



2018

Выпуск/Issue 82 (85)

**ТРУДЫ ИНСТИТУТА
БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
ИМЕНИ И.Д. ПАПАНИНА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК**

**TRANSACTIONS OF PAPANIN INSTITUTE
FOR BIOLOGY OF INLAND WATERS
RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES**

**Разнообразие, распределение и обилие
гидробионтов в водохранилищах
Волжско-Камского бассейна**

**Diversity, Distribution and Abundance
of Hydrobionts in the Water Reservoirs
of The Volga-Kama basin**

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО НАУЧНЫХ ОРГАНИЗАЦИЙ

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК



ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД ИМЕНИ И.Д. ПАПАНИНА РАН



ТРУДЫ ИБВВ РАН

ВЫПУСК 82(85)

2018

АПРЕЛЬ–ИЮНЬ

Выходит 4 раза в год

**РАЗНООБРАЗИЕ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
И ОБИЛИЕ ГИДРОБИОНТОВ
В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВОЛЖСКО-
КАМСКОГО БАССЕЙНА**

Борок
2018

FEDERAL AGENCY OF SCIENTIFIC ORGANIZATIONS

THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES



PAPANIN INSTITUTE FOR BIOLOGY OF INLAND WATERS

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES



TRANSACTIONS OF IBIW RAS

ISSUE 82(85)

2018

APRIL–JUNE

The Journal is published quarterly

**DIVERSITY, DISTRIBUTION
AND ABUNDANCE OF HYDROBIONTS
IN THE WATER RESERVOIRS
OF THE VOLGA-KAMA BASIN**

Borok
2018

УДК 574(28)
ББК 28.081
Г 46

Разнообразие, распределение и обилие гидробионтов в водохранилищах Волжско-Камского бассейна / [отв. ред. Ю. В. Герасимов]. – Борок: Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. Труды; вып. 82 (85). – 2018. – 132 с.

Д. Б. Косолапов, И. С. Микрякова, А. И. Копылов, Л. Г. Корнева, В. В. Соловьева, О. С. Макарова, Л. Г. Гречухина, В. И. Лазарева, Р. З. Сабитова, Е. А. Соколова, С. Н. Перова, Е. Г. Пряничникова, Н. Н. Жгарева, Д. П. Карabanов, Д. Д. Павлов, М. И. Базаров, Е. А. Боровикова, Ю. В. Герасимов, Ю. В. Кодухова, А. К. Смирнов, И. А. Столбунов, Ю. В. Герасимов, М. И. Малин, Ю. И. Соломатин, М. И. Базаров, С. Ю. Бражник, И. И. Томилиня, М. В. Галева, Р. А. Ложкина, Н. Г. Тарасова, А. А. Зубишина

В выпуске представлены статьи, написанные по материалам экспедиционных исследований, проведенных на водоемах Волго-Камского бассейна на научном судне ИБВВ РАН в 2015–2017 гг. В работах отражены результаты исследований по биологическому разнообразию гидробионтов и современным изменениям в составе биоты. Рассмотрены вопросы структуры и функционирования биологических сообществ в связи с гидрохимическими и гидрофизическими условиями среды. Приводятся данные по численности, биомассе и продукции фито- и бактериопланктона, качеству воды и донных отложений по данным биотестирования, уровне количественного развития зоопланктона и зообентоса. Рассматриваются особенности пространственного и временного распределения рыб, прослеживается многолетняя динамика численности популяций, анализируется состояние запасов основных промысловых видов. Полученные результаты, отраженные в статьях, легли в основу докладов, подготовленных авторами на Всероссийскую конференцию “Волга и ее жизнь” (22–26 октября 2018 года, ИБВВ РАН).

Книга рассчитана на гидрологов, гидрохимиков, гидробиологов, экологов и специалистов в области охраны и использования водных ресурсов, а также студентов географических, биологических и экологических факультетов.

Ответственный редактор тома
доктор биологических наук **Ю. В. Герасимов**
Ответственный секретарь **А. А. Сажнева**

Рецензенты:

*А. Г. Охапкин, д.б.н.
Г. В. Шурганова, д.б.н.
М. Б. Вайнштейн, д.б.н.
Д. М. Безматерных, д.б.н.*

*Ф. М. Шакирова, к.б.н.
А. П. Новоселов, д.б.н.
О. Ф. Филенко, д.б.н.*

Редакционная коллегия Трудов ИБВВ РАН:

*С. А. Поддубный (гл. редактор), д.г.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
А. В. Крылов (зам. гл. редактора), д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия
А. А. Бобров, к.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Б. К. Габриелян, д.б.н., проф., НАН РА НЦ ЗГЭ, Ереван, Армения
В. К. Голованов, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
А. Н. Дзюбан, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Хай Доан Нё, д.ф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам*

*В. Т. Комов, д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия
В. И. Лазарева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Н. М. Минеева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Лам Нгуен Нгок, д.ф., проф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам
А. А. Протасов, д.б.н., проф., ИГБ НАНУ, Киев, Украина
К. Робинсон, д.ф., EAWAG, Цюрих, Швейцария
В. П. Семенченко, д.б.н., чл.-кор. НАНБ, НПЦ НАН по биоресурсам Минск, Беларусь*

*Печатается по решению Ученого совета ИБВВ РАН.
Исследования проведены при финансовой поддержке государства в лице ФАНО России.*

Издание осуществлено при финансовой поддержке гранта РФФИ № 18-04-20043-Г.

*Адрес редакции: 152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н,
Институт биологии внутренних вод РАН
тел./факс (48547) 2-48-09; e-mail: trud@ibiw.yaroslavl.ru*

Diversity, Distribution and Abundance of Hydrobionts in the Water Reservoirs of The Volga-Kama basin. / [Editors-in-chief Yu. V. Gerasimov] – Borok: Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences. – 2018. Issue 82(85). – 132 p.

D. B. Kosolapov, I. S. Mikryakova, A. I. Kopylov, L. G. Korneva, V. V. Solovyeva, O. S. Makarova, L. G. Grechukhina, V. I. Lazareva, R. Z. Sabitova, E. A. Sokolova, S. N. Perova, E. G. Pryanichnikova, N. N. Zhigareva, D. P. Karabanov, D. D. Pavlov, M. I. Bazarov, E. A. Borovikova, Yu. V. Gerasimov, Yu. V. Kodukhova, A. K. Smirnov, I. A. Stolbunov, Y. V. Gerasimov, M. I. Malin, Y. I. Solomatin, M. I. Bazarov, S. Y. Brazhnik, I. I. Tomilina, M. V. Gapeeva, R. A. Lozhkina, N. G. Tarasova, A. A. Zubishina

This issue includes articles which are based on the materials of field studies conducted in waterbodies of the Volga-Kama basin on a research vessel of the Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences in 2015 – 2017. The articles present the results of the studies on biological diversity of hydrobionts and modern changes in the biota composition. The structure and functioning of biological communities are considered in respect to hydrochemical and hydrophysical environmental conditions. The data on the abundance, biomass, and production of phyto- and bacterioplankton, water and bottom sediment quality according to the results of bioassay, the level of zooplankton and zoobenthos development are presented. The features of spatial and temporal fish distribution are considered; the long-term dynamics of the abundance of populations is observed; the state of populations of the main commercial fish is analyzed. The obtained results formed the basis of the reports prepared by the authors for the All-Russian Conference "The Volga and Its Life" (October 22–26, 2018, IBIW RAS).

The book is aimed at hydrologists, hydrochemists, hydrobiologists, ecologists, and experts in the field of protection and sustainable use of water resources as well as the students of geographical, biological and ecological faculties.

Editor-in-chief of the volume

Doctor of biological sciences **Yu. V. Gerasimov**
Coordinating Editor **A. A. Sazhneva**

Reviewers:

A. G. Okhapkin, Doctor of Biological Sciences.

G. V. Shurganov, Doctor of Biological Sciences.

M. B. Vainshtein, Doctor of Biological Sciences

D. M. Bezmaternykh, Doctor of Biological Sciences.

F. M. Shakirova, Ph. D.

A. P. Novoselov, Doctor of Biological Sciences.

O. F. Filenko, Doctor of Biological Sciences.

Editorial board of IBIW RAS Transactions:

S. A. Poddubny (editor), D.r of geogr., IBIW RAS, Borok, Russia

A. V. Krylov (deputy editor), Dr. of biol., prof., IBIW RAS, Borok, Russia

A. A. Bobrov, PhD., IBIW RAS, Borok, Russia

Hai Doan Nhu, PhD., Institute of Oceanography, VAST, Nha Trang, Vietnam

A. N. Dzuban, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia

B. K. Gabrielyan, Dr. of biol., prof., SC ZHE NAS RA, Yerevan, Armenia

V. K. Golovanov, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia

V. T. Komov, Dr. of biol., prof., IBIW RAS, Borok, Russia

V. I. Lazareva, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia

N. M. Mineeva, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia

Lam Nguyen Ngoc, PhD., prof., Institute of Oceanography, VAST, Nha Trang, Vietnam

A. A. Protasov, Dr. of biol, prof., IHB NASU, Kiev, Ukraine

C. Robinson, PhD., EAWAG, Zurich, Switzerland

V. P. Semenchenko, Dr. of biol., corr. member NASB, Minsk, Belarus

Published by the decision of IBIW RAS Academic council.

The research was carried out with the financial support of the state in the person of FAO Russia.

The publication was done with the financial support of the RFBR grant № 18-04-20043-G.

*Editorial address: 152742. Borok, Yaroslavl region, Nekouz district,
Institute of Biology of Inland Waters, RAS
tel./fax (48547) 2-48-09; e-mail: trud@ibiw.yaroslavl.ru*

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Д. Б. Косолапов, И. С. Микрякова, А. И. Копылов</i> РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПИКОПЛАНКТОНА В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВОЛГИ В КОНЦЕ ЛЕТА	7
<i>Л. Г. Корнева, В. В. Соловьева, О. С. Макарова, Л. Г. Гречухина, Н. Г. Тарасова</i> РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА В ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ ЛЕТОМ 2015 Г.	21
<i>В. И. Лазарева, Р. З. Сабитова, Е. А. Соколова</i> ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОЗДНЕЛЕТНЕГО (АВГУСТ) ЗООПЛАНКТОНА В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВОЛГИ	28
<i>С. Н. Перова, Е. Г. Пряничникова, Н. Н. Жгарева, А. А. Зубишина</i> ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ОБИЛИЕ МАКРОЗООБЕНТОСА ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ	52
<i>D. P. Karabanov, D. D. Pavlov, M. I. Bazarov, E. A. Borovikova, Yu. V. Gerasimov, Yu. V. Kodukhova, A. K. Smirnov, I. A. Stolbunov</i> ALIEN SPECIES OF FISH IN THE LITTORAL OF VOLGA AND KAMA RESERVOIRS (RESULTS OF COMPLEX EXPEDITIONS OF IBiW RAS IN 2005–2017)	67
<i>Ю. В. Герасимов, М. И. Малин, Ю. И. Соломатин, М. И. Базаров, С. Ю. Бражник</i> РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СТРУКТУРА РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВОЛЖСКОГО КАСКАДА В 1980-е И 2010-е ГГ.	82
<i>И. И. Томилина, М. В. Гапеева, Р. А. Ложкина</i> ОЦЕНКА КАЧЕСТВА ВОДЫ И ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ КАСКАДА ВОДОХРАНИЛИЩ РЕКИ ВОЛГА ПО ПОКАЗАТЕЛЯМ ТОКСИЧНОСТИ И ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ...	107

CONTENTS

<i>D. B. Kosolapov, A. I. Kopylov, I. S. Mikryakova</i> DISTRIBUTION OF PICOPLANKTON IN VOLGA RESERVOIRS	7
<i>L. G. Korneva, V. V. Solovyeva, O. S. Makarova, L. G. Grechukhina, N. G. Tarasova</i> DISTRIBUTION OF PHYTOPLANKTON IN THE VOLGA RIVER RESERVOIRS IN SUMMER 2015	21
<i>V. I. Lazareva, R. Z. Sabitova, E. A. Sokolova</i> FEATURES OF THE STRUCTURE AND DISTRIBUTION OF THE LATE SUMMER (AUGUST) ZOOPLANKTON IN THE VOLGA RESERVOIRS	28
<i>S. N. Perova, E. G. Pryanichnikova, N. N. Zhgareva, A. A. Zubishina</i> TAXONOMIC COMPOSITION AND ABUNDANCE OF MACROZOOBENTOS IN THE VOLGA CASCADE RESERVOIRS	52
<i>D. P. Karabanov, D. D. Pavlov, M. I. Bazarov, E. A. Borovikova, Yu. V. Gerasimov, Yu. V. Kodukhova, A. K. Smirnov, I. A. Stolbunov</i> ALIEN SPECIES OF FISH IN THE LITTORAL OF VOLGA AND KAMA RESERVOIRS (RESULTS OF COMPLEX EXPEDITIONS OF IBIW RAS IN 2005–2017)	67
<i>Y. V. Gerasimov, M. I. Malin, Y. I. Solomatin, M. I. Bazarov, S. Y. Brazhnik</i> DISTRIBUTION AND STRUCTURE OF FISH POPULATION IN VOLGA RESERVOIRS IN THE 1980S AND 2010S.....	82
<i>I. I. Tomilina, M. V. Gapeeva, R. A. Lozhkina</i> ASSESSMENT OF WATER QUALITY AND BOTTOM SEDIMENTS OF THE VOLGA RIVER RESERVOIRS BASED ON TOXICITY AND CHEMICAL COMPOSITION	107

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПИКОПЛАНКТОНА В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВОЛГИ В КОНЦЕ ЛЕТА

Д. Б. Косолапов, И. С. Микрякова, А. И. Копылов

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: dkos@ibiw.yaroslavl.ru

Распределение пикопланктона изучали в четырех водохранилищах Волги в конце лета. Среди организмов этой размерной фракции преобладали гетеротрофные прокариоты, которые составляли в среднем 98.5% общей численности и 83.5% биомассы пикопланктона. Их численность и биомасса бактерий изменялись в пределах $(4.2-14.7) \times 10^6$ кл./мл (в среднем $(8.7 \pm 2.7) \times 10^6$ кл./мл) и 45–386 (в среднем 153 ± 89) мг С/м³ соответственно, тогда как численность и биомасса пикофитопланктона – в пределах $(0.6-944) \times 10^3$ кл./мл (в среднем $(127 \pm 186) \times 10^3$ кл./мл) и 0.78–204 (в среднем 46.9 ± 53.7) мг С/м³ соответственно. Наибольшим количественным развитием пикофитопланктона характеризовалось эвтрофное Горьковское водохранилище. В его составе преобладали колониальные цианобактерии, вклад которых в формирование численности и биомассы составлял в среднем для всех водохранилищ 74.0% и 70.0% соответственно. Полученные данные свидетельствуют о важной роли пикопланктона в трофических сетях водохранилищ Волги.

Ключевые слова: пикопланктон, бактериопланктон, пикофитопланктон, численность, биомасса, водохранилища Волги.

DOI: 10.24411/0320-3557-2018-1-0009

ВВЕДЕНИЕ

Согласно традиционной размерной классификации планктонных организмов к пикопланктону относят прокариотные и эукариотные микроорганизмы с линейными размерами в пределах 0.2–2 мкм [Sieburth et al., 1978]. В эту фракцию входят бактерии, археи, водоросли, протисты, использующие разнообразные типы метаболизма: органогетеротрофию, хемогетеротрофию, хемоавтотрофию, фотоавтотрофию, фотогетеротрофию [Михеева, 1998 (Mikheeva, 1998); Callieri, Stockner, 2002; Keough et al., 2003; Callieri, 2008]. Пикопланктон – постоянный, многочисленный и разнообразный компонент морских и пресноводных экосистем, выполняющий важные функции в круговоротах углерода и других биогенных элементов. Он представляет собой важный пищевой ресурс для протистов, в первую очередь, для гетеротрофных нанофлагеллят [Raven, 1998; Callieri et al., 2002; Sherr, Sherr, 2002]. Пикогетеротрофы принимают активное участие в минерализации органических веществ, метаболизируют растворимые соединения, делая их доступными для других гидробионтов [Cotner, Biddanda, 2002]. Пикофитопланктон благодаря своим небольшим размерам и, вследствие этого, высокого отношения площади поверхности к объему клетки, имеет преимущества перед более крупным фитопланктоном в скорости поглощения биогенных элементов и солнечной энергии. Кроме того, он, обладая быстрыми темпами размножения, вносит существенный вклад в формирование биомассы и продукции фитопланктона в мор-

ских и пресноводных экосистемах, особенно олиготрофных [Stockner, 1991; Bell, Kalff, 2001; Callieri, Stockner, 2002; Callieri, 2008]. Пикофитопланктон формируют цианобактерии и водоросли. В пресных водах в составе пикоцианобактерий обычно доминируют представители двух трудно различимых между собой родов *Synechococcus* и *Cyanobium*, также встречаются широко распространенные в морских водах *Prochlorococcus* spp. [Corzo et al., 1999; Callieri, 2008; Ruber et al., 2016]. Среди пикоэукариотов отмечены представители зеленых, диатомовых и других таксонов водорослей.

Пикопланктон – постоянный и важный биотический компонент водохранилищ Волжского каскада. Поскольку функционирование экосистем этих водохранилищ в большой степени зависит от поступления аллохтонных органических веществ, метаболизирующие их гетеротрофные бактерии наряду с фитопланктоном находятся в основании трофических сетей. Изучение бактерий Волги началось с середины прошлого века. На некоторых волжских водохранилищах микробиологические наблюдения проводятся с момента их образования, хотя не везде регулярно. Результаты этих исследований опубликованы в многочисленных статьях и обобщены в ряде монографий [Романенко, 1985 (Romanenko, 1985); Копылов, Косолапов, 2008 (Kopylov, Kosolapov, 2008); Иватин, 2012 (Ivatin, 2012)]. Однако степень изученности бактериопланктона волжских водохранилищ существенно различается,

наиболее изученным остается Рыбинское водохранилище. Исследования экологии автотрофного пикопланктона водохранилищ Волги начались значительно позже [Романенко, Копылов, 1999 (Romanenko, Kopylov, 1999)]. При изучении фитопланктона волжских водохранилищ пикопланктонная фракция обычно не выделяется [Корнева, 2015 (Korneva, 2015)], хотя в определенные сезоны она может составлять значительную часть биомассы и продукции фитопланктона. Сравнительное изучение гетеротрофного и автотрофного пико-

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования волжских водохранилищ проводили 21–31 августа 2015 г. Всего было получено и проанализировано 42 интегральных пробы, из которых 13 – в Горьковском (21–23 августа), 9 – в Чебоксарском (24–26 августа), 13 – в Куйбышевском (26–29 августа) и 7 – в Саратовском водохранилище (30–31 августа). Горьковское водохранилище находится в регионе Верхней Волги в пределах лесной зоны. Чебоксарское и Куйбышевское водохранилища относятся к Средней Волге, которая своей северной частью расположена в пределах лесной зоны, а южной – в степной. Саратовское водохранилище относится к Нижней Волге и полностью расположено в степной зоне. Морфометрические и гидрологические характеристики этих крупных искусственных водоемов приведены во многих других работах (напр., Копылов, Косолапов, 2008 (Kopylov, Kosolapov, 2008); Корнева, 2015 (Korneva, 2015)).

