, вып. 1, с. 93-104.
 177. Тарасенко Л.В., Саппо Л.М. Фитопланктон, первичная продукция и деструкция органического вещества в Ивановском водохранилище. Тез. докл. III съезда ВГБО, 1976, т. 3, с. 180-183.
 178. Тачалов С.Н. Особенности термического режима Ивановского и Угличского водохранилищ. - Сб. работ Рыбинской гидрометеорол. обсерватории, 1966, вып. 3, с. 75-85.
 179. Трифонова Н.А. О зимнем гидрохимическом режиме Ивановского водохранилища. - Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1960, вып. 3(6), с. 307-313.
 180. Трифонова Н.А. Гидрохимический режим Ивановского водохранилища. - Тр. совещ. ихтиол. комис. АН СССР, 1961, вып. 10, с. 76-79.
 181. Трифонова Н.А. Гидрохимические материалы к характеристике санитарного состояния Верхней Волги. - В кн.: Продуцирование органического вещества во внутренних водоемах. М.-Л., 1966, с. 49-61.
 182. Трифонова Н.А. Соединения азота в Рыбинском водохранилище. Автореф. канд. дис., М., 1974. 28 с.
 183. Трифонова Н.А. О содержании органического азота в Рыбинском водохранилище. - Информ. бюл. "Биол. внутр. вод", 1977, № 33, с. 64-67.
 184. Трифонова Н.А., Калинина Л.А. Об определении общего азота в воде. - Информ. бюл. "Биол. внутр. вод", 1973, № 17, с. 64-66.
 185. Тюрин П.В. Фактор естественной смертности и его значение при регулировании рыболовства. - Вопр. ихтиол., 1962, т. 2, вып. 3(24), с. 403-427.
 186. Федоров В.Д. Особенности организации биологических систем и гипотеза "вспышки вида в сообществе". - Вест. МГУ, сер. биол., 1970, № 2, с. 71-81.

187. Фейгина З.С. Проникновение дрейссены в водную систему канала им. Москвы и способы борьбы с ней. - Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1950, т. 2, с. 39-42.
188. Фенюк В.Ф. Донная фауна Ивановского и Угличского водохранилищ. - Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, вып. 1(4), с. 139-160.
189. Физико-географическое районирование нечерноземного центра. М., 1963. 451 с.
190. Флейс М.Л. О влиянии сбросных подогретых вод Конаковской ГРЭС на температурный и гидрохимический режим Ивановского водохранилища. - В кн.: Рыбное хозяйство Калининской обл. М., 1974, с. 108-124.
191. Фортунатов М.А. Цветность и прозрачность воды верхневолжских водохранилищ. - В кн.: Абиотические факторы биологического круговорота в водоемах. Л., 1971, с. 86-100.
192. Фортунатов М.А. О проточности и водообмене водохранилищ. - В кн.: Факторы формирования водных масс и районирование внутренних водоемов. Л., 1974, с. 111-119.
193. Чернов В.Н. Характеристика высшей водной растительности пойменных озер. - Учен. зап. Петрозаводск. гос. ун-та, 1947, т. 2, вып. 3, с. 13-33.
194. Чиркова З.Н. Донные Cladocera (Crustacea) Ивановского водохранилища в районе сброса теплых вод Конаковской ГРЭС. - Матер. II симп. по влиянию тепловых электростанций на гидро- и биол. водоемов. Борок, 1974, с. 187-188.
195. Чиркова З.Н. О распространении и экологии видов рода *Hyocryptus* (Cladocera, Macrothricidae) в водоемах бассейна Верхней Волги. - Информ. бюл. "Биол. внутр. вод", 1974, № 23, с. 39-43.
196. Чиркова З.Н., Величко Е.С. Мейобентос Ивановского водохранилища в районе сброса теплых вод Конаковской ГРЭС. - Матер. II симп. по влиянию тепловых электростанций на гидрол. и биол. водоемов. Борок, 1974, с. 189-191.
197. Чиркова З.Н., Мордухай-Болтовской Ф.Д. О микробентосе озер Белого, Кубенского и Северо-Двинского канала. - В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971, с. 63-81.