Воду отбирали с использованием плексигласового батометра Элгморка длиной 1 м и объемом 4 л по вертикали через каждый метр от поверхности до дна. Интегральные пробы получали, смешивая равные объемы воды с каждого горизонта. Воду для микроскопического исследования сразу после отбора фиксировали 40%-ным формальдегидом до конечной концентрации 2%, хранили в темноте при температуре 4°C не более 1 мес. Общую численность и размеры бактериопланктона, а также численность и размеры одиночных, агрегированных и нитевидных бактерий определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома ДАФИ [Porter,

планктона в пресноводных экосистемах проводится редко, хотя данные о соотношении этих компонентов важны при анализе потоков углерода в планктонных трофических сетях [Копылов, Косолапов, 2008 (Kopylov, Kosolapov, 2008)].

Цель работы – определить уровень количественного развития и изучить распределение гетеротрофных бактерий и пикофитопланктона в четырех водохранилищах Волги в конце лета.

Feig, 1980] и микроскопа Olympus BX51 (Япония), соединенного с цифровой камерой и персональным компьютером. Сырую биомассу бактерий получали путем умножения их численности на средний объем клеток (V , $\mu\text{м}^3$). Содержание углерода в бактериальных клетках (C , фг С/кл.) рассчитывали с использованием следующего аллометрического уравнения: $C=120 \times V^{0.72}$ [Norland, 1993].

Количество и размеры пикофитопланктона определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии по его автофлуоресценции на черных ядерных фильтрах “Nuclepore” с диаметром пор 0.2 $\mu\text{м}$ [MacIsaac, Stockner, 1993]. Фильтры просматривали под эпифлуоресцентным микроскопом РПО11 (Россия) при увеличении 1000 раз и освещении зелеными лучами. Линейные размеры пикофототрофов измеряли с помощью линейного окулярного микрометра, их объемы вычисляли по формулам шара или эллипсоида. На каждом фильтре считали не менее 100 клеток и измеряли не менее 50 клеток. Допускали, что углерод составляет 16.5% сырой биомассы пикоцианобактерий [Jochem, 1988].

Во время отбора проб измеряли прозрачность воды по диску Секки (SD). Для определения температуры (T), электропроводности (EC) и концентрации растворенного кислорода (O_2) использовали портативный многопараметрический зонд “YSI Model 85” (“YSI, Inc.”, США). Цветность воды (WC) измеряли методом сравнения с искусственными стандартами и выражали в градусах (град.) по хром-кобальтовой шкале.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Образцы воды отбирали в основном в русловой части водохранилищ. Глубина на станциях отбора проб находилась в пределах 2–31 м, составляя в среднем 13 ± 8 м (табл. 1). Прозрачность воды по диску Секки изменялась от 70 до 260 см и увеличивалась в на-

правлении с севера на юг: наименьшая прозрачность зарегистрирована в Горьковском водохранилище (в среднем 93 ± 17 см), наибольшая – в Саратовском (в среднем 222 ± 24 см). Цветность воды, наоборот, постепенно уменьшалась в направлении с севера на

юг, составляя в среднем 40 град. в Горьковском водохранилище и 25 град. в Саратовском. Электропроводность воды колебалась от 152 до 507 мкСм/см (в среднем 280 мкСм/см, коэффициент вариации (CV) 23.3%). Максимальное значение этого показателя, существенно превышающие его значения на других участках, зарегистрировано в черте г. Нижний Новгород в месте впадения р. Ока (Чебоксарское водохранилище), хотя в среднем наибольшей электропроводностью (328 ± 12 мкСм/см) характеризовались воды Саратовского водохранилища

В период проведения наших исследований температура поверхностного горизонта

воды колебалась в пределах 16.6–23.3°C. Ее минимальное и максимальное значения зарегистрированы в Горьковском водохранилище. Колебания температуры были невелики (CV=6.7%), и водоемы по этому показателю различались незначительно: среднее значение этого показателя в Чебоксарском водохранилище оказалось равным 18.1°C, в Саратовском вдхр – 19.1°C. Температуры поверхностного и придонного слоев воды на большинстве исследованных участков были примерно одинаковыми, различаясь не более чем на 4.9°C (ст. Г7 ниже г. Кострома в Горьковском водохранилище), и составляя в среднем 18.8 ± 1.3 °C и 18.2 ± 0.8 °C соответственно.

Таблица 1. Физико-химическая характеристика воды на станциях отбора проб в водохранилищах Волги 12–31 августа 2015 г.

Table 1. Physical and chemical characteristics of water at the sampling sites in the Volga reservoirs on August 12–31, 2015

Параметр Parameter	Горьковское (n=13) Gorky Reservoir	Чебоксарское (n=9) Cheboksary Reservoir	Куйбышевское (n=13) Kuibyshev Reservoir	Саратовское (n=7) Saratov Reservoir
Н, м Depth, m	<u>2–14</u> 8±4	<u>4–22</u> 10±6	<u>7–31</u> 20±9	<u>7–15</u> 13±3
SD, см Transparency, sm	<u>70–130</u> 93±17	<u>70–170</u> 110±31	<u>100–190</u> 143±29	<u>200–260</u> 222±24
WC, град. Water color, degrees	<u>35–45</u> 40±3	<u>25–45</u> 31±7	<u>25–35</u> 31±4	<u>25–25</u> 25
T _{пов} , °C Surface temperature, °C	<u>16.6–23.3</u> 18.9±1.8	<u>17.1–18.6</u> 18.1±0.5	<u>17.3–21.1</u> 19.0±1.1	<u>18.6–19.8</u> 19.1±0.5
T _{дно} , °C Bottom temperature, °C	<u>16.3–18.8</u> 17.9±0.8	<u>17.1–18.3</u> 17.9±0.4	<u>17.1–19.1</u> 18.2±0.6	<u>18.8–19.8</u> 19.2±0.4
O _{2пов} , мг/л Surface dissolved oxygen, mg/L	<u>8.45–13.69</u> 11.50±1.25	<u>9.67–13.95</u> 11.64±1.30	<u>10.51–15.24</u> 11.62±1.25	<u>10.17–11.54</u> 10.86±0.50
O _{2дно} , мг/л Bottom dissolved oxygen, mg/L	<u>9.21–11.33</u> 10.69±0.69	<u>5.44–13.72</u> 10.81±2.34	<u>9.10–10.63</u> 9.98±0.53	<u>9.63–10.53</u> 10.12±0.35
EC _{пов} , мкСм/см Surface conductivity, µS/sm	<u>152–218</u> 205±18	<u>193–506</u> 313±91	<u>274–324</u> 296±13	<u>312–345</u> 327±12
EC _{дно} , мкСм/см Bottom conductivity, µS/sm	<u>203–219</u> 213±5	<u>197–507</u> 316±91	<u>206–314</u> 291±28	<u>313–345</u> 329±12

Примечание. Н – глубина, SD – прозрачность, WC – цветность, T – температура, O₂ – концентрация растворенного кислорода, EC – электропроводность при 18°C; Пов – поверхностный слой воды, дно – придонный слой; n – количество станций отбора проб.

Здесь и далее: над чертой – пределы колебаний параметра, под чертой – среднее значение ± стандартное отклонение.

Концентрация растворенного кислорода изменялась в пределах 5.44–13.72 мг/л (CV=11.6%), что соответствовало 57.8–168.6% насыщения, т.е. на большей части акватории водохранилища наблюдалось пересыщение воды кислородом. Как правило, этот показатель в поверхностном горизонте был выше, чем в придонном: в среднем 11.5 и 10.4 мг/л соответственно. Минимальное содержание кислорода обнаружено в придонном слое воды Чебоксарского водохранилища у г. Козьмодемьянск (ст. Ч7).

Общая численность гетеротрофного пикопланктона (бактериопланктона) на исследованных участках волжских водохранилищ варьировала в пределах $(4.16–14.69) \times 10^6$ кл./мл и составляла в среднем $(8.73 \pm 2.67) \times 10^6$ кл./мл (табл. 2, 3). Коэффициент вариации этого параметра оказался равным 30.5%. Как максимальная, так и минимальная численность бактерий зарегистрирована в Горьковском водохранилище: ст. Г12 (около г. Пучеж) и Г6 (Костромское расширение) соответственно.

Таблица 2. Численность (N), средний объем клетки (V) и биомасса (B) гетеротрофного пикопланктона

Table 2. Abundance (N), average cell volume (V), and biomass (B) of heterotrophic picoplankton

Параметр Parameter	Горьковское Gorky Reservoir	Чебоксарское Cheboksary Reservoir	Куйбышевское Kuibyshev Reservoir	Саратовское Saratov Reservoir
N, 10 ⁶ кл./мл N, 10 ⁶ cells/mL	4.16–14.69 9.78±3.06	6.93–13.34 10.28±2.42	4.99–10.76 7.68±1.78	4.44–9.80 6.75±1.65
V, мкм ³ V, μm ³	0.065–0.183 0.117±0.031	0.067–0.118 0.087±0.016	0.075–0.196 0.116±0.033	0.073–0.115 0.090±0.017
B, мг/м ³ B, mg/m ³	465–1695 1136±403	534–1335 896±274	484–1259 881±274	377–835 603±159
B, мг C/м ³ B, mg C/m ³	103–362 248±81	131–291 212±58	112–264 193±51	90–184 142±34

Средние для пробы объемы бактериальных клеток изменялись от 0.065 до 0.196 мкм³, составляя в среднем 0.106±0.030 мкм³ (CV=28.1%) (табл. 2, 3). Размеры бактерий были больше в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах (в среднем 0.117 и 0.116 мкм³ соответственно), чем в Чебоксарском и Саратовском (в среднем 0.087 и 0.090 мкм³ соответственно).

Биомасса бактериопланктона находилась в пределах 377–1695 (917±347) мг/м³ или в пересчете на углерод – в пределах 45–386 (в среднем 153±89) мг C/м³ (CV=33.7%). Самые высокие значения этого параметра зарегистрированы в Горьковском водохранилище на участках, расположенных ниже городов Рыбинск и Юрьеvec (станции Г1 и Г11).

Наибольшие средние значения объема клеток и биомассы бактерий обнаружены в Горьковском водохранилище: 0.117±0.031 мкм³ и 248±81 мг C/м³ соответственно (табл. 2). Наименьшими численностью и биомассой характеризовалось Саратовское во-

дохранилище: в среднем (6.75±1.65)×10⁶ кл./мл и 142±34 мг C/м³ соответственно. Средняя численность бактерий ((10.28±2.42)×10⁶ кл./мл) была самой высокой в Чебоксарском водохранилище при их наименьших размерах (в среднем 0.087±0.016 мкм³).

Наши исследования проводились в конце лета, когда гетеротрофный бактериопланктон обычно достигает максимальных количественных показателей и активно участвует в разложении органических веществ, образовавшихся в период летнего максимума в развитии фитопланктона [Копылов, Косолапов, 2008]. Численность и биомасса бактерий были высокими, характерными для эвтрофных вод [Копылов, Косолапов, 2007]. Общее количество бактериопланктона, превышающее 10⁷ кл./мл, обнаружено на 6 станциях в Горьковском водохранилище, на 6 станциях – в Чебоксарском водохранилище и на 1 станции – в Куйбышевском водохранилище. В Саратовском водохранилище таких высоких значений этого параметра не зарегистрировано (табл. 3).

Таблица 3. Численность и биомасса автотрофного (APP) и гетеротрофного (HPP) пикопланктона и доля гетеротрофных прокариотов (%) в общей численности и биомассе пикопланктона

Table 3. Abundance and biomass of autotrophic (APP) and heterotrophic (HPP) picoplankton and the proportion of heterotrophic prokaryotes (%) in the total abundance and biomass of picoplankton

№ ст. # St.	Описание Description	Численность, 10 ³ кл./мл Abundance, 10 ³ cells/mL			Биомасса, мг C/м ³ Biomass, mg C/m ³		
		APP	HPP	%	APP	HPP	%
Горьковское водохранилище Gorky Reservoir							
Г1	ниже г. Рыбинска downstream of Rybinsk	–	14238	–	–	362.3	–
Г2	выше г. Ярославль upstream of Yaroslavl	944.2	7147	88.3	204.24	119.8	37.0
Г3	ниже г. Ярославль downstream of Yaroslavl	200.7	7834	97.5	51.10	170.0	76.9
Г4	п. Кр. Профинтерн settlement Red Profintern	462.8	13492	96.7	100.68	297.3	74.7
Г5	против впадения р. Сизёма against the mouth of Sizema river	126.9	10485	98.8	27.58	268.4	90.7
Г6	Костромское расширение Kostroma extension	385.9	4160	91.5	86.61	103.2	54.4

Г7	ниже г. Кострома downstream of Kostroma	544.9	7952	93.6	117.68	280.9	70.5
Г8	г. Волгореченск Volgorechensk	205.8	7422	97.3	173.72	214.0	55.2
Г9	ниже г. Плёс downstream of Plyos	181.4	9994	98.2	39.43	273.0	87.4
Г10	ниже г. Кинешма downstream of Kineshma	364.7	10505	96.6	79.41	285.3	78.2
Г11	г. Юрьевец Yurevets	50.0	10662	99.5	20.35	340.4	94.4
Г12	г. Пучеж Puchezh	2.6	14692	99.9	1.83	306.4	99.4
Г13	г. Чкаловск Chkalovsk	57.7	8541	99.3	36.99	196.7	84.2
Чебоксарское водохранилище Cheboksary Reservoir							
Ч1	ниже г. Городец downstream of Gorodets	0.6	10485	99.9	0.78	251.7	99.7
Ч2	устье р. Ока в г. Н. Новгород the mouth of Oka river in the N. Novgorod	223.7	12095	98.2	52.17	256.4	83.1
Ч3	ниже г. Кстово downstream of Kstovo	165.4	11310	98.6	99.49	291.3	74.5
Ч4	ниже п. Макарьево downstream of Makarievo	75.6	12510	99.4	15.28	214.4	93.4
Ч5	г. Васильсурск Vasilsursk	52.6	7029	99.3	12.63	136.9	91.6
Ч6	р. Ветлуга Vetluga River	45.5	10956	99.6	29.57	221.0	88.20
Ч7	г. Козьмодемьянск Kozmodemyansk	32.7	13335	99.8	31.18	250.2	88.9
Ч8	п. Ильинка Ilinka	5.8	6931	99.9	5.95	131.3	95.7
Ч9	приплотинный участок ниже г. Чебоксары downstream of Cheboksary	16.7	7893	99.8	13.79	157.8	92.0
Куйбышевское водохранилище Kuibyshev Reservoir							
К1	ниже г. Новочебоксарск downstream of Novocheboksarsk	65.4	9189	99.3	77.89	263.6	77.2
К2	ниже г. Звенигово downstream of Znigovo	35.3	8993	99.6	10.80	244.2	95.8
К3	ниже с. Свияжск downstream of Sviyazhsk	57.0	5969	99.1	16.75	165.8	90.8
К4	против с. Шеланга against Shelanga	164.1	10760	98.5	197.26	231.7	54.0
К5	выше п. Камское Устье upstream of Kamskoye Ustye	12.8	6381	99.8	9.64	236.9	96.1
К6	р. Кама против с. Атабаево Kama river against Atabaevo	46.8	9425	99.5	31.93	214.0	87.0
К7	выше п. Тетюши upstream of Tetyushi	73.1	6912	99.0	8.64	183.4	95.5
К8	против с. Кременки against Kremenki	14.1	8443	99.8	4.51	252.3	98.2
К9	против с. Ундоры against Undory	7.7	9425	99.9	2.88	175.2	98.4
К10	ниже г. Новоульяновск downstream of Novoulyanovsk	171.1	5832	97.2	114.91	143.8	55.6
К11	против р. Б. Черемшан against the mouth of B. Cheremshan River	42.3	7167	99.4	12.85	138.3	91.5
К12	против р. Уса	19.9	4987	99.6	13.84	111.6	89.0

	against the mouth of Usa River						
K13	приплотинный участок dam area	11.5	6342	99.8	2.49	142.9	98.3
Саратовское водохранилище Saratov Reservoir							
C1	нижний бьеф Жигулёвской ГЭС downstream of Zhigulevskaya HPP	83.3	4437	98.2	68.59	90.3	56.8
C2	выше с. Ширяево upstream of Shiryaevo	27.6	5930	99.5	6.26	146.2	95.9
C3	против с. Ермаково against Yermakovo	55.8	7265	99.2	60.61	183.7	75.2
C4	выше г. Сызрань upstream of Sizran	9.6	7206	99.9	2.80	152.7	98.2
C5	разлив у с. Приволжье flooding near. Privolzhie	9.6	6480	99.9	17.00	118.1	87.4
C6	выше г. Хвалынский downstream of Khvalynsk	17.9	6106	99.7	17.25	121.0	87.5
C7	приплотинный участок, г. Балаково dam area, Balakovo	–	9798	–	–	180.4	–

Примечание. “–” – данные отсутствуют.

Вдоль продольного градиента водохранилищ по направлению от реки к плотине происходят изменения сообществ гидробионтов, вызванные замедлением течения и изменением свойств экосистемы с лотических на лентические. В этих искусственных водоемах выделяют три основные зоны: речную, промежуточную и озерную, которые отличаются по своим физическим, химическим и биологическим характеристикам, в т.ч. по уровню трофии [Lind, 2002]. В результате исследования водохранилищ Европы и Америки было установлено, что в речной зоне гетеротрофный бактериопланктон регулируется в основном «снизу» запасами субстратов и биогенных элементов. В промежуточной зоне с увеличением количества протистов начинает преобладать «контроль сверху». В озерной части водохранилищ динамика планктона сходна с таковой в озерах, расположенных в таких же климатических условиях, и на все компоненты микробной «петли» сильное воздействие оказывает многоклеточный зоопланктон [Comerma et al., 2001; Straškrabova et al., 2005]. В водохранилищах Волги количественное развитие бактерий в значительной степени определяется гидрологическими и гидрохимическими характеристиками, а также метеорологическими условиями. Кроме того, на их распределение существенное влияние оказывают прибрежные города и притоки (табл. 3).

Кроме мелкоразмерных (< 2 мкм) одиночных клеток в состав бактериопланктона входят крупные палочковидные и нитевидные бактерии, не входящие в размерную фракцию пикопланктона. Однако в период наших наблюдений в водохранилищах Волги они представляли собой минорный компонент сообще-

ства: доля нитей в общей биомассе бактерий (в мг С/м³) не превышала 2.62% (в среднем 0.59%) (табл. 4). Основу численности и биомассы бактериопланктона, как и в большинстве других водных экосистем, составляли мелкие одиночные клетки, средний объем которых оказался равным 0.103 мкм³. Они занимали 70.6–97.5% (в среднем 91.3±5.9%) биомассы бактериопланктона. Доля агрегированных бактерий, в основном, прикрепленных к детриту, в общей биомассе находилась в пределах 2.28–29.14% (в среднем 8.09±5.89%). Фракция агрегированных бактерий была наибольшей в Куйбышевском водохранилище, где они составляли в среднем 11.74±8.34% бактериальной биомассы, что почти в два раза больше, чем в Горьковском (в среднем 6.03±3.48%) и Саратовском (6.20±3.43%) водохранилищах, и в 1.6 раза больше, чем в Чебоксарском (7.26±3.79%).

Количество пикофитопланктона в водохранилищах Волги в период проведения наших исследований в конце лета было на 1–4 порядка ниже такового гетеротрофного бактериопланктона и находилось в пределах (0.6–944.2)×10³ (в среднем (127±186)×10³) кл./мл (табл. 3, 5), его биомасса – в пределах 0.78–204.2 (в среднем 46.9±53.7) мг С/м³. Максимальные значения этих параметров зарегистрированы в верхней части Горьковского водохранилища (ст. Г2, выше г. Ярославль); минимальные – в верхнем бьефе Чебоксарского водохранилища (ст. Ч1, ниже г. Городец). Численность и биомасса пикофитопланктона варьировали в больших пределах (CV оказался равным 147 и 115% соответственно) по сравнению с таковыми бактериопланктона.

Таблица 4. Биомасса бактериопланктона (B) и вклад (%) в ее формирование одиночных, агрегированных и нитевидных бактерий

Table 4. The biomass of bacterioplankton (B) and the contribution of free-living, aggregated and filamentous bacteria (%) to B

Параметр Parameter	Горьковское Gorky Reservoir	Чебоксарское Cheboksary Reservoir	Куйбышевское Kuibyshev Reservoir	Саратовское Saratov Reservoir
B, мг C/м ³ B, mg C/m ³	<u>103–362</u> 248±81	<u>131–291</u> 212±58	<u>112–264</u> 193±51	<u>90–184</u> 142±34
одиночные free-living	<u>84.4–97.0</u> 93.4±3.8	<u>83.7–96.3</u> 91.9±4.0	<u>70.6–96.4</u> 87.7±8.1	<u>89.4–97.5</u> 93.5±3.4
агрегированные aggregated	<u>2.44–14.05</u> 6.03±3.48	<u>3.46–15.67</u> 7.26±3.79	<u>2.98–29.14</u> 11.74±8.34	<u>2.28–10.48</u> 6.20±3.43
нити filamentous	<u>0.07–1.59</u> 0.59±0.46	<u>0.19–2.62</u> 0.83±0.82	<u>0.11–2.13</u> 0.54±0.59	<u>0.17–0.76</u> 0.35±0.20

Таблица 5. Численность (N) и биомасса (B) пикофитопланктона и вклад (%) в их формирование колониальных цианобактерий

Table 5. Abundance (N) and biomass (B) of picophytoplankton and the contribution of colonial cyanobacteria (%) to N and B

Параметр Parameter	Горьковское Gorky Reservoir	Чебоксарское Cheboksary Reservoir	Куйбышевское Kuibyshev Reservoir	Саратовское Saratov Reservoir
N, 10 ³ кл./мл N, 10 ³ cells/mL	<u>2.6–944.2</u> 294.0±267.1	<u>0.6–223.7</u> 68.7±76.5	<u>7.7–171.1</u> 55.5±54.2	<u>9.6–83.3</u> 34.0±29.6
B, мг C/м ³ B, mg C/m ³	<u>1.8–204.2</u> 78.3±62.4	<u>0.78–99.49</u> 28.98±30.67	<u>2.5–197.3</u> 38.8±58.2	<u>2.80–68.59</u> 28.75±28.47
Доля колониальных в N, % contribution of colonial to N, %	<u>0–99.8</u> 87.6±28.0	<u>0–99.4</u> 62.2±46.9	<u>0–98.0</u> 69.1±36.2	<u>0–96.6</u> 75.2±37.4
Доля колониальных в B, % contribution of colonial to B, %	<u>0–99.8</u> 86.7±28.4	<u>0–98.1</u> 61.0±45.9	<u>0–99.5</u> 59.9±37.7	<u>0–99.0</u> 72.3±38.2

Количество пикофитопланктона в исследованных водохранилищах Волги постепенно уменьшалось в направлении с севера на юг. Его биомасса была наивысшей также в самом северном из обследованных эвтрофном Горьковском водохранилище, а в трех остальных водоемах была ниже и существенно не различалась. В Горьковское водохранилище численность пикофитопланктона ((294±267)×10³ кл./мл) была в среднем в 4.3–8.6 раза, а биомасса (78.3±62.4 мг C/м³) в 2.0–2.7 раза выше, чем в других водохранилищах (табл. 5).

По сравнению с гетеротрофным автотрофный компонент пикопланктона волжских водохранилищ менее изучен. Как было показано ранее, его количество испытывает значительные сезонные и межгодовые вариации и обычно достигает максимальных значений в июле-августе [Романенко, Копылов, 1999 (Romanenko, Kopylov, 1999); Копылов, Косолапов, 2008 (Kopylov, Kosolapov, 2008)].

В период проведения наших исследований в пикофитопланктоне водохранилищ Волги доминировали колониальные кокковидные цианобактерии, линейные размеры значительной части которых превышали 2 мкм. Известно,

что клада, объединяющая пикоцианобактерий (*Synechococcus* / *Prochlorococcus* / *Cyanobium*), образована кокковидными и палочковидными клетками диаметром до 3 мкм [Sánchez-Baracaldo et al., 2005; Callieri, 2010]. Поэтому мы при анализе данных относили к автотрофному пикопланктону фотосинтезирующие микроорганизмы размером ≤3 мкм, как это делали и многие другие исследователи [Stockner, Antia, 1986; Ivanikova et al., 2007; Schiaffino et al., 2013]. Некоторые авторы относят к пикофитопланктону и более крупные организмы – до 5 мкм [Raven, 1998; Barber, 2007].

Наши данные об уровне количестве пикофитопланктона находилось в пределах значений этого параметра, определяемых в мезотрофных и эвтрофных озерах (10³–10⁶ кл./мл) [Stockner, 1991; Bell, Kalff, 2001; Callieri, Stockner, 2002; Callieri, 2008], и сравнимы с данными, полученными в двух эвтрофных волжских водохранилищах в аномально жаркое лето 2010 г., когда средняя численность пикоцианобактерий составляла (169–180)×10³ кл./мл, биомасса – 35.3–39.9 мг C/м³. Их вклад в формирование общей биомассы и продукции фитопланктона в Горьковском во-

дохранилище (10.6 и 19.2% соответственно) был в среднем в два раза выше, чем в более продуктивном Чебоксарском водохранилище (4.7 и 8.3% соответственно) [Копылов и др., 2014 (Kopylov et al., 2014)]. В двух других водохранилищах Волжского бассейна – мезотрофном Шекснинском водохранилище в августе 2007 г. численность и биомасса пикоцианобактерий были выше, чем в мезоэвтрофном Рыбинском водохранилище: в среднем $(232 \pm 62) \times 10^3$ и $(158 \pm 50) \times 10^3$ кл./мл, 53.7 ± 14.3 и 34.4 ± 9.2 мг С/м³ соответственно. Сравнительно низкие значения биомассы пикоцианобактерий регистрировались в более продуктивных районах этих водохранилищ. Биомасса пикоцианобактерий и их доля в общей биомассе фитопланктона отрицательно коррелировали с первичной продукцией планктона. Вклад пикоцианобактерий в продукцию фитопланктона на высокопродуктивных участках водохранилищ составлял 2.6–6.6%, а на менее продуктивных – 20–30% [Kopylov et al., 2010].

В период проведения наших исследований обычно отмечаемая обратная зависимость количества пикофитопланктона от уровня трофии водохранилищ не установлена. Максимальное количественное развитие пикофитопланктона наблюдалось в самом северном из водохранилищ – эвтрофном Горьковском, а минимальное – в самом южном мезотрофном Саратовском. Два других исследованных водохранилища относятся к водоемам эвтрофного (Чебоксарское водохранилище) и мезоэвтрофного (Куйбышевское водохранилище) типов [Корнева, 2015 (Korneva, 2015)]. При этом необходимо учитывать, что в каждом из этих водоемов выделяются участки с водами разного уровня трофии: от олиго- до гипертрофного, площадь которых колеблется в зависимости от водоема и сезона года.

Как уже отмечалось выше, основу пикофитопланктона водохранилищ Волги составляли колониальные кокковидные цианобактерии. Колонии пикоцианобактерий разного размера, насчитывающие до нескольких сотен клеток, встречались не на всех участках водохранилищ, но там где они были обнаружены, они составляли 31.8–99.8% (в среднем 89.7%) общей численности и 14.7–99.8% (в среднем 84.9%) общей биомассы пикофитопланктона. Наибольший вклад в формирование численности и биомассы пикофитопланктона колониальные формы вносили в Горьковском водохранилище: в среднем $87.6 \pm 28.0\%$ и $86.7 \pm 28.4\%$ соответственно (табл. 5).

Ранее было установлено, что колониальные пикоцианобактерии достигают макси-

мального развития летом или осенью в фотической зоне озер. Если одиночные клетки пикофитопланктона доминируют в крупных олиго-мезотрофных озерах, то колониальные формы – в мелководных эвтрофных озерах [Callieri, 2010; 2016]. Доминирование колониальных цианобактерий в летнем пикофитопланктоне характерно для продуктивных озер умеренных широт [Szelag-Wasielewska, 2004]. При массовом развитии колониальных пикоцианобактерий в водных экосистемах возрастает роль детритных трофических сетей.

В период проведения наших исследований в волжских водохранилищах эукариотный пикофитопланктон также встречался, но в низких количествах. В целом, это характерно для пресноводных экосистем, где количество пиководорослей обычно на порядок ниже, чем количество пикоцианобактерий. Особенно заметно доминирование последних в олиготрофных водах, а доля эукариотов в пикофитопланктоне возрастает в эвтрофных и дистрофных озерах [Callieri, 2008, 2016].

На динамику и распределение пикофитопланктона в первую очередь оказывают влияние такие факторы окружающей среды как температура воды, интенсивность света, концентрация биогенных элементов, выедание консументами и лизис вирусами [Callieri, Stockner, 2002; Callieri, 2008; Schiaffino et al., 2013]. Период летней межени, характеризующийся максимальным прогревом воды, низким уровнем и слабым водообменом водохранилищ, благоприятствует развитию пикофитопланктона, в частности колониальных цианобактерий. С другой стороны, как было показано ранее, на развитие пикофитопланктона негативное влияние оказывает загрязнение водных экосистем, что связано с его чувствительностью к эвтрофированию и действию загрязняющих веществ, в частности тяжелых металлов [Weisse, Mindl, 2002]. Все четыре обследованные нами водохранилища Волжского каскада характеризуются неблагоприятным экологическим состоянием, плохим качеством вод и превышением предельно допустимых концентраций (ПДК) по ряду веществ [Драбкова, Измайлова, 2014 (Drabkova, Izmaylova, 2014)].

С увеличением уровня трофии морских и пресноводных экосистем численность и биомасса автотрофного пикопланктона обычно возрастает, в то время как его вклад в общую биомассу и продукцию фитопланктона уменьшается [Stockner, 1991; Bell, Kalff, 2001; Callieri, Stockner, 2002; Callieri, 2008]. В эвтрофных водах с высоким содержанием биогенных элементов в составе фитопланктона

доминируют крупноразмерные виды. Однако в гипертрофных озерах пикофитопланктон может также достигать высокого уровня количественного развития и занимать значительную часть биомассы фитопланктона [Carrick, Schelske, 1997].

В градиенте трофии изменяется таксономический состав пикофитопланктона. В пикофитопланктоне большинства пресноводных экосистем доминирующей группой являются пикоцианобактерии, среди которых содержащиеся фикоэритрин преобладают в олиго- и мезотрофных экосистемах, а содержащиеся фикоцианин – в эвтрофных озерах. Биомасса пикоэукариотов обычно ниже таковой пикоцианобактерий, но она возрастает с увеличением трофического статуса, и в эвтрофных пресных водоемах может составлять значительную часть фитопланктона [Callieri, 2008]. Исследования, проведенные в ряде озер Германии, не выявили зависимости разнообразия пикоцианобактерий от их трофического статуса [Ruber et al., 2016].

На всех исследованных участках волжских водохранилищ в составе пикопланктона преобладали гетеротрофные прокариоты (табл. 3). В среднем для всех водохранилищ они составляли $98.5 \pm 2.4\%$ общей численности и $83.5 \pm 15.6\%$ биомассы пикопланктона. Только на одной станции в Горьковском водохранилище (ст. Г2, выше г. Ярославль) автотрофы занимали более половины (63.0%) биомассы пикопланктона, на всех остальных преобладали гетеротрофы. В Горьковском водохранилище доля гетеротрофов в биомассе пикопланктона (75.2%) была ниже по сравнению с другими водохранилищами (83.5–89.7%).

Поскольку основу бактериопланктона составляли одиночные клетки, а пикофитопланктона – колониальные, то при сравнении количеств одиночных клеток автотрофного и гетеротрофного пикопланктона, которые служат основными пищевыми объектами для гетеротрофных жгутиконосцев, преобладание гетеротрофов было еще более значительным: в среднем они составляли 99.9% численности и 97.7% биомассы одиночных клеток пикопланктона.

Преобладание в пикопланктоне гетеротрофов над автотрофами характерно для многих пресноводных экосистем. В эвтрофной реке (Польша) количество автотрофного пикопланктона не превышало 2% общего количества пикопланктона [Szelaґ-Wasielewska, Stachnik, 2010]. В двух мелководных водохранилищах (Польша) доля автотрофов была еще ниже: они

составляли менее 1% количества пикопланктона [Goldyn, Szelaґ-Wasielewska, 2005].

Однако в периоды своего максимального развития фототрофы могут занимать большую часть общего количества и биомассы пикопланктона. В эвтрофном озере, находящемся в северной части Германии, численность пикофитопланктона изменялась в течение года на 4 порядка (10^2 - 10^6 кл./мл) и составляла 1–14% общей численности пикопланктона. Доля фототрофов в биомассе пикопланктона (в пересчете на углерод) достигала 54%, а в среднем за год составляла 8% [Barkmann, 2000].

При сравнении количественных характеристик авто- и гетеротрофного пикопланктона необходимо учитывать также их сезонную изменчивость. Пики их развития могут наблюдаться в разное время, поскольку часто их пространственно-временную динамику определяют одни и те же экологических факторы, значение некоторых из которых для двух компонентов пикопланктона может различаться [Копылов, Косолапов, 2008 (Kopylov, Kosolapov, 2008); Szelaґ-Wasielewska, Stachnik, 2010]. По-видимому, в период проведения наших наблюдений в водохранилищах Волги летний пик в развитии пикофитопланктона уже прошел, тогда как бактериопланктон активно развивался на органических субстратах, образовавшихся в период летнего максимума фитопланктоном.

Сезонный цикл пикоцианобактерий изучался в пресных водоемах разного типа и уровня трофии. В озерах умеренной зоны обычно наблюдается бимодальный характер с пиками весной и в конце лета. Весеннему пику пикоцианобактерий способствует повышение температуры воды, а основная причина уменьшения их численности в начале лета – это их выедание консументами. Однако бимодальный тип сезонного развития пикоцианобактерий наблюдается не каждый год, а в некоторых озерах регистрируются только один максимум: летом или в начале осени [Callieri, 2008; 2010].

В современный период продолжается эвтрофирование водохранилищ Волги, о чем свидетельствует увеличение концентрации соединений биогенных элементов и органических веществ, биомассы и продукции фитопланктона [Корнева, 2015 (Korneva, 2015)]. Существенное воздействие на экосистемы волжских водохранилищ оказывает потепление климата, которое приводит к увеличению температуры воды, уменьшению продолжительности ледового периода, перераспределению речного стока, изменению гидрологиче-

ских и гидрохимических характеристик, трофического статуса [Законнова, Литвинов, 2016 (Zakonnova, Litvinov, 2016)]. Все эти процессы вызывают существенные перестройки структуры и функционирования сообществ гидробионтов, в т.ч. автотрофного и гетеротрофного пикопланктона, и тесно связаны с экологическим состоянием и качеством воды водохранилищ.

Согласно современным прогнозам, одним из последствий потепления климата будет увеличение количества осадков и экспорта терригенного материала в водные экосистемы Северной и Центральной части Европы. Это, в свою очередь, окажет значительное влияние на структурно-функциональную организацию трофических сетей, нарушит существующий баланс между гетеротрофными бактериями и фитопланктоном и вызовет усиление роли микроорганизмов в формировании общей биомассы и продуктивности водоемов. В результате, все большее развитие будут получать трофические сети, в основании которых находятся гетеротрофные бактерии, использующие аллохтонные вещества, а продукция организмов, занимающих верхние трофические уровни, уменьшится [Straille, 2005].