198. Чорик Ф.П. Свободноживущие инфузории водсемов Молдавии. Кишинев, 1968. 251 с.
199. Шамардина И.П. Борьба с антропогенной евтрофикацией водоемов. - В кн.: Общая экология. Биоценология. Гидробиология. М., 1975, т. 2, с. 100-136.
200. Шенников А.П. Луговедение. Л., 1941. 240 с.
201. Шень-Юнь-Фень. Наблюдения над экологией пресноводных инфузорий. - Автореф. канд. дис., Л., 1960. 24 с.
202. Шмелева Ю.Д. Заращение Ивановского водохранилища канала им. Москва-Волга и заселение его личинками анофелеса за три года существования. - Мед. паразитология, 1940, т. 9, вып. 3, с. 17-30.
203. Шмелева Ю.Д. Заращение и анафелогенность Ивановского водохранилища. - В кн.: Строительство водохранилищ и проблема малярии. М. 1964, с. 65-120.
204. Щербаков А.П. Основные черты гидрохимического режима Ивановского водохранилища. - Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1941, т. 8, вып. 1, с. 148-169.
205. Щербаков А.П. Продуктивность зоопланктона Глубокого озера. III. Планктонные простейшие. - Тр. ВГБО, 1963, т. 13, с. 13-24.

206. Щ е р б а к о в А.П. Численность и биомасса простейших в планктоне евтрофного озера (о. Белое). - Гидробиол. ж., 1969, т. 5, № 2, с. 14-21.
207. Э г г е р т М.Б. Планабические инфузории. - Тр. Лимнол. ин-та СО АН СССР, 1971, вып. 12(32), с. 201-223.
208. Э к з е р ц е в В.А. Продукция прибрежно-водной растительности Иваньковского водохранилища. - Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1958, № 1, с. 19-21.
209. Э к з е р ц е в В.А. Зарастание литорали Волжских водохранилищ. - В кн.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.-Л., 1963, с. 15-29.
210. Э к з е р ц е в В.А. Флора Иваньковского водохранилища. - В кн.: Растительность волжских водохранилищ. Л., 1966, с. 104-142.
211. Э к з е р ц е в В.А. Растительность Иваньковского водохранилища. - В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971, с. 75-96.
212. Э к з е р ц е в В.А., М и ш у л и н а Г.И. О заболачивании мелководий Иваньковского водохранилища. - Информ. бюл. "Биол. внутр. вод", 1976, № 32, с. 21-25.
213. Э к з е р ц е в В.А., С о к о л о в а М.А. Сообщества хвоща приречного на Иваньковском водохранилище. - Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1963, вып. 5(8), с. 21-35.
214. Я к у б о в с к и й К.Б., М е р е ж к о А.И. Поглощение биогенных веществ водными растениями, как фактор предотвращения евтрофирования водоемов. - Тез. докл. I Всесоюз. симп. по антропогенному евтрофированию водоемов. Черноголовка, 1974. с. 119-121.
215. В e h n i n g A.L. Das Leben der Volga, Die Binnengewässer. Stuttgart, 1928. 160 S.
216. L i k e n s G.E. Primary production of inland aquatic ecosystems. - Ecol. stud., N 14, 1975, p. 185-202.
217. L o r e n z e n C.J. Determination of chlorophyll and pheo-pigments: spectrophotometric equations. - Limnol. oceanogr., 1967, vol. 12, N 2, p. 343-346.
218. P a n t l e R., B u c k H. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse. - Gas- und Wasserfach., 1955, N 96, S. 604.
219. P a r s o n s T.R., S t r i k l a n d J.D.H. Discussion of spectrophotometric determination of marine-plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. - J. Marine Res., 1963, vol. 21, N 3, p. 155-163.
220. R e i n o l d s C.S., W a l s b y A.E. Water-blooms. - Biol. Rev., 1975, N 50, p. 437-481.
221. S l a d e č e k V. System of water quality from biological point of view. - Ergebnisse der Limnologie, Hf. 7. Arch. Hidrobiol., Beiheft 7, 1973, p. 1-218.