Предполагается, что в результате климатических изменений значение пикофитопланктона, в первую очередь, пикоцианобактерий будет также возрастать. При высоких температурах они имеют более быстрые темпы роста по сравнению с крупными цианобактериями, и поэтому потепление климата будет способст-

вовать их развитию. Исследования морских и пресноводных экосистем выявили негативную зависимость между температурой и размером клеток фитопланктона. Поэтому в результате глобального потепления преимущественное развитие будут получать мелкогабаритные виды фитопланктона. При благоприятных условиях популяции некоторых видов пикоцианобактерий могут развиваться в массовых количествах, вызывая цветение воды и негативно влияя на других гидробионтов, продуцируя аллелопатические вещества, в т.ч. токсичные микроцистины, или способствуя возникновению локальных анаэробных зон [Sorokin et al., 2004; Sliwinska-Wilczewska et al., 2018]. «Цветение» пресных и морских водоемов цианобактериями – одна из самых острых экологических проблем, стоящих перед человечеством, все в большей степени затрагивающая его здоровье. Главными причинами массового развития цианобактерий («цветения» воды) в водоемах умеренных широт являются эвтрофирование и вызванное потеплением климата повышение температуры воды [Paerl et al., 2009]. В результате микробного разложения органических веществ, образовавшихся при массовом развитии цианобактерий, в водной толще понижается концентрация растворенного кислорода и pH, создаются восстановленные условия, образуются парниковые газы (CO₂, CH₄, N₂O), которые оказывают существенное влияние на формирование климата Земли.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Водохранилища Волги в конце лета характеризуются высоким количественным развитием пикопланктона, который является важным компонентом трофических сетей этих водоемов. В этой размерной фракции доминируют гетеротрофные прокариоты, составляющие в среднем 98.5% общей численности и 83.5% биомассы пикопланктона. Среди четырех обследованных водохранилищ наибольшее количественное развитие гетеротрофного пикопланктона обнаружено в эвтрофных Горьковском и Чебоксарском водохранилищах, пикофитопланктона – в Горьковском водохранилище. Если основу гетеротрофного бактериопланктона составляют одиночные клетки, то основу пикофитопланктона – колониальные цианобактерии. Поэтому главными потребителями бактерий являются протисты, в первую очередь, гетеротрофные нанофлагелляты, ко-

торые переносят углерод бактерий на следующие уровни микробных трофических сетей, в то время как большая часть углерода колониальных пикоцианобактерий поступает в детритные пищевые сети.

Полученные к настоящему времени данные позволяют предполагать, что наблюдаемое в современный период потепление климата будет благоприятствовать возрастанию количества пикопланктона и его роли в структурно-функциональной организации водных экосистем, в т.ч. волжских водохранилищ, хотя реакции автотрофного и гетеротрофного компонентов пикопланктона на изменение одного и того же фактора могут различаться. Поэтому важно изучать динамику этих микроорганизмов и их взаимоотношения с другими компонентами планктонного сообщества.

Работа выполнена в рамках государственного задания (№ темы АААА-А18-118012690098-5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Драбкова В.Г., Измайлова А.В. Изменение состояния вод крупнейших озер и водохранилищ России // Геогр. природ. рес. 2014. № 4. С. 22–29.
- Законнова А.В., Литвинов А.С. Многолетние изменения гидроклиматического режима Рыбинского водохранилища // Труды ИБВВ РАН. Гидролого-гидрохимические исследования водоемов бассейна Волги. Ярославль: Фелигрань, 2016. Вып. 75(78) С. 16–22.
- Иватин А.И. Бактериопланктон и бактериобентос Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Кассандра, 2012. 183 с.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Микробиологические индикаторы эвтрофирования пресных вод // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. Сборник мат. межд. конф. / СПб.: Изд-во "Лема", 2007. С. 176–181.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во СГУ, 2008. 377 с.
- Копылов А. И., Романенко А.В., Заботкина Е.А. и др. Пикоцианобактерии в эвтрофных водохранилищах Средней Волги: численность, продукция, вирусная инфекция // Журн. общ. биол. 2014. Т. 75. № 3. С. 234–244.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом, 2015. 284 с.
- Михеева Т.М. Пико- и нанопланктон пресноводных экосистем. Минск: Изд-во БГУ, 1998. 196 с.
- Романенко А.В., Копылов А.И. Скорость роста и продукция автотрофного пикопланктона в прибрежных водах Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод. 1999. № 1–3. С. 167.
- Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1985. 295 с.
- Barber R.T. Picoplankton do some heavy lifting // Science. 2007. V. 315. № 5813. P. 777–778. DOI: 10.1126/science.1137438
- Barkmann S. The significance of photoautotrophic picoplankton in the eutrophic Lake Belau (Bornhveder Seenkette, North Germany) // Limnologia. 2000. Vol. 30. P. 95–101.
- Bell T., Kalf J. The contribution of picophytoplankton in marine and freshwater systems of different trophic status and depth // Limnol. Oceanogr. 2001. Vol. 46. P. 1243–1248. DOI: 10.4319/lo.2001.46.5.1243
- Callieri C. Picophytoplankton in freshwater ecosystems: the importance of small-sized phototrophs // Freshwater Rev. 2008. Vol. 1. № 1. P. 1–28. DOI: 10.1608/FRJ-1.1.1
- Callieri C. Single cells and microcolonies of freshwater picocyanobacteria: a common ecology // J. Limnol. 2010. Vol. 69. P. 257–277.
- Callieri C. Micro-players for macro-roles: aquatic microbes in deep lakes // J. Limnol. 2016. Vol. 75. № s1. P. 191–200. DOI: 10.4081/jlimnol.2016.1370
- Callieri C., Stockner J.G. Freshwater autotrophic picoplankton: a review // J. Limnol. 2002. Vol. 61. № 1. P. 1–14.
- Callieri C, Karjalainen SM, Passoni S. Grazing by ciliates and heterotrophic nanoflagellates on picocyanobacteria in Lago Maggiore, Italy // J. Plankton Res. 2002. Vol. 24. P. 785–796.
- Carrick H.J., Schelske C.L. Have we overlooked the importance of small phytoplankton in productive waters? // Limnol. Oceanogr. 1997. Vol. 42. № 7. P. 1613–1621.
- Comerma M., Garcia J.C., Armengol J. et al. Planktonic food web structure along the Sau Reservoir (Spain) in summer 1997 // Int. Rev. Hydrobiol. 2001. Vol. 86. P. 193–207.
- Corzo A., Jimenez-Gomez F., Gordillo F.J.L. et al. *Synechococcus* and *Prochlorococcus*-like populations detected by flow cytometry in a eutrophic reservoir in summer // J. Plankton Res. 1999. Vol. 21. P. 1575–1581.
- Cotner J. B., Biddanda B.A. Small players, large role: microbial influence on biogeochemical processes in pelagic aquatic ecosystems // Ecosystems. 2002. Vol. 5. P. 105–121.
- Goldyn R., Szlag-Wasielewska E. The effects of two shallow reservoirs on the phyto- and bacterioplankton of lowland river // Pol. J. Environ. Stud. 2005. Vol. 14. № 4. P. 437–444.
- Ivanikova N.V., Popels L.C., McKay R.M.L., Bullerjahn G.S. Lake Superior supports novel clusters of cyanobacterial picoplankton // Appl. Environ. Microbiol. 2007. Vol. 73. № 12. P. 4055–4065.
- Jochem F. On the distribution and importance of picocyanobacteria in a boreal inshore area (Kiel Bight, Western Baltic) // J. Plankton Res. 1988. V. 10. P. 1009–1022.
- Keough B.P., Schmidt T.M., Hicks R.E. Archaeal nucleic acids in picoplankton from great lakes on three continents // Microb. Ecol. 2003. Vol. 46. P. 238–248.
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B., Zobotkina E.A. Distribution of picocyanobacteria and virioplankton in mesotrophic and eutrophic reservoirs: The role of viruses in mortality of picocyanobacteria // Biol. Bull.. 2010. Vol. 37. № 6. P. 565–573. DOI: 10.1134/S1062359010060038
- Lind O. Microbial production and reservoir zone trophic states // Lake Reserv. Manag. 2002. Vol. 18. P. 129–137.
- Maclsaac E.A., Stockner J.G. Enumeration of phototrophic picoplankton by autofluorescence microscopy // Handbook of methods in aquatic microbial ecology / Kemp P.F. et al. (eds). Boca Raton: Lewes Publishers, 1993. P. 187–197.
- Norland S. The relationship between biomass and volume of bacteria // Handbook of methods in aquatic microbial ecology / Kemp P.F. et al. (eds). Boca Raton: Lewis Publishers, 1993. P. 303–308.
- Paerl H.W.; Huisman J. Climate change: A catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms // Environ. Microb. Rep. 2009. Vol. 1. № 1. P. 27–37. DOI: 10.1111/j.1758-2229.2008.00004.x
- Porter K.G., Feig Y.S. The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // Limnol. Oceanogr. 1980. Vol. 25. № 5. P. 943–948.

- Raven J.A. The twelfth Tansley Lecture. Small is beautiful: The picophytoplankton // *Funct. Ecol.* 1998. Vol. 12. P. 503–513.
- Ruber J., Bauer F.R., Millard A.D. et al. *Synechococcus* diversity along a trophic gradient in the Osterseen Lake District, Bavaria // *Microbiology*. 2016. Vol. 162. № 12. P. 2053–2063. DOI: 10.1099/mic.0.000389
- Sánchez-Baracaldo P., Hayes P.K., Blank C.E. Morphological and habitat evolution in the cyanobacteria using a compartmentalization approach // *Geobiology*. 2005. Vol. 3. P. 145–165.
- Schiaffino M.R., Gasol J.M., Izaguirre I., Unrein F. Picoplankton abundance and cytometric group diversity along a trophic and latitudinal lake gradient // *Aquat. Microb. Ecol.* 2013. Vol. 68. P. 231–250. DOI: 10.3354/ame01612
- Sherr E.B., Sherr B.F. Significant of predation by protists in aquatic microbial food webs // *Anton. Leeuw. Int. J. Gen. Mol. Microbiol.* 2002. Vol. 81. P. 293–308.
- Sieburth Y.McN., Smetacek V., Lenz Y. Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions // *Limnol. Oceanogr.* 1978. Vol. 23. № 6. P. 1256–1263.
- Sliwinska-Wilczewska S., Maculewicz J., Barreiro Felpeito A., Latala A. Allelopathic and bloom-forming picocyanobacteria in a changing world // *Toxins*. 2018. Vol. 10. № 1. P. E48. DOI: 10.3390/toxins10010048
- Sorokin P.Y., Sorokin Y.I., Boscolo R., Giovanardi O. Bloom of picocyanobacteria in the Venice lagoon during summer-autumn 2001: Ecological sequences // *Hydrobiologia*. 2004. Vol. 523. P. 71–85.
- Stockner J.G. Autotrophic picoplankton in freshwater ecosystem: the review from the summit // *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 1991. Vol. 76. № 4. P. 483–492.
- Stockner J.G., Antia N.J. Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems: a multidisciplinary perspective // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1986. Vol. 43. P. 2472–2503.
- Straile D. Food webs in lakes—seasonal dynamics and the impact of climate variability // *Aquatic food webs: An ecosystem approach* / Belgrano A. et al. (eds.). Oxford Univ. Press, 2005. P. 41–50.
- Straškrabova V., Šimek K., Vrba J. Long-term development of reservoir ecosystems – changes in pelagic food webs and their microbial component // *Limnetica*. 2005. Vol. 24. № 1–2. P. 9–20.
- Szeląg-Wasielewska E. Dynamics of autotrophic picoplankton communities in the epilimnion of a eutrophic lake (Strzeszynskie Lake, Poland) // *Ann. Limnol. Int. J. Lim.* 2004. Vol. 40. № 2. P. 113–120.
- Szeląg-Wasielewska E., Stachnik W. Auto- and heterotrophic picoplankton in a lowland river (Warta River, Poland) // *Oceanol. Hydrobiol. Stud.* 2010. Vol. 39. № 1. P. 137–146.
- Weisse T., Mindl B. Picocyanobacteria – sensitive bioindicators of contaminant stress in an alpine lake (Traunsee, Austria) // *Water, Air, and Soil Pollution*. 2002. Vol. 2. № 4. P. 191–210.

REFERENCES

- Barber R.T. 2007. Picoplankton do some heavy lifting // *Science*. Vol. 315. № 5813. P. 777–778. DOI: 10.1126/science.1137438
- Barkmann S. 2000. The significance of photoautotrophic picoplankton in the eutrophic Lake Belau (Bornhveder Seenkette, North Germany) // *Limnologica*. Vol. 30. P. 95–101.
- Bell T., Kalff J. 2001. The contribution of picophytoplankton in marine and freshwater systems of different trophic status and depth // *Limnol. Oceanogr.* Vol. 46. P. 1243–1248. DOI: 10.4319/lo.2001.46.5.1243
- Callieri C. 2008. Picophytoplankton in freshwater ecosystems: the importance of small-sized phototrophs // *Freshwater Rev.* Vol. 1. № 1. P. 1–28. DOI: 10.1608/FRJ-1.1.1
- Callieri C. 2010. Single cells and microcolonies of freshwater picocyanobacteria: a common ecology // *J. Limnol.* Vol. 69. P. 257–277.
- Callieri C. 2016. Micro-players for macro-roles: aquatic microbes in deep lakes // *J. Limnol.* Vol. 75. № s1. P. 191–200. DOI: 10.4081/jlimnol.2016.1370
- Callieri C., Stockner J.G. 2002. Freshwater autotrophic picoplankton: a review // *J. Limnol.* Vol. 61. № 1. P. 1–14.
- Callieri C., Karjalainen SM, Passoni S. 2002. Grazing by ciliates and heterotrophic nanoflagellates on picocyanobacteria in Lago Maggiore, Italy // *J. Plankton Res.* Vol. 24. P. 785–796.
- Carrick H.J., Schelske C.L. 1997. Have we overlooked the importance of small phytoplankton in productive waters? // *Limnol. Oceanogr.* Vol. 42. № 7. P. 1613–1621.
- Comerma M., Garcia J.C., Armengol J., Romero M., Simek K. 2001. Planktonic food web structure along the Sau Reservoir (Spain) in summer 1997 // *Int. Rev. Hydrobiol.* Vol. 86. P. 193–207.
- Corzo A., Jimenez-Gomez F., Gordillo F.J.L., García-Ruiz R., Niell F.X. 1999. *Synechococcus* and *Prochlorococcus*-like populations detected by flow cytometry in a eutrophic reservoir in summer // *J. Plankton Res.* Vol. 21. № 8. P. 1575–1581.
- Cotner J. B., Biddanda B.A. 2002. Small players, large role: microbial influence on biogeochemical processes in pelagic aquatic ecosystems // *Ecosystems*. Vol. 5. P. 105–121.
- Drabkova V.G., Izmaylova A.V. 2014. Izmenenie sostoyaniya vod krupnejshikh ozer i vodokhranilishch [Change in state of waters of the largest lakes and reservoirs of Russia] // *Geografiya i prirodnyye resursy*. № 4. S. 22–29. [In Russian]
- Goldyn R., Szeląg-Wasielewska E. 2005. The effects of two shallow reservoirs on the phyto- and bacterioplankton of lowland river // *Pol. J. Environ. Stud.* Vol. 14. № 4. P. 437–444.
- Ivanikova N.V., Popels L.C., McKay R.M.L., Bullerjahn G.S. 2007. Lake Superior supports novel clusters of cyanobacterial picoplankton // *Appl. Environ. Microbiol.* Vol. 73. № 12. P. 4055–4065.

- Ivatin A.I. 2012. Bakterioplankton i bakteriobentos Kujbyshevskogo vodokhranilishcha [Bacterioplankton and bacteriobenthos of the Kuibyshev Reservoir]. Tolyatti: Cassandra. 183 s. [In Russian]
- Jochem F. 1988. On the distribution and importance of picocyanobacteria in a boreal inshore area (Kiel Bight, Western Baltic) // *J. Plankton Res.* Vol. 10. P. 1009–1022.
- Keough B.P., Schmidt T.M., Hicks R.E. 2003. Archaeal nucleic acids in picoplankton from great lakes on three continents // *Microb. Ecol.* Vol. 46. P. 238–248.
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B. 2007. Mikrobiologicheskie indikatory evtrofirovaniya presnykh vod [Microbiological indicators of fresh water eutrophication] // *Sbornik mat. mezhd. konf. "Bioindikation in monitoring freshwater ecosystems"*. SPb.: Lema. S. 176–181. [In Russian]
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B. 2008. Bakterioplankton vodokhranilishch Verkhney i Sredney Volgi [Bacterioplankton of the Upper and Middle Volga reservoirs]. M.: Izd-vo SGU. 377 s. [In Russian]
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B., Zobotkina E.A. 2010. Distribution of picocyanobacteria and virioplankton in mesotrophic and eutrophic reservoirs: The role of viruses in mortality of picocyanobacteria // *Biol. Bull.* Vol. 37. № 6. P. 565–573. DOI: 10.1134/S1062359010060038
- Kopylov A.I., Romanenko A.V., Zobotkina E.A., Mineeva N.M., Krylova I.N., Maslennikova T.S. 2014. Pikotsianobakterii v evtrofnykh vodokhranilishchakh Sredney Volgi: chislennost, produktsiya, virusnaya infektsiya [Picocyanobacteria in eutrophic reservoirs of the Middle Volga: abundance, production, viral infection] // *Zhurnal obshchey biologii.* T. 75. № 3. S. 234–244. [In Russian]
- Korneva L.G. 2015. Fitoplankton vodokhranilishch basseyna Volgi [Phytoplankton of reservoirs of Volga River basin]. Kostroma: Kostromskoi petchatnyi dom. 284 s. [In Russian]
- Lind O. 2002. Microbial production and reservoir zone trophic states // *Lake Reserv. Manag.* Vol. 18. P. 129–137.
- MacIsaac E.A., Stockner J.G. 1993. Enumeration of phototrophic picoplankton by autofluorescence microscopy // *Handbook of methods in aquatic microbial ecology* / Kemp P.F. et al. (eds). Boca Raton: Lewis Publishers. P. 187–197.
- Mikheeva T.M. 1998. Piko- i nanofitoplankton presnovodnykh ekosistem [Pico- and nanophytoplankton of freshwater ecosystems]. Minsk: Izd-vo BGU. 196 s. [In Russian]
- Norland S. 1993. The relationship between biomass and volume of bacteria // *Handbook of methods in aquatic microbial ecology* / Kemp P.F. et al. (eds). Boca Raton: Lewis Publishers. P. 303–308.
- Paerl H.W., Huisman J. 2009. Climate change: A catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms // *Eviron. Microb. Rep.* Vol. 1. № 1. P. 27–37. DOI: 10.1111/j.1758-2229.2008.00004.x
- Porter K.G., Feig Y.S. 1980. The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* Vol. 25. № 5. P. 943–948.
- Raven J.A. 1998. The twelfth Tansley Lecture. Small is beautiful: The picophytoplankton // *Funct. Ecol.* Vol. 12. P. 503–513.
- Romanenko A.V., Kopylov A.I. 1999. Skorost rosta i produktsiya avtotrofnogo pikoplanktona v pribrezhnykh vodakh Rybinskogo vodokhranilishcha [The rate of growth and production of autotrophic picoplankton in the coastal waters of the Rybinsk Reservoir] // *Biologiya vnutrennikh vod.* № 1–3. S. 167. [In Russian]
- Romanenko V.I. 1985. Mikrobiologicheskie protsessy produktsii i destruktssii organicheskogo veschestva vo vnutrennikh vodoemakh [Microbial processes of production and destruction of organic matter in inland aquatic environments]. L.: Nauka. 295 s. [In Russian]
- Ruber J., Bauer F.R., Millard A.D., Raeder U., Geist J., Zwirgmaier K. 2016. *Synechococcus* diversity along a trophic gradient in the Osterseen Lake District, Bavaria // *Microbiology.* Vol. 162. № 12. P. 2053–2063. DOI: 10.1099/mic.0.000389
- Sánchez-Baracaldo P., Hayes P.K., Blank C.E. 2005. Morphological and habitat evolution in the cyanobacteria using a compartmentalization approach // *Geobiology.* Vol. 3. P. 145–165.
- Schiaffino M.R., Gasol J.M., Izaguirre I., Unrein F. 2013. Picoplankton abundance and cytometric group diversity along a trophic and latitudinal lake gradient // *Aquat. Microb. Ecol.* Vol. 68. P. 231–250. DOI: 10.3354/ame01612
- Sherr E.B., Sherr B.F. 2002. Significant of predation by protists in aquatic microbial food webs // *Anton. Leeuw. Int. J. Gen. Mol. Microbiol.* Vol. 81. P. 293–308.
- Sieburth Y.McN., Smetacek V., Lenz Y. 1978. Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions // *Limnol. Oceanogr.* Vol. 23. № 6. P. 1256–1263.
- Sliwiska-Wilczewska S., Maculewicz J., Barreiro Felpeo A., Latala A. 2018. Allelopathic and bloom-forming picocyanobacteria in a changing world // *Toxins.* Vol. 10. № 1. P. E48. DOI: 10.3390/toxins10010048
- Sorokin P.Y., Sorokin Y.I., Boscolo R., Giovanardi O. 2004. Bloom of picocyanobacteria in the Venice lagoon during summer-autumn 2001: Ecological sequences // *Hydrobiologia.* Vol. 523. P. 71–85.
- Stockner J.G. 1991. Autotrophic picoplankton in freshwater ecosystem: the review from the summit // *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* Vol. 76. № 4. P. 483–492.
- Stockner J.G., Antia N.J. 1986. Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems: a multidisciplinary perspective // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* Vol. 43. P. 2472–2503.
- Straile D. 2005. Food webs in lakes—seasonal dynamics and the impact of climate variability // *Aquatic food webs: An ecosystem approach* / Belgrano A. et al. (eds). Oxford UniVol. Press. P. 41–50.
- Straškrabova V., Šimek K., Vrba J. 2005. Long-term development of reservoir ecosystems – changes in pelagic food webs and their microbial component // *Limnetica.* Vol. 24. № 1–2. P. 9–20.

- Szeląg-Wasielewska E. 2004. Dynamics of autotrophic picoplankton communities in the epilimnion of a eutrophic lake (Strzeszynskie Lake, Poland) // *Ann. Limnol. Int. J. Lim.* Vol. 40. № 2. P. 113–120.
- Szeląg-Wasielewska E., Stachnik W. 2010. Auto- and heterotrophic picoplankton in a lowland river (Warta River, Poland) // *Oceanol. Hydrobiol. Stud.* Vol. 39. № 1. P. 137–146.
- Weisse T., Mindl B. 2002. Picocyanobacteria – sensitive bioindicators of contaminant stress in an alpine lake (Traunsee, Austria) // *Water Air Soil Pollut.* Vol. 2. № 4. P. 191–210.
- Zakonnova A.V., Litvinov A.S. 2016. Mnogoletniye izmeneniya gidroklimaticeskogo rezhima Rybinskogo vodokhranilishcha [Long-term changes in the hydroclimatic regime of the Rybinsk Reservoir] // *Trudy IBVV RAN.* vyp. 75(78). *Gidrologo-gidrokhimicheskiye issledovaniya vodoyemov basseyna Volgi.* Yaroslavl': Filigran'. S. 16–22. [In Russian]

DISTRIBUTION OF PICOPLANKTON IN VOLGA RESERVOIRS

D. B. Kosolapov, I. S. Mikryakova, A. I. Kopylov

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, 152742 Russia
e-mail: dkos@ibiw.yaroslavl.ru*

The quantitative distribution of autotrophic and heterotrophic picoplankton was studied in the four Volga reservoirs during the late summer. Heterotrophic prokaryotes predominated in the picoplankton. They averaged 98.5% of the total abundance and 83.5% of the biomass of picoplankton. The number and biomass of heterotrophic picoplankton varied within the range $(4.2-14.7) \times 10^6$ (average $(8.7 \pm 2.7) \times 10^6$) cells/ml and 45–386 (average 153 ± 89) mg C/m³ respectively, while the abundance and biomass of picophytoplankton varied within the range $(0.6-944) \times 10^3$ (average $(127 \pm 186) \times 10^3$) cells/ml and 0.78–204 (average 46.9 ± 53.7) mg C/m³ respectively. Picophytoplankton achieved the highest level of the quantitative development in the eutrophic Gorky Reservoir. Colonial cyanobacteria dominated in the picophytoplankton. They contributed in average 74.0% of the abundance and 70.0% of the biomass of the picophytoplankton. The data obtained testify to the important role of the picoplankton in the food webs of the Volga reservoirs.

Keywords: picoplankton, heterotrophic bacteria, picophytoplankton, abundance, biomass, Volga reservoir

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА В ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ ЛЕТОМ 2015 Г.

Л. Г. Корнева¹, В. В. Соловьева¹, О. С. Макарова¹, Л. Г. Гречухина², Н. Г. Тарасова³

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: korneva@ibiw.yaroslavl.ru

²Татарское отделение «ГосНИОРХ», 420111, г. Казань, ул. Тази Гиззата, 4

³Институт экологии волжского бассейна РАН, 445003, Россия, Самарская обл., г. Тольятти, ул. Комзина, 10

Проанализирован состав доминирующих видов, значения биомассы, показателей разнообразия (индекса Шеннона, числа видов в пробе) и размерности клеток фитопланктона семи волжских водохранилищ (Иваньковское, Угличское, Рыбинское, Горьковское, Чебоксарское, Куйбышевское, Саратовское) в августе 2015 г. Проведено сравнение результатов с данными наблюдений, полученных в маршрутных экспедициях в 1969–1975 г. и 1989–1991 г. Показано, что значения биомассы варьировали в пределах величин, полученных в предшествующие годы, но наблюдалось снижение средней по водоемам суммарной биомассы фитопланктона и увеличение пропорции миксотрофных фитофлагеллят (динофитовых и золотистых). Наибольшая степень варьирования биомассы, а также ее максимальные значения и разнообразие доминирующих видов отмечены в Чебоксарском водохранилище. По составу структурообразующих таксонов наиболее близки Горьковское и Рыбинское водохранилища. Показатели разнообразия фитопланктона снижались в направлении от Верхней к Нижней Волги, как и размерность клеток. Дана оценка трофического статуса водоемов по значениям биомассы фитопланктона.

Ключевые слова: фитопланктон, водохранилища Волги, доминирующие виды, динамика биомассы, показатели разнообразия и размеров клеток, эвтрофирование.

DOI: 10.24411/0320-3557-2018-1-0010

ВВЕДЕНИЕ

Исследования фитопланктона водохранилищ Волги имеют длительную историю [Корнева, 2015 (Korneva, 2015)]. Однако маршрутные экспедиции, которые осуществлялись по водохранилищам всего волжского каскада одновременно, были проведены только в 1969–1975 г. [Кузьмин, 1974, 1978 (Kuzmin, 1974, 1978); Лаврентьева, 1977 (Lavrentyeva, 1977)] и в 1989–1991 г. (Korneva, Solovyova, 1998), [Корнева, 2015 (Korneva, 2015)]. Во втором десятилетии XXI в. подобные исследования вновь возобновились. Они очень важны для выявления закономерностей распределения структурных характеристик первичного звена

продукционных процессов по продольному профилю крупной зарегулированной реки в разные по метеорологическим условиям годы и для оценки современного состояния биологических сообществ волжских водохранилищ.

Задача данного исследования – дать оценку динамике состава доминирующих видов, значений численности и биомассы фитопланктона, а также показателей его разнообразия и размерности клеток в водохранилищах Волги в августе 2015 г. и провести сравнение полученных результатов с таковыми, полученными в предыдущие годы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для анализа использованы материалы, собранные 12–31 августа 2015 г. на 70 станциях, расположенных в Иваньковском, Угличском, Горьковском, Чебоксарском, Куйбышевском и Саратовском водохранилищах. Методы отбора, концентрации и консервации проб, идентификации таксономического состава, а также оценки численности и биомассы фитопланктона, его разнообразия (индекс Шеннона, число видов в пробе) и размерности (соотношение численности и биомассы, среднеценотический объем клеток)

представлены в предыдущих публикациях [Методика..., 1975 (Methodica..., 1975); Корнева, 1993, 2015 (Korneva, 1993, 2015)]. К доминирующим относили виды, численность и биомасса которых составляла $\geq 10\%$ от суммарной численности и биомассы фитопланктона. Число случаев доминирования вида на различных участках водохранилищ рассматривали как частоту его доминирования. Статистический анализ и графические построения выполнены с применением программ Microsoft Excel 2003, Statistica 8.0. При построении дендрограммы

флористического сходства использован метод одиночной связи.

В августе 2015 г. температура воды в поверхностном слое воды водохранилищ на открытых участках варьировала от 15.5 до 23.7°C, в среднем достигая 17.3±0.8–22.1±0.2°C

Таблица 1. Изменение средней по водоему температуры в поверхностном слое воды, прозрачности и цветности в водохранилищах Волги в августе 2015 г.

Table 1. Change of average water temperature of surface layer, transparency and color in the reservoirs of the Volga River reservoirs in August 2015

Водохранилище Reservoir	Температура, °C Temperature, °C	Прозрачность, см Secchi disk depth, cm	Цветность, °Pt/Co шкалы Colour, °Pt/Co scale
Верхняя Волга			
Иваньковское	21.9±0.2	93±5	38±4
Угличское	22.1±0.2	80±5	43±1
Рыбинское	17.3±0.8	83±3	43±1
Средняя Волга			
Горьковское	18.6±0.4	93±5	40±1
Чебоксарское	18.1±0.2	110±10	31±2
Куйбышевское	18.9±0.3	135±8	31±1
Нижняя Волга			
Саратовское	19.1±0.2	222±10	25±0

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В августе 2015 г. суммарная численность фитопланктона водохранилищ варьировала от 310 тыс. кл./л (в Куйбышевском) до 454 млн кл./л (в Чебоксарском) и была обусловлена главным образом цианопрокариотами (синезелеными водорослями) (рис. 1). Численно лидировали 12 видов: из цианопрокариот: *Aphanocapsa holsatica* (Lemm.) Cronberg et Komárek, *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz. – во всех водохранилищах, *Aphanocapsa incerta* (Lemm.) Cronberg et Komárek – в 4-х из 7-ми, остальные – *Microcystis wesenbergii* (Komárek) Komárek, *M. viridis* (A. Braun in Rabenhorst) Lemm., *Merismopedia minima* G. Beck и виды рода *Anabaena* Вогу, а также две летние формы диатомей: *Skeletonema subsalsum* (Cleve-Euler) Bethge, *Aulacoseira granulata* (Ehr.) Sim. и зеленые: *Dictyosphaerium subsolitarium* Van Gooij, *Binuclearia lauterbornii* (Schmidle) Proschkina-Lavrenko – единично в отдельных водохранилищах.

Общая биомасса фитопланктона изменялась от 0.08 г/м³ (в Куйбышевском) до 17.7 г/м³ (в Чебоксарском). Средняя по водохранилищам биомасса водорослей, как и их численность (рис. 1), резко снижалась в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах

(табл. 1). В направлении от Верхней к Нижней Волге происходило увеличение прозрачности и снижение цветности воды согласно географической зональности, как было уже показано ранее (Корнева, 2015).

(табл. 2). Основную часть биомассы фитопланктона Верхней и Средней Волги формировали диатомовые водоросли. В Куйбышевском и Саратовском водохранилищах – цианопрокариоты. Наибольшая биомасса зеленых и миксотрофных фитофлагеллят (динофитовых, эвгленовых и золотистых) наблюдалась в водохранилищах Верхней Волги – в Иваньковском и Угличском. Последнее прослеживалось и в 1989–1991 гг. [Корнева, 2015 (Korneva, 2015)].

В составе доминирующих видов (по биомассе) фитопланктона водохранилищ Волги выявлено 21 таксон рангом ниже рода (табл. 3): из цианопрокариот – 6, диатомовых – 10, динофитовых – 3, зеленых – 2. Наибольшей частотой доминирования отличались из диатомовых – *Aulacoseira granulata* (36), из цианопрокариот – *Microcystis aeruginosa* (32), *Anabaena* sp. (29) и *Aphanizomenon flos-aquae* (21). Первая лидировала в фитопланктоне практически всех водохранилищ, за исключением Куйбышевского, второй, как и *Aphanizomenon flos-aquae*, – за исключением Иваньковского и Угличского. Последний, представляющий группу неидентифицированных видов из рода *Anabaena*, доминировал во всех водохранилищах.

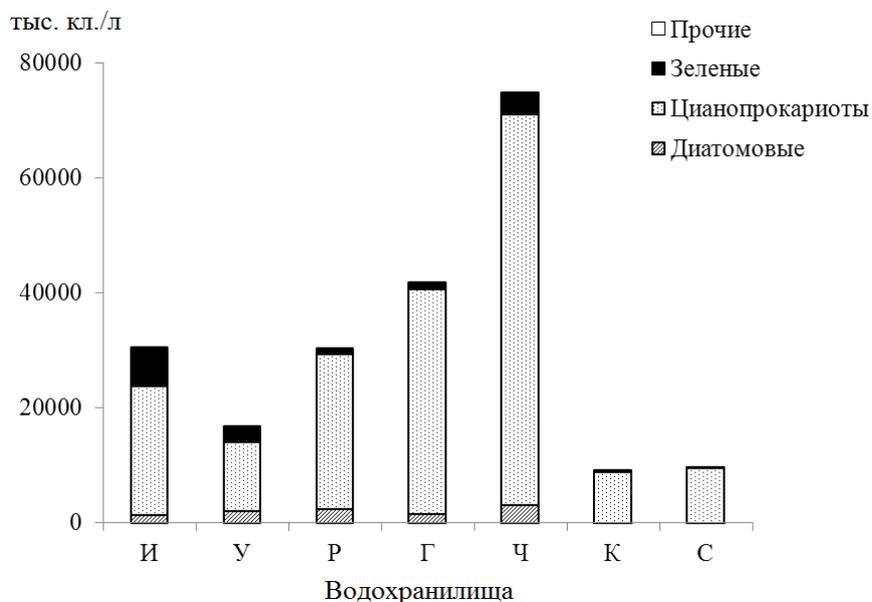


Рис. 1. Изменение средней (по водоему) численности фитопланктона в водохранилищах Волги в августе 2015 г. Обозначения: И – Ивановское, У – Угличское, Р – Рыбинское, Г – Горьковское, Ч – Чебоксарское, К – Куйбышевское, С – Саратовское.

Fig.1. Change of average phytoplankton abundance in the Volga River reservoirs in August 2015. Designations: И – Ivankovo, У – Uglich, Р – Rybinsk, Г – Gorky, Ч – Cheboksary, К – Kuibyshev, С – Saratov.

Таблица 2. Изменения биомассы различных таксономических групп фитопланктона в водохранилищах Волги в августе 2015 г.

Table 2. Changes of biomass in different taxonomic groups of phytoplankton in the Volga River reservoirs in August 2015

Водохранилище Reservoir	Число станций Number of stations	Биомасса, г/м ³ Biomass, g/m ³								Общая Total	Пределы изменений общей биомассы Limits changes of total biomass
		Cyano-prokariota	Bacillariophyta	Chlorophyta	Cryptophyta	Dinophyta	Euglenophyta	Xanthophyta	Chryso-phyta		
Иваньковское	11	1.287	1.064	0.994	0.000	0.358	0.127	0.009	0.037	3.877±0.804	1.057–10.952
Угличское	9	1.827	1.509	0.516	0.001	0.767	0.033	0.002	0.028	4.683±0.500	3.518–8.499
Рыбинское	8	1.006	3.043	0.144	0.058	0.039	0.003	0.000	0.007	4.301±1.064	1.523–9.008
Горьковское	13	1.370	1.486	0.169	0.026	0.049	0.000	0.002	0.000	3.101±0.245	1.484–4.541
Чебоксарское	9	1.308	3.583	0.520	0.001	0.021	0.000	0.010	0.000	5.443±1.726	0.305–17.748
Куйбышевское	13	0.605	0.128	0.040	0.001	0.033	0.000	0.000	0.000	0.809±0.131	0.078–1.685
Саратовское	7	0.654	0.114	0.021	0.001	0.019	0.000	0.000	0.000	0.809±0.189	0.359–1.766

Из анализа степени флористического сходства по составу доминантов видно (рис. 2), что наиболее близки в этом отношении рядом расположенные верхневолжские водохранилища – Ивановское и Угличское, к которым последовательно присоединялись Рыбинское и Горьковское, а затем водохранилища Средней и Нижней Волги – Чебоксарское, Куйбышевское и Саратовское. Таким образом, континуальность в распределении фитопланктона по акваториям водохранилищ, выявленная ранее по составу всей альгофлоры планктона и соотношению биомассы

обнаруженных видов (Korneva, Solovyova, 1998), [Корнева, 2015 (Korneva, 2015)], сохранялась. При этом самая высокая степень сходства фитопланктона по составу доминантов наблюдалась между Рыбинским и Горьковским водохранилищами, что несколько противоречит предшествующим выводам, что по составу всей альгофлоры планктона и соотношению биомассы видов конвергентность водохранилищ постепенно возрастает от Верхней к Нижней Волге. Летом 2015 г. максимальное сходство фитопланктона по составу доминирующих видов наблюдалась на границе Верхней и Средней Волги и

степень его увеличения носила скорее параболический, чем линейный характер. Общее число доминирующих видов изменялось также параболически с максимумом в Чебоксарском водохранилище (табл. 3).