222. S o r o k i n Yu.I., K a d o t a H. Techniques for the Assessment of Microbiol. Production and Decomposition in Fresh Waters. - IBP Handbook, 1972, N 23. 112 p.
223. T a l l i n g J.F. Primary production of fresh-water microphytes - In: Photosynthesis and productivity in different environments. IBP Handbook, 1975, vol. 3, p. 225-247.
224. U N E S C O. Determination of photosynthetic pigments in sea-water (Monographs on oceanographic methodology, 1). Paris, 1966. 69 p.

Предисловие	3
Глава I. Краткий физико-географический очерк водохранилища и его бассейна	5
Глава II. Гидрология	14
Водный баланс и режим уровня	14
Течения и волнение	18
Температурный режим	19
Взвешенные вещества. Донные отложения	23
Глава III. Гидрохимический режим	29
Солевой состав	30
Прозрачность	35
Показатели содержания органического вещества	36
Кислород	40
Свободная углекислота	44
Азот	45
Фосфор	50
Кремний	54
Железо	54
Цинк	56
Глава IV. Микробиологические процессы распада органического вещества	57
Биохимическое потребление кислорода	58
Деструкция органического вещества	62
Бактериальная продукция	66
Численность бактериопланктона	66
Глава V. Фитопланктон	71
Видовой состав	72
Сезонная и годичная динамика развития фитопланктона	74
Влияние Конаковской ГРЭС на фитопланктон	80
Глава VI. Микрофитобентос	88
Видовой состав	88
Распределение и сезонная динамика развития микрофитобентоса	88
Распределение и сезонная динамика развития еумикрофитобентоса	93
Глава VII. Первичная продукция фитопланктона	102
Содержание растительных пигментов	104
Фотосинтез фитопланктона	109
Общая характеристика продуктивности фитопланктона	115

206.	Глава VIII. Высшая водная растительность	125
	Флористический состав растительности	125
	Формирование растительности	126
	Распределение растительности	128
207.	Характеристика основных растительных формаций	133
	Заболачивание мелководий	140
208.	Продукция	153
209.	Глава IX. Беспцветные жгутиконосцы и инфузории	158
210.	Глава X. Зоопланктон	174
	Распределение	175
	Сезонная динамика	181
211	Биология массовых видов	186
	Влияние сбросных вод Конаковской ГРЭС на зоопланктон	192
212	Общая оценка современного состояния зоопланктона	194
	Глава XI. Зообентос	197
	Макробентос	197
213	Мейобентос	207
	Глава XII. Фауна прибрежной зоны	210
214	Зоопланктон	211
	Фитофильная фауна	212
	Зообентос	215
215	Глава XIII. Ихтиофауна	219
216	Заключение	238
217	Приложение. Списки видов растений и животных Иваньковского водохранилища	
	Водоросли (Г.В. Кузьмин, В.Г. Девяткин)	247
	Высшие растения (В.А. Экзерцев, Л.И. Лисицина)	262
218	Жгутиковые (Б.Ф. Жуков)	269
	Ресничные инфузории (Н.В. Мамаева)	270
	Сосущие инфузории (Н.М. Мамаева)	274
219	Саркодовые (Н.В. Мамаева)	274
	Нематоды (В.Г. Гагарин)	275
	Коловратки (И.К. Ривьер)	277
	Малощетяковые черви (Т.Л. Поддубная)	279
220	Пиявки (В.И. Митропольский)	280
	Моллюски (В.И. Митропольский)	281
	Ракообразные	282
221	Подкласс Branchiopoda (И.К. Ривьер)	282
	Подкласс веслоногие (И.К. Ривьер)	284
	Подкласс остракоды (Л.М. Семенова)	284
222	Подкласс высшие ракообразные (Ф.Д. Мордухай-Болтовской)	285
	Паукообразные (клещи) (Б.А. Вайнштейн)	286
223	Насекомые	287
	Отряд Odonata (В.М. Таранова)	287
	Отряд Trichoptera (В.М. Таранова)	288
224	Отряд Diptera, сем. Chironomidae (А.И. Шилова)	288
	Хордовые (по данным Ю.И. Никифорова)	289