По частоте встречаемости значений биомассы в пределах различных типов трофии

Таблица 3. Изменение состава доминирующих (по биомассе) видов фитопланктона водохранилищ Волги в августе 2015 г. (1 – доминирование, 0 – отсутствие доминирования)

Table 3. Changes in the composition of phytoplankton dominant species (by biomass) in the Volga River reservoirs in August 2015 (1 – dominance, 0 – absence of dominance)

Таксон Taxon	Водохранилище Reservoir						
	Ивань- ковское Ivankovo	Углич- ское Uglich	Рыбин- ское Rybinsk	Горь- ко- вское Gorky	Чебок- сарское Cheboks ary	Куйбы- шевское Kuymbishe v	Сара- товское Saratov
Суанопрокaryota							
<i>Anabaena scheremetievi</i> Elenkin	1	1	0	0	0	0	0
<i>Anabaena</i> sp.	1	1	1	1	1	1	1
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	0	0	1	1	1	1	1
<i>Microcystis aeruginosa</i>	0	0	1	1	1	1	1
<i>M. viridis</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>M. wesenbergii</i>	0	0	1	1	0	0	1
Bacillariophyta							
<i>Aulacoseira granulata</i>	1	1	1	1	1	0	1
<i>A. subarctica</i> (O. Müller) Haworth	0	1	0	0	0	0	0
<i>Cyclostephanos invisitatus</i> (Hohn & Heller.) Theriot, Stoermer et Håkansson	0	0	1	1	1	0	0
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	1	0	0	0	1	1	0
<i>Melosira varians</i>	0	0	0	0	0	1	1
<i>Skeletonema subsalsum</i>	0	1	1	1	1	1	0
<i>Stephanodiscus binderanus</i> (Kütz.) Krieger	0	0	1	1	0	0	0
<i>S. hantzschii</i> Grun.	1	0	0	0	1	1	0
<i>S. neoastraea</i> (Håkansson et Hickel) emend. Casper, Scheffler et Augsten	0	0	0	1	0	0	0
<i>Thalassiosira</i> sp.	0	1	0	0	0	0	0
Dinophyta							
<i>Ceracium hirundinella</i> (O.F. Müll.) Schrank	1	0	0	0	0	0	0
<i>Peridiniopsis quadridens</i> (Stein) Bourelly	0	1	0	0	0	0	0
<i>Peridiniopsis</i> sp.	0	1	0	0	0	0	1
Chlorophyta							
<i>Chlamydomonas</i> sp.	0	0	0	0	1	0	0
<i>Pediastrum duplex</i> Meyen	1	0	0	0	0	0	0
Всего	7	8	8	9	10	7	7

По средней для водоема биомассе Иваньковское и Горьковское водохранилища можно отнести к водоемам мезотрофного типа, Угличское, Рыбинское и Чебоксарское – эвтрофного, а Куйбышевское и Саратовское – олиготрофного (рис. 3). Наибольшей степенью варьирования биомассы, свойственной водам разного трофического статуса, отличался фитопланктон Чебоксарского водохранилища (табл. 2, рис. 3).

Сравнение результатов наших исследований с данными августа 1972 г.

вод, предложенных С.П. Китаевым (2007), Иваньковское и Рыбинское водохранилища можно классифицировать как водоемы мезотрофно-эвтрофного типа, Горьковское – мезотрофного, Куйбышевское и Саратовское – олиго-мезотрофного, а Угличское и Чебоксарское – эвтрофного типа.

[Kuzmin, 1974 (Кузьмин, 1974)], 1989 и 1991 гг. (Korneva, Solovyova, 1998) показало, что средняя по водохранилищам биомасса в 2015 г. несколько снизилась с 4.7–5.3 до 3.3 г/м³, соотношение основных таксонов, диатомовых и цианопрокариот сохранилось в пределах варьирования в предшествующие годы, однако в водохранилищах Верхней Волги (Иваньковском, Угличском и Рыбинском) в 2.5 раза увеличилась пропорция динофитовых и золотистых водорослей (табл. 4).

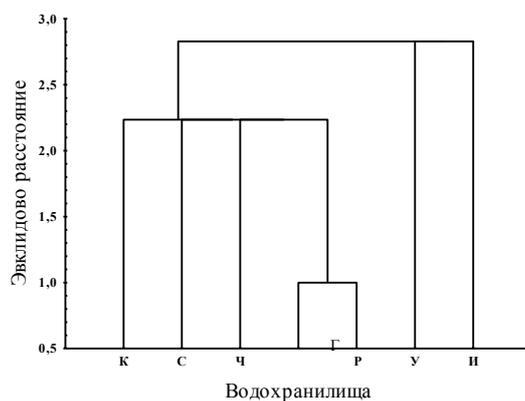


Рис. 2. Дендрограмма флористического сходства водохранилищ по составу доминирующих видов. Обозначение те же, что на рис. 1.

Fig. 2. Dendrogram of floristic similarity of reservoirs by dominant species composition. The designation is the same as in the Figure 1.

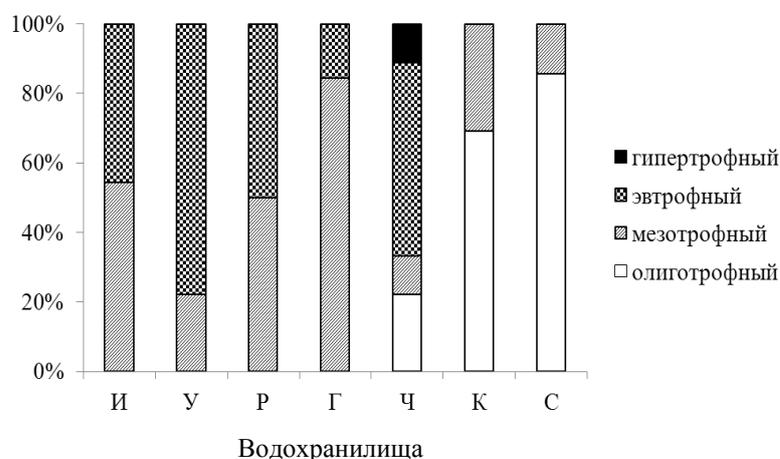


Рис. 3. Частота встречаемости биомассы фитопланктона в водохранилищах Волги, характерной для различного типа трофии вод. Обозначение те же, что на рис. 1.

Fig. 3. Frequency of occurrence of phytoplankton biomass in the Volga River reservoirs, characteristic of various types of trophy lever water. The designation is the same as in Figure 1.

Ценотическое разнообразие и удельное богатство фитопланктона снижались в направлении от Верхней к Нижней Волги (рис. 4 а), что наблюдалось и в 1989–1991 гг. (Korneva, Solovyova, 1998), [Корнева, 2015 (Korneva, 2015)]. Однако в отличие от

предыдущего периода наблюдений размерность клеток фитопланктона к низовью реки снижалась, о чем свидетельствует уменьшение среднеценотического объема клеток и увеличение соотношения численности и биомассы (рис. 4 б).

Таблица 4. Изменение средней по водохранилищам биомассы различных групп фитоплагеллят в водохранилищах Волги в разные годы в летний период

Table 4. Changes of average biomass in the different groups of phytoflagellates in the Volga River reservoirs in the summer of different years

Год, месяц Year, month	Cryptophyta	Dinophyta	Euglenophyta	Chrysophyta
1989 VIII–IX	0.021	0.058	0.021	0.002
1991 VIII	0.002	0.092	0.011	0.003
2015 VIII	0.013	0.184	0.023	0.010

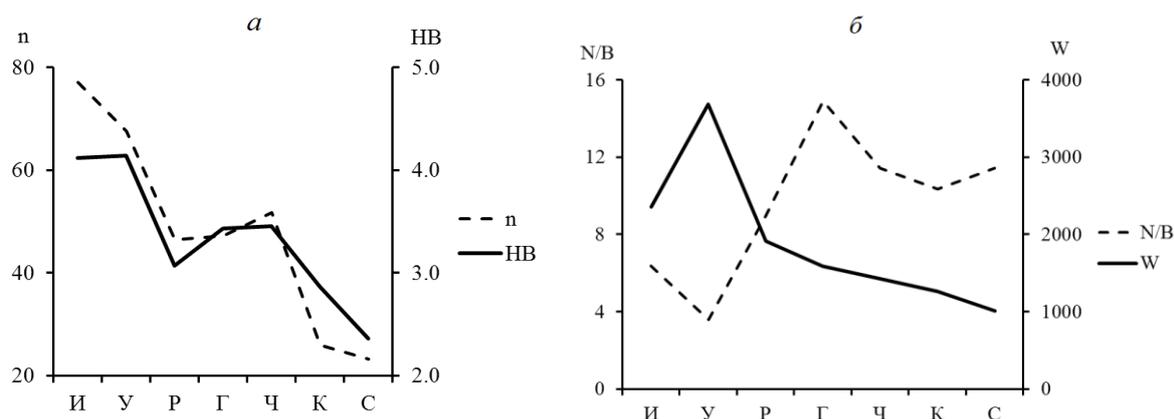


Рис. 4. Изменение ценотического разнообразия (индекса Шеннона, НВ) и удельного богатства (числа видов в пробе, n) (а), среднеценотического объема клеток (W) и соотношения численности и биомассы ($N/B \times 10^{-3}$) (б) фитопланктона в водохранилищах Волги. Обозначение те же, что на рис. 1.

Fig. 4. Change of cenotic diversity (Shannon index, NB) and specific richness (number of species in the sample, n) (a), average cell volume (W) and the ratio of abundance and biomass ($N/B \times 10^{-3}$) (b) of phytoplankton in the Volga River reservoirs. The designation is the same as in Figure 1.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование различных структурных характеристик фитопланктона водохранилищ Волги в августе 2015 г. показали, что состав (табл. 3) доминирующих видов не изменился по сравнению с предыдущими периодами наблюдений, континуальность в распределении фитопланктона по продольному профилю водохранилищ по составу доминантов прослеживалась, как и по общему списку альгофлоры планктона и соотношению биомассы всех встреченных таксонов рангом ниже рода. Однако изменение степени сходства водохранилищ по составу доминантов, как и их числу, имела

параболический характер с максимумом в Средней Волге. Упрощение структуры фитопланктона, выраженное в снижении ценотического (индекса Шеннона) разнообразия и удельного богатства (числа видов в пробах), в направлении от Верхней к Нижней Волги сохранялось. Однако в отличие от предшествующего периода размерность клеток фитопланктона также уменьшалась, как и его разнообразие. Суммарная биомасса фитопланктона несколько уменьшилась и увеличилась доля миксотрофных фитофлагеллят (динофитовых и золотистых).

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем свою благодарность членам экипажа экспедиционного судна «Ак. Топчиев» ИБВВ РАН, всем коллегам – участникам длительных экспедиций по волжскому каскаду.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. С. 50–113.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги / Под ред. А.И. Копылова. Кострома: Костромской печатный дом, 2015. 284 с.
- Кузьмин Г.В. Современное состояние фитопланктона Волги // Вторая конференция по изучению водоемов бассейна Волги «Волга–2». Борок, 1974. С. 85–90.
- Кузьмин Г.В. Водоросли. Фитопланктон // Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. С. 122–140.
- Лаврентьева Г.М. Фитопланктон водохранилищ Волжского каскада // Известия ГосНИОРХ. 1977. Т. 114. 168 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 239 с.
- Korneva L.G., Solovyova V.V. Spatial organization of phytoplankton in reservoir of Volga river // Int. Rev. Hydrobiology. 1998. Vol. 83. P. 163–166.

REFERENCES

- Kitaev S.P. 2007. Osnovi limnologii dlya gidrobiologov i ichtiologov [Basics of limnology for hydrobiologists and ichthyologists]. Petrozavodsk: Karelskiyi nautchnyi zentr RAN. 395 p. [In Russian]

- Korneva L.G. 1993. Fitoplankton Rybinskogo vodohranilisha: sostav, osobennosti raspredelenija, posledstvija `evtrofirovanija [The phytoplankton of the Rybinsk Reservoir: Composition, distribution, and consequences of eutrophication] // Sovremennoe sostojanie `ekosistemy Rybinskogo vodohranilisha. SPb.: Gidrometeoizdat. P. 50–113. [In Russian]
- Korneva L.G. 2015. Fitoplankton vodohranilisch bassejna Volgi [Phytoplankton of Volga River basin reservoirs]. Kostroma. 284 p. [In Russian]
- Kuz'min G.V. 1974. Sovremennoe sostojanie fitoplanktona Volgi [The current state of the phytoplankton of the Volga River] // Vtoraya konferentsiya po izucheniyu vodoemov bassejna Volgi «Volga–2». Borok. P. 85–90. [In Russian]
- Kuz'min G.V. 1978. Vodorosli. Fitoplankton [Algae. Phytoplankton] // Volga i ee zhizn'. L.: Nauka. P. 122–140. [In Russian]
- Lavrent'yeva G.M. 1977. Fitoplankton vodohranilisch Volzhskogo kaskada [Phytoplankton of the reservoirs of the Volga cascade] // Izvestija GosNIORH. Vol. 114. 168 p. [In Russian]
- Metodika izucheniya biogeotsenzov vnutrennikh vodoemov [Methods in Studies of Biogeocoenoses of Inland Water Bodies]. M.: Nauka. 1975. 239 p. [In Russian]
- Korneva L.G., Solovyova V.V. 1998. Spatial organization of phytoplankton in reservoir of Volga river // Int. Rev. Hydrobiology. Vol. 83. S. 163–166.

DISTRIBUTION OF PHYTOPLANKTON IN THE VOLGA RIVER RESERVOIRS IN SUMMER 2015

L. G. Korneva¹, V. V. Solovyeva¹, O. S. Makarova¹, L. G. Grechukhina², N. G. Tarasova³

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences
152742 Borok, Yaroslavl, Nekouz, e-mail: korneva@ibiw.yaroslavl.ru*

²*The Tatar Department of Berg State Research Institute on Lake and River Fisheries
420111, Kazan, ul. Tazi Gizzata, 4*

³*Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences, 445003, Russia, Samara Region, Togliatti,
ul. Komzin, 10*

The composition of dominant species, biomass values, diversity indices (Shannon index, number of taxa in sample) and cell size of phytoplankton in seven Volga River reservoirs (Ivankovo, Uglich, Rybinsk, Gorky, Cheboksary, Kuibyshev, Saratov) in August 2015 were analyzed. The results was compared with data obtained in 1969–1975 and 1989–1991. In 2015 biomass varied within the values obtained in previous years. But a decrease of average total biomass of phytoplankton and an increase in the proportion of myxotrophic phytophagellates (dinophytes and chrysophytes) was observed. The greatest degree of biomass variation and maximum values of biomass and dominant species diversity in the Cheboksary Reservoir was noted. The composition of dominant species most similar in the Gorky and Rybinsk reservoirs. The diversity of phytoplankton decreased in the direction from Upper to Lower Volga, as well as the cells size. The trophic status of reservoirs on the values of phytoplankton biomass was estimated.

Keywords: phytoplankton, the Volga River reservoirs, dominant species, dynamics of biomass, diversity indices and cell size, eutrophication

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОЗДНЕЛЕТНЕГО (АВГУСТ) ЗООПЛАНКТОНА В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВОЛГИ

В. И. Лазарева, Р. З. Сабитова, Е. А. Соколова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

152742 пос. Борок Некоузского р-на, Ярославской обл., e-mail: lazareva_v57@mail.ru

Маршрутная экспедиция по Волге проведена ИБВВ РАН в августе 2015 г., после большого (>20 лет) перыва обследован пелагический зоопланктон в семи (Иваньковское, Угличское, Рыбинское, Горьковское, Чебоксарское, Куйбышевское и Саратовское) из восьми волжских водохранилищ (по 8–14 станций в каждом водоеме). По итогам работ выявлено значительное продвижение на север вверх по Волге Понто-Каспийских вселенцев – кладоцер *Cornigerius maeoticus* (до 55° 32' с.ш., Волжский плес Куйбышевского водохранилища) и *Cercopagis pengoi* (до 54° 57' с.ш., Тетюшинский плес Куйбышевского водохранилища). Впервые в Куйбышевском водохранилище в большом количестве (>7 тыс. экз./м³, до 50% общей численности зоопланктона) обнаружена средиземноморская копепода *Calanipeda aquaedulcis*, ее высокая встречаемость (90% проб) и численность (до 1.1 тыс. экз./м³) зарегистрированы также в Саратовском водохранилище. В волжских водохранилищах найдена *Eurytemora caspica* – новый вид, который ранее определяли в составе *E. affinis*. Наибольшее видовое богатство позднелетнего зоопланктона (73–80 видов в списке и 36–41 вид в пробе) отмечено в трех водохранилищах Верхней Волги, выявлено заметное своеобразие набора доминантов (индекс сходства структуры <20%) каждого из семи водохранилищ и четкая замена таежных видов (*Daphnia galeata*, *D. cucullata*, *Bosmina longispina*, *Thermocyclops oithonoides*) вселенцами из Каспия (*Heterocope caspia*, *Calanipeda aquaedulcis*, *Eurytemora caspica*, *Cornigerius maeoticus*) на границе Волжского и Волго-Камского плесов (старое устье Камы) Куйбышевского водохранилища. По составу зоопланктона большинство водохранилищ оценены как эвтрофные, Чебоксарское – как переходное от эвтрофии к гипертрофии, а Саратовское – как мезо-эвтрофное. В конце лета распределение обилия зоопланктона по акватории водохранилищ было крайне неравномерным. Наблюдалось его снижение в 25–40 раз вниз по течению Волги, наибольшая численность (>200 тыс. экз./м³) зарегистрирована в Иваньковском водохранилище, а биомасса (0.9 г/м³) – в Рыбинском. В конце августа в Средней Волге ниже Горьковского водохранилища и, особенно, в Нижней Волге (Саратовское водохранилище) наблюдалась глубокая гидробиологическая осень при низком (<40 тыс. экз./м³ и <0.06 г/м³) обилии зоопланктона, значительную часть (до 40% численности и 60% биомассы) которого составлял меропланктон (велигеры Dreissenidae). Обсуждаются расселение по Волге инвазивных видов, особенности таксономической и трофической структуры зоопланктона и факторы, влияющие на его обилие.

Ключевые слова: Волга, водохранилища, зоопланктон, состав, чужеродные виды, структура, обилие, пространственное распределение.

DOI: 10.24411/0320-3557-2018-1-0011

ВВЕДЕНИЕ

Каскад Волги образован из восьми водохранилищ (Иваньковское, Угличское, Рыбинское, Горьковское, Чебоксарское, Куйбышевское, Саратовское и Волгоградское), с которыми связаны еще четыре на притоках Волги. Это Шекснинское водохранилище на р. Шексна, сток из которого поступает в Шекснинский плес Рыбинского водохранилища, и три (Камское, Воткинское и Нижнекамское) на р. Кама, сток из них поступает в Камский плес Куйбышевского водохранилища. Большинство водохранилищ заполнены с конца 1930-х до конца 1960-х годов, последними построены Нижнекамское (1979 г.) и Чебоксарское (1981 г.), что завершило создание Волго-Камского каскада [Эдельштейн, 1998 (Edelstein, 1998)]. Исторически сложилось подразделение бассейна и каскада на Верхнюю Волгу, нижней границей которой служит плотина Рыбинской ГЭС, Среднюю Волгу с южной границей по Жигу-

левской ГЭС и Нижнюю Волгу, включающую два водохранилища (Саратовское и Волгоградское) и участок незарегулированной Волги ниже Волжской ГЭС [Волга и ее жизнь, 1978 (The River Volga..., 1979); Эдельштейн, 1998 (Edelstein, 1998)].

Сразу после заполнения водохранилищ началось интенсивное комплексное изучение формирования и динамики биотических сообществ в новых крупных техногенных экосистемах, итогом которого стали монографии [Рыбинское водохранилище..., 1972 (The Rybinsk Reservoir ..., 1972); Иваньковское водохранилище..., 1978 (The Ivankovo Reservoir ..., 1978); Волга и ее жизнь, 1978 (The River Volga ..., 1979); Куйбышевское водохранилище, 1983 (The Kuibyshev Reservoir ..., 1983); Экологические проблемы ..., 2001 (Ecological problems ..., 2001)] и большой ряд работ, посвященных частным вопросам структуры, ди-

намики и продуктивности сообществ водохранилищ, в том числе зоопланктона [Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976 (Mordukhai-Boltovskoy, Dzyuban, 1976); Пидгайко, 1978, 1979 (Pidgayko, 1978, 1979); Столбунова, 1999 (Stolbunova, 1999); Тимохина, 2000 (Timokhina, 2000); Шурганова, 2005 (Shurganova, 2005); Шурганова, Черепенников, 2005, 2006 (Shurganova, Cherepennikov, 2005, 2006); Шурганова и др., 2003, 2014, 2015, 2016, 2017 (Shurganova et al., 2003, 2014, 2015, 2016, 2017); Охалкин и др., 2016 (Okhapkin et al., 2016)]. Было установлено, что на зарегулированных участках Волги (в первую очередь в озеровидных расширениях) реофильный комплекс зоопланктона с доминированием коловраток сменился лимнофильным, в котором преобладали озерные виды ракообразных [Волга и ее жизнь, 1978 (The River Volga ..., 1979)], они же формировали основу (>50%) продукции сообщества в большинстве водохранилищ каскада [Пидгайко, 1978 (Pidgayko, 1978)].

Этой смене способствовало формирование мощного потока северных озерных форм из водоемов Верхней Волги вниз по течению реки, который особенно усилился после заполнения до проектной отметки (1947 г.) Рыбинского водохранилища [Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976 (Mordukhai-Boltovskoy, Dzyuban, 1976)]. Так, к середине 1970-х годов в Куйбышевском водохранилище успешно натурализовались 11 видов планктонных рачков северного происхождения, в Саратовском – 6 [Волга и ее жизнь, 1978 (The River Volga ..., 1979)]. К началу 2010-х годов для Саратовского водохранилища указаны уже 12 ракообразных северных вселенцев [Попов, 2013 (Popov, 2013)]. Фактически одновременно с расселением вниз по Волге северных видов сформировался встречный поток вверх по реке южных, в том числе солоноватоводных форм из Северного Каспия. Однако в 1970–1980-х гг. этот поток не был таким мощным, как северный. До Куйбышевского водохранилища из Каспия проник только один вид ракообразных (*HeterosCOPE caspia*) и три вида расселились до Волгоградского, кроме того, до Верхней Волги распространился моллюск *Dreissena polymorpha* (Pallas), личинки которого (велигеры) во многих водохранилищах стали массовой формой планктона [Волга и ее жизнь, 1978 (The River Volga ..., 1979)]. Интенсивность расселения Понто-Каспийских видов зоопланктона на север по Волге резко возросла в 2000-х годах, на рубеже 2000–2010-х гг. в Саратовском водохранилище отмечено пять натурализовавшихся вселенцев, в Куйбышев-

ском – четыре [Романова, 2010 (Romanova, 2010); Попов, 2013 (Popov, 2013)].

Обзор исследования Волги до середины 1970-х годов дан во введении к монографии Волга и ее жизнь [1978 (The River Volga..., 1979)], первое обобщение материалов по зоопланктону водохранилищ каскада приведено в книгах [Биологические продукционные ..., 1976 (Biological production ..., 1976); Волга и ее жизнь, 1978 (The River Volga ..., 1979)]. В 1973–1975 гг. все водохранилища Волги подробно обследованы экспедициями Института озерного и речного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ), материалы опубликованы в его трудах [Водоохранилища Волжско-Камского ..., 1978 (Volga-Kama cascade ..., 1978)]. Для зоопланктона там указана только продукция фильтраторов, хищников и простейших [Пидгайко, 1978 (Pidgayko, 1978)], позднее вышла очень подробная статья с описанием структуры и продуктивности зоопланктона Горьковского водохранилища [Пидгайко, 1979 (Pidgayko, 1979)].

В последующие годы ИБВВ РАН неоднократно проводил большие комплексные маршрутные съемки Волги от Горьковского до Волгоградского водохранилища с выходом в незарегулированную часть Волги (1979, 1989, 1990, 1991 гг.), однако данные по составу и распределению зоопланктона остались не опубликованы, основная их часть утрачена. Результаты изучения зоопланктона Рыбинского, Ивановского, Угличского и Горьковского водохранилищ в этот период обобщены в книгах [Экологические проблемы ..., 2001 (Ecological problems..., 2001); Современная экологическая..., 2000 (Modern ecological ..., 2000); Экология водных ..., 2007 (Ecology of aquatic ..., 2007)], подробный анализ сообщества Куйбышевского водохранилища с конца 1950-х до середины 1990-х гг. представлен в работе [Тимохина, 2000 (Timokhina, 2000)]. С 1992 г. большинство комплексных работ проводилось на Верхней и Средней Волге до озерной части Горьковского водохранилища, Чебоксарской ГЭС и лишь в июле 2008 г. до устья Камы в Куйбышевском водохранилище.

Как результат, в литературе 2000–2010-х гг. наиболее полно представлены сведения о зоопланктоне Верхней Волги [Столбунова, 1999, 2007, 2009 (Stolbunova, 1999, 2007, 2009); Ривьер, 2007 (Rivier, 2007); Лазарева, 2007, 2010 (Lazareva, 2007, 2010); Лазарева, Копылов, 2011 (Lazareva, Kopylov, 2011); Лазарева и др., 2012 (Lazareva et al., 2012)].

Зоопланктон Средней Волги хорошо исследован в пределах Горьковского и Чебоксарского водохранилищ [Шурганова, 2005

(Shurganova, 2005); Шурганова, Черепенников, 2005, 2006 (Shurganova, Cherepennikov, 2005, 2006); Шурганова и др., 2003, 2014, 2016, 2017 (Shurganova et al., 2003, 2014, 2016, 2017); Ривьер, 2007 (Rivier, 2007); Лазарева и др., 2012 (Lazareva et al., 2014)]. Для Куйбышевского водохранилища опубликованы лишь некоторые данные по литоральному зоопланктону [Ratushnyak et al., 2006], распределению обилия в пелагиали и динамике видового разнообразия [Куйбышевское водохранилище..., 2008 (Kuibyshev Reservoir..., 2008); Романова, 2010 (Romanova, 2010)].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В статье использованы материалы комплексных работ Института биологии внутренних вод РАН на семи водохранилищах Волги в августе 2015 г. На Верхней Волге обследовали пелагиаль Ивановского, Углицкого и Рыбинского водохранилищ, на Средней Волге – Горьковского, Чебоксарского и Куйбышевского, на Нижней Волге – Саратовского водохранилища (по 8–14 станций на каждом водоеме).

Ракообразных и коловраток учитывали в тотальных пробах зоопланктона, которые отбирали сетью Джели (диаметр входного отверстия 12 см, сито с диагональю ячеи 105 мкм), облавливали весь столб воды от дна до поверхности водоема. Сборы фиксировали 4%-формалином и просматривали в лаборатории под стереомикроскопом StereoDiscovery-12 (Carl Zeiss, Jena). Биомассу зоопланктона рассчитывали по формулам связи массы с длиной тела гидробионтов [Балушкина, Винберг, 1979 (Balushkina, Vinberg, 1979); Ruttner-Kolisko, 1977].

Доминантные виды выделяли по относительной численности отдельно в таксономических группах ракообразных и коловраток [Лазарева, 2010 (Lazareva, 2010)]. За нижнюю границу доминирования принимали обилие 10% суммарного. В качестве характеристик видового богатства зоопланктона анализировали общее количество видов в списке и число видов в единичной пробе. Сходство (С) состава и структуры доминантных комплексов зоопланктона определяли по индексу Чекановско-Сьеренсена (в форме *b*) [Песенко, 1982 (Pesenko, 1982)]:

$$C = \sum \min p_{ij}, p_{ik}$$

где $\min p_i$ – наименьшее относительное обилие вида из двух сравниваемых наборов (p_{ij}, p_{ik}).

Для оценки трофического статуса водоемов по зоопланктону использовали фаунистический коэффициент трофности (*E*) [Мяметс, 1980 (Mäemets, 1980)]:

$$E = K(x+1)/[(A+Y) \times (y+1)],$$

Для Нижней Волги известны в основном сведения об изменении состава видов [Попов, 2007 (Popov, 2007); Мухортова, 2011 (Mukhortova, 2011); Попов, 2011 (Popov, 2011)], данные об обилии зоопланктона вообще редки [Попов, 2006 (Popov, 2006); Малинина и др., 2016 (Malinina et al., 2016)].

Цель работы – анализ распределения состава и обилия летнего зоопланктона волжских водохранилищ по данным кратковременной (две недели) маршрутной съемки, оценка направленности многолетних изменений его состава и количества.

где: *K*, *A*, *Y* – число видов коловраток, копепод и кладоцер соответственно, *x* – число видов-индикаторов мезо- и эвтрофии, *y* – число видов-индикаторов олиго- и мезотрофии.

Корреляционный анализ выполняли с использованием параметрического коэффициента Пирсона.

Трофические группы зоопланктона (мирные кладоцеры, копеподы и коловратки, всеядные копеподы и коловратки, хищные кладоцеры и копеподы) выделяли с учетом способа захвата пищи по схеме [Лазарева, 2010 (Lazareva, 2010); Лазарева, Копылов, 2011 (Lazareva, Kopylov, 2011)]. В состав хищной части сообщества включали кладоцер родов *Leptodora*, *Polyphemus*, *Cercopagis*, *Cornigerius* и *Bythotrephes*; взрослых особей и копеподитов IV–V стадий Cyclopoida (роды *Cyclops*, *Mesocyclops*, *Thermocyclops*, *Megacyclops* и *Acanthocyclops*), *Eurytemora caspica*, *Heterocope appendiculata* и *H. caspia*; коловраток *Asplanchna girodi*, *A. sieboldi* и *A. brightwelli*. К мирным кладоцерам относили все прочие виды, исключая перечисленных выше хищников. Мирные копеподы были представлены науплиусами Cyclopoida и Calanoida, а также всеми возрастными стадиями калянид родов *Eudiaptomus* и *Calanipeda*. В состав мирных коловраток включали все таксоны, кроме рода *Asplanchna*. Аспланхн (*Asplanchna priodonta*, *A. henrietta* и *A. herricki*), копеподитов I–III стадии Cyclopoida, *Heterocope*, *Eurytemora* и все возрастные стадии родов *Paracyclops* и *Eucyclops*, для которых характерно смешанное питание [Монаков, 1998 (Monakov, 1998)], выделяли в отдельную группу всеядных животных (полифагов).

Концентрацию растворенного кислорода, температуру и электропроводность воды измеряли с помощью профессионального ручного зонда YSI ProODO (YSI Inc., USA) с оптическим датчиком кислорода.

Таблица 1. Состав и встречаемость видов зоопланктона в пелагиали водохранилищ Волги в августе 2015 г.

Table 1. Species composition and occurrences of pelagic zooplankton in Volga River Reservoirs in august 2015

Таксон / Takson	Водохранилища Волги/Volga Reservoirs						
	И	У	Р	Г	Ч	К	С
РАКООБРАЗНЫЕ – CRUSTACEA							
Сем. Sidae							
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776)	–	–	+	+	–	–	+
<i>Limnosida frontosa</i> Sars, 1862	++	+++	+	+	++	–	–
<i>Diaphanosoma</i> gr. <i>brachyurum</i> (Lievin, 1848)	+	+	+	+	++	–	–
<i>D. orghidani</i> Negrea, 1982	+	–	+	+	+	+	–
<i>Latona setifera</i> (O.F. Müller, 1776)*	–	+	–	–	–	–	–
Сем. Daphniidae							
<i>Daphnia (Daphnia) pulex</i> (Leydig, 1860)	+	–	–	–	–	–	–
<i>D. (D.) cristata</i> Sars, 1862	++	+++	+	–	+	–	–
<i>D. (D.) galeata</i> Sars, 1864	+++	+++	+++	+++	+++	++	–
<i>D. (D.) hyalina</i> (Leydig, 1860)	++	++	–	–	–	–	–
<i>D. (D.) cucullata</i> Sars, 1862	+++	+++	+	+	++	+	+
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O.F. Müller, 1785)	++	++	–	–	–	+	–
<i>C. cf. dubia</i> Richard, 1894	+	+	–	–	–	–	–
<i>C. pulchella</i> Sars, 1862	++	++	+	++	++	–	+
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller, 1776)	–	+	–	–	–	–	–
Сем. Moinidae							
<i>Moina micrura</i> Kurz, 1874	++	–	–	–	+	–	–
Сем. Macrothricidae							
<i>Macrothrix laticornis</i> (Jurine, 1820)	–	–	+	+	–	–	–
Сем. Ilyocryptidae							
<i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz, 1874	+	–	+	–	–	–	+
<i>I. acutifrons</i> Sars, 1862	–	–	+	–	–	+	–
Сем. Eurycercidae							
<i>Eurycercus</i> (s.str) <i>lamellatus</i> (O.F. Müller, 1776)	–	–	+	+	–	–	–
Сем. Chydoridae							
<i>Pleuroxus trigonellus</i> (O.F. Müller, 1785)	–	–	–	–	–	–	+
<i>P. adunctus</i> (Jurine, 1820)	–	–	–	–	–	–	+
<i>P. truncatus</i> (O.F. Müller, 1785)	–	–	–	+	–	–	–
<i>P. uncinatus</i> Baird, 1850	+	+	+	–	–	–	–
<i>Alonella nana</i> (Baird, 1850)	–	–	+	–	–	–	–
<i>Rhynchotalona falcata</i> (Sars, 1862)	–	–	+	–	–	–	–
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch, 1841)	+	+	+	+	–	–	–
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1785)	+++	+++	+++	+++	++	++	++
<i>C. gibbus</i> Sars, 1891	++	+	+	+	–	+	++
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller, 1785)	+	+	+	–	–	–	–
<i>A. affinis</i> (Leydig, 1860)	+	+	+	+	+	+	+
<i>Coronatella rectangula</i> (Sars, 1862)	–	–	+	–	+	–	–
<i>Phreatalona protzi</i> (Hartwig, 1900)	–	–	–	–	–	–	+
<i>Acroperus harpae</i> (Baird, 1834)	–	–	–	–	–	+	+
<i>Leydigia leydigii</i> (Schoedler, 1863)	+	+	+	+	–	–	–
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, 1851)	–	–	–	–	–	–	+
<i>Monospilus dispar</i> Sars, 1862	–	–	+	+	–	+	–
Сем. Bosminidae							
<i>Bosmina</i> (s.str) <i>longirostris</i> (O.F. Müller, 1785)	++	+++	+++	++	++	+++	+++
<i>B. (Eubosmina) cf. coregoni</i> Baird, 1857	++	+	++	+	++	++	++
<i>B. (E.) cf. gibbera</i> Schoedler, 1863	++	+++	–	+	+	–	–
<i>B. (E.) cf. kessleri</i> Uljanin, 1864	–	–	–	–	–	+	+
<i>B. (E.) cf. longispina</i> Leydig, 1860	+	++	+++	+++	++	++	+++
<i>Bosmina (E.) cf. crassicornis</i> (Lilljeborg, 1887)	++	+	++	++	+	+	–
Сем. Polyphemidae							
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	–	–	–	–	–
Сем. Podonidae							
<i>Cornigerius maeoticus</i> (Pengo, 1879)	–	–	–	–	–	++	–
Сем. Cercopagidae							
<i>Bythotrephes x hybridus</i> (<i>B. arcticus</i> x <i>B. cederstroemii</i>)	++	+++	+++	+++	+	+	–

Таксон / Takson	Водохранилища Волги/Volga Reservoirs						
	И	У	Р	Г	Ч	К	С
<i>Cercopagis</i> (s.str.) <i>pengoi</i> (Ostroumov, 1891)	-	-	-	-	-	+	-
Сем. Leptodoridae							
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	++	+++	++	++	++	+	+
Сем. Cyclopidae							
<i>Halicyclops neglectus</i> Kiefer, 1935	-	-	-	-	-	+	+
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)	+	+	+	+	+	-	-
<i>E. macruroides</i> (Lilljeborg, 1901)	-	+	-	-	-	-	+
<i>E. macrurus</i> (Sars, 1863)	-	-	+	-	-	-	-
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	+	+	+	-	+	+	+
<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin, 1875	++	+++	++	+	+	+	-
<i>C. kolensis</i> Lilljeborg, 1901	++	+	+	-	+	++	-
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)	-	+	+	++	-	+	-
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer, 1853)	-	-	+	+	+	-	-
<i>A. americanus</i> (Marsh, 1893)	+++	+++	-	-	+++	++	+
<i>A. a. spinosus</i> Monchenko, 1961	-	-	-	+	++	++	+
<i>Diacyclops languidoides</i> (Lilljeborg, 1901)	-	-	-	-	-	+	+
<i>D. bicuspidatus</i> (Claus, 1857)	+	+	+	-	-	-	-
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	+++	+++	+++	+++	+++	++	+++
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars, 1863)	+		+++	++	++	+	+
<i>T. crassus</i> (Fischer, 1853)	+++	+++	+	+	++	++	+
Сем. Diaptomidae							
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)	++	+++	+++	+++	++	++	-
<i>E. graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)	+	++	++	+	+	-	-
Сем. Pseudodiaptomidae							
<i>Calanipeda aquaedulcis</i> Kritschagin, 1873*	-	-	-	-	-	++	+++
Сем. Temoridae							
<i>Heterocope appendiculata</i> Sars, 1863	-	-	+	+	+	-	-
<i>H. caspia</i> Sars, 1897	-	-	-	-	-	++	+++
<i>Eurytemora velox</i> (Lilljeborg, 1853)	+	+	-	-	+	-	-
<i>E. caspica</i> Sukhikh et Alekseev, 2013*	-	-	-	-	-	++	-
КОЛОБПАТКИ – ROTIFERA							
Сем. Notommatidae							
<i>Cephalodella volvocicola</i> (Zawadowsky, 1916)	-	-	-	-	+	+	+
Сем. Trichocercidae							
<i>Trichocerca</i> (s.str.) <i>cylindrica</i> (Imhof, 1891)	+++	++	++	+	+	-	-
<i>T.</i> (s.str.) <i>capucina</i> (Wierzejski et Zacharias, 1893)	+++	++	++	-	-	+	-
<i>T.</i> (s.str.) <i>rattus</i> (O.F. Müller, 1776)	-	-	+	-	-	-	-
<i>T.</i> (s.str.) <i>stylata</i> (Gosse, 1851)	++	+	-	-	+	-	-
<i>T.</i> (s.str.) <i>pusilla</i> (Lauterborn, 1898)	+++	+	+	+	++	-	-
<i>T.</i> (s.str.) <i>elongata</i> (Gosse, 1886)	-	-	+	-	-	-	-
<i>T.</i> (s.str.) <i>iernis</i> (Gosse, 1887)	-	-	-	-	+	-	-
<i>T.</i> (<i>Diurella</i>) <i>parvula</i> (Carlin, 1939)	-	-	-	-	+	-	-
<i>T.</i> (<i>D.</i>) <i>porcellus</i> (Gosse, 1886)	-	-	++	++	+	-	-
<i>T.</i> (<i>D.</i>) <i>similis</i> (Wierzejski, 1893)	+++	+++	+	+	-	-	-
<i>T.</i> (<i>D.</i>) <i>rousseleti</i> (Voigt, 1902)	++	++	+	+	-	-	-
<i>T.</i> (<i>D.</i>) <i>brachyura</i> (Gosse, 1851)	+	-	+	-	-	-	-
<i>T.</i> (<i>D.</i>) <i>inermis</i> (Linder 1904)	+	-	-	-	+	-	-
Сем. Gastropodidae							
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty, 1850	-	+	-	-	-	-	-
<i>A. agilis</i> Zacharias, 1893	-	-	-	-	+	-	-
<i>A. saltans</i> Bartsch, 1870	-	-	-	+	+	-	-
<i>A. ovalis</i> (Bergendal, 1892)	-	++	-	-	-	-	-
Сем. Synchaetidae							
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg, 1832	+++	+++	++	++	+++	+++	+++
<i>S. tremula</i> (O.F. Müller, 1786)	++	++	++	++	++	+++	+++
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943	-	-	-	-	-	+	-
<i>P. minor</i> Voigt, 1904	++	+++	-	+	++	-	-
<i>P. longiremis</i> Carlin, 1943	++	++	++	++	++	-	-
<i>P. euryptera</i> Wierzejski, 1891	++	+	-	+	+	-	-
<i>P. luminosa</i> Kutikova, 1962	+++	+++	+++	++	+++	++	+
<i>P. major</i> Bruckhardt, 1900	+++	+++	+++	++	+++	++	++

Таксон / Takson	Водохранилища Волги/Volga Reservoirs						
	И	У	Р	Г	Ч	К	С
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof, 1891)	-	+	+	+	-	+	+
<i>Ploesoma truncatum</i> (Levander, 1894)	-	-	++	+	++	+	-
<i>P. lenticulare</i> Herrick, 1885	-	-	+	-	-	-	+
Сем. Asplanchnidae							
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	++	++	++	++	++	+	++
<i>A. henrietta</i> Langhaus, 1906	++	+++	++	+	+	+	-
<i>A. herricki</i> Guerne, 1888	-	-	++	+	-	-	-
<i>A. sieboldi</i> (Leydig, 1854)	-	-	-	-	-	-	+
Сем. Lecanidae							
<i>Lecane</i> (s.str.) <i>luna</i> (O.F. Müller, 1776)	+	-	-	-	+	-	-
<i>L. (Monostyla) bulla</i> (Gosse, 1886)	-	-	-	+	-	-	-
Сем. Euchlanidae							
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	++	++	++	+++	++	++	+++
<i>E. dilatata lucksiana</i> (Hauer, 1939)	++	+	+++	+++	+++	+++	++
<i>E. deflexa</i> Gosse, 1951	-	-	-	+	-	-	-
<i>E. meneta</i> Myers, 1930	-	-	+	-	-	-	+
<i>E. incisa</i> Carlin, 1939	-	-	-	+	-	-	-
<i>E. oropha</i> Gosse, 1887	-	-	-	+	-	-	-
<i>E. contorta</i> (Wulfert, 1939)	-	-	+	+	-	-	-
<i>Dipleuchlanis propatula</i> (Gosse, 1886)	-	-	+	-	-	-	-
Сем. Brachionidae							
<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas, 1776	+++	++	-	+	+++	++	-
<i>B. angularis</i> Gosse, 1851	+++	+++	++	+	++	+	-
<i>B. quadridentatus</i> Hermann, 1783	+	-	+	-	+	-	-
<i>B. diversicornis</i> (Daday, 1883)	+++	++	++	+	+	+	-
<i>B. budapestinensis</i> Daday, 1885	++	++	-	-	+	+	-
<i>B. variabilis</i> Hempel, 1896	-	-	-	+	-	-	-
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	+++	+++	+++	+++	++	++	-
<i>K. irregularis</i> (Lauterborn, 1898)	++	++	+	+	+	-	-
<i>K. quadrata</i> (O.F. Müller, 1786)	+++	+++	+++	+++	++	++	+
<i>K. tropica</i> (Apstein, 1907)	-	-	-	-	+	-	-
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)	++	+++	+++	+	-	-	-
Сем. Conochilidae							
<i>Conochilus hippocrepis</i> (Schränk, 1803)	+	-	++	+	-	-	-
<i>C. unicornis</i> Rousset, 1892	++	++	+++	+++	+	+	+
<i>Conochiloides coenobasis</i> Skorikov, 1914	+++	++	-	-	++	+	-
Сем. Testudinellidae							
<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)	-	-	+	-	-	-	-
<i>Pompholyx sulcata</i> Hudson, 1885	++	+++	+	+	+	-	-
Сем. Filiniidae							
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	++	++	++	+	-	-	-
<i>F. major</i> (Colditz, 1914)	-	-	-	-	+	-	-
<i>F. passa</i> (O.F. Müller, 1786)	++	+	-	-	-	-	-
Сем. Hexarthridae							
<i>Hexarthra mira</i> (Hudson, 1871)	+	+	-	-	+	+	-
Сем. Collothecidae							
<i>Collotheca pelagica</i> (Rousset, 1893)	-	-	+	+	+	+	+
Число видов/Number of species	76	73	80	72	70	57	43
Количество проб/Number of samples	11	9	12	13	9	14	8

Примечание. +++ – вид встречается в большинстве проб (>80%), ++ – вид обычен (30–79% проб), + – вид редок (<30% проб), прочерк – вид не обнаружен, * – вид зарегистрирован впервые. Здесь и в табл. 2, 11–12 водохранилища (reservoirs): И – Ивановское (Ivankovo), У – Угличское (Uglich), Р – Рыбинское (Rybinsk), Г – Горьковское (Gorky), Ч – Чебоксарское (Cheboksary), К – Куйбышевское (Kuibyshev) и С – Саратовское (Saratov).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Состав и структура. Список зоопланктона семи водохранилищ Волги, обследованных в августе 2015 г., составил 131 вид и 3 формы, среди них 47 Cladocera, включая гибридную форму *Bythotrephes*

arcticus x *B. cederstroemii*, 23 Copepoda с подвидом *A. americanus spinosus* и 64 Rotifera с подвидом *Euchlanis dilatata lucksiana* (табл. 1). Два вида зарегистрированы впервые для тех водоемов, где они были обнаружены. Бентос-

ная *Latona setifera* отмечена единично в Ивановском водохранилище, ранее ее находили только в Рыбинском и Чебоксарском [Лазарева, 2007 (Lazareva, 2007); Лазарева и др., 2012 (Lazareva et al., 2014)]. Пелагическая *Calanipeda aquaedulcis* впервые найдена в сравнительно большом количестве (>7 тыс. экз./м³, до 50% общей численности зоопланктона) в Куйбышевском водохранилище. Вид отмечен в 60% проб и не зарегистрирован только в Волжском плесе водоема, самая северная находка в старом устье р. Кама (55° 12' с.ш., 49° 21' в.д.). Ранее в 2008 г. в Волжском и Волго-Камском плесе водохранилища в летних сборах планктона одного из авторов (В.И. Лазаревой) калянипеду не регистрировали. В 1980–1990-х годах этот вид единично отмечали в Саратовском водохранилище [Попов, 2013 (Popov, 2013)]. В 2015 г. в этом водохранилище калянипеда найдена в количестве до 1.1 тыс. экз./м³ фактически по всей акватории (встречаемость 90%).

Недавние вселенцы из Каспия *Cornigerius maeoticus* и *Cercopagis pengoi* в августе в небольшом количестве обнаружены лишь в Куйбышевском водохранилище (табл. 1). Оба вида находили единичными экземплярами (<10 экз./м³), *Cornigerius maeoticus* отмечен почти во всех плесах (встречаемость 30% проб), в том числе в Волжском плесе у пос. Шеланга (55° 32' с.ш., 49° 01' в.д.), а *Cercopagis pengoi* – только в Тетюшинском и Ундорском плесах (встречаемость 20%), самая северная находка на русле Волги выше пос. Тетюши (54° 57' с.ш., 48° 51' в.д.). Первые находки *Cornigerius maeoticus* зарегистрированы в Приплотинном участке водохранилища в начале 1990-х годов [Попов, 2006 (Popov, 2006); Романова, 2010 (Romanova, 2010)], в 2000-х его численность сильно варьировала в течение лета и в августе достигала >1.5 тыс. экз./м³ [Бычек, 2008 (Bychek, 2008)]. За пределами Приплотинного плеса вид не регистрировали [Попов, 2006 (Popov, 2006); Бычек, 2008; (Bychek, 2008); Романова, 2010 (Romanova, 2010); Попов, 2011]. *Cercopagis pengoi* в Куйбышевском водохранилище обнаруживали еще в 1974–1976 и 1981 гг. [Романова, 2010 (Romanova, 2010)], регулярно вид стали находить в Приплотинном плесе водохранилища только в начале 2000 г., в других семи плесах этого обширного водоема вид не регистрировали [Попов, 2006, 2007, 2012 (Popov, 2006, 2007, 2012); Попов, 2011].

В Саратовском водохранилище оба вида характерны для летнего планктона пелагиали с начала 2000-х годов [Бычек, 2008 (Bychek,

2008)], *Cornigerius maeoticus* обычен и в литорали [Мухортова, 2011 (Mukhortova, 2011)]. Встречаемость и численность *Cercopagis pengoi* меньше (10–17% проб, <300 экз./м³), чем *Cornigerius maeoticus* (26–45% проб), этот вид в отдельные годы достигает 1.5–2 тыс. экз./м³ [Попов, 2006, 2007, 2012 (Popov, 2006, 2007, 2012); Мухортова, 2011 (Mukhortova, 2011); Попов, 2011].

Впервые установлен факт присутствия в волжских водохранилищах *Eurytemora caspica*. Это новый вид, выделенный из группы видов “*affinis*” по материалам из Северного Каспия и дельты Волги (Sukhikh, Alekseev, 2013). В исследованных водохранилищах ранее его определяли как *E. affinis* (Poppe, 1870) [Тимохина, 2000 (Timokhina, 2000); Попов, 2006, 2007, 2012 (Popov, 2006, 2007, 2012); Романова, 2010 (Romanova, 2010); Попов, 2011].

Во всех водохранилищах наибольшим видовым богатством характеризовались сообщества Cladocera (25–40% общего списка) и Rotifera (35–54%), сравнительно высокое (26% списка) количество видов Соперода регистрировали в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах. Среднее число видов в пробе (видовая плотность) снижалось вниз по Волге, наибольшим (36–41 вид) этот показатель был в водоемах Верхней Волги, наименьшим (15–17) – в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах (табл. 2). Ниже зоны слияния Волги с Камой происходило пополнение северного комплекса фауны зоопланктона южными видами, характерными для крупных водоемов степной зоны (*Halicyclops neglectus*, *Brachionus budapestinensis*, *Keratella tropica*), а также вселенцами из Каспия (*Heterocope caspia*, *Calanipeda aquaedulcis*, *Eurytemora caspica*, *Cornigerius maeoticus*, *Cercopagis pengoi*). Здесь же отмечали заметное уменьшение встречаемости таежных видов (*Daphnia galeata*, *D. cucullata*, *Bosmina longispina*, *Thermocyclops oithonoides*, *Kellicottia longispina*), обычных в водохранилищах Волги выше Камы (табл. 1). Однако сильное (в 1.5–2 раза) снижение числа видов в пробе нельзя объяснить только сменой фаунистических комплексов. В значительной мере это связано с более ранним по сравнению с водоемами Верхней Волги завершением сезонного цикла развития северных видов, доминирующих в летнем планктоне южных водохранилищ. В конце августа в водоемах Средней и Нижней Волги фактически наблюдали уже глубокую гидробиологическую осень.

Таблица 2. Видовое богатство зоопланктона и оценка трофического статуса пелагиали водохранилищ Волги в августе 2015 г.

Table 2. Species richness of zooplankton and the assessment of trophic status of pelagial of Volga River Reservoirs in august 2015

Показатель / Indicator	Водохранилища Волги/Volga Reservoirs						
	И	У	Р	Г	Ч	К	С
Число видов в списке/Number of species in the list:							
Cladocera	28	26	28	23	18	19	17
Copepoda	12	13	14	11	14	15	11
Rotifera	36	34	38	38	38	23	15
Число видов в пробе/Number of species in the sample:	41±2	41±2	36±3	23±2	26±2	17±1	15±1
Число доминантов/Number of dominants ($\geq 10\%$ N_{cr} от N_{tot})	13	13	9	7	7	9	7
Число индикаторов эвтрофии среди доминантов/ Number of eutrophy indicators among dominants	6	5	3	3	4	2	2
Число видов рода <i>Brachionus</i> в общем списке/ Number of species of the genus <i>Brachionus</i> in the general list	5	4	3	4	5	4	0
Коэффициент трофности <i>E</i> по Мяметсу / The trophicity coefficient <i>E</i> (by Mäemets)	3.2	2.7	2.2	2.3	3.9	2.3	1.1
Трофический статус по зоопланктону/ Trophic status by zooplankton	эв	эв	эв	эв	эв/гипер	эв	мезо/эв

Примечание. Трофический статус: эв – эвтрофный, мезо/эв – мезо-эвтрофный (верхняя граница мезотрофии), эв/гипер – эв-гипертрофный (верхняя граница эвтрофии).

Все три показателя трофности, представленные в табл. 2, положительно коррелировали между собой ($r = 0.62-0.89$, $p < 0.10$). Связь числа видов рода *Brachionus* с коэффициентом трофности Мяметса была фактически функциональной ($r = 0.89$, $p = 0.007$), что подтверждает высокую индикационную значимость этого показателя. В конце лета большинство водохранилищ по зоопланктону соответствовали эвтрофному статусу, Чебоксарское оценивалось как переходное от эвтрофии к гипертрофии, а Саратовское было мезо-эвтрофным.

Все водохранилища характеризовались большим своеобразием структуры доминантного комплекса зоопланктона (табл. 3–9). Наборы доминантов сильно различались от водоема к водоему, а также между участками в одном водоеме, индексы сходства их структуры варьировали от 2 до 20%. В сроки экспедиции только в водохранилищах Верхней Волги состав доминантов был близок к обычному для позднелетнего зоопланктона. Здесь по численности доминировали мелкие циклопоидные копеподы *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides*, *T. crassus*, *Acanthocyclops americanus* (в сумме до 30–60% численности ракообразных) и коловратки родов *Euchlanis*, *Synchaeta*, *Brachionus* и *Polyarthra* (в сумме до 25–65% численности коловраток) (табл. 3–5).

В Средней Волге от г. Рыбинск в Горьковском водохранилище до устья р. Кама в Куйбышевском регистрировали уже сильно обедненное видами осеннее сообщество, в ко-

тором преобладали те же роды коловраток, что и в Верхней Волге, формировавшие в сумме 45–70% численности данной группы (табл. 6–8). Из рачков сравнительно многочисленным был только *Mesocyclops leuckarti* (до 55% их численности). В составе доминантов фактически отсутствовали ракообразные, обычные для летнего зоопланктона (*Daphnia galeata*, *Eudiaptomus gracilis*, виды рода *Thermocyclops*) [Шурганова, Черепенников, 2005, 2006 (Shurganova, Cherepennikov, 2005, 2006)], в том числе специфичные для этих водоемов (*Diaphanosoma orghidani*) [Лазарева и др., 2012 (Lazareva et al., 2014)].

В Куйбышевском водохранилище ниже Волго-Камского плеса среди ракообразных доминировали каляноидные копеподы *Heterocope caspia* и *Calanipeda aquedulcis* (в сумме до 80% обилия рачков) и небольшой набор коловраток родов *Euchlanis* и *Synchaeta* (>80% численности коловраток) (табл. 8–9). В Саратовском – те же коловратки (70–90% их численности), а из ракообразных в верхнем участке при очень небольшой численности (~1 тыс. экз./м³) преобладали *Calanipeda aquedulcis*, *Mesocyclops leuckarti* (~60% обилия рачков) (табл. 9). Ниже из рачков осталась лишь тоже немногочисленная (~1 тыс. экз./м³) *Bosmina longirostris* (до 40%). Последняя с такой же малой численностью входила в число доминантов в Ульяновском и приплотинном участках Куйбышевского водохранилища (до 55% численности ракообразных) (табл. 8).

Таблица 3. Численность (N , тыс. экз./м³) доминантов зоопланктона пелагиали Иваньковского водохранилища в августе 2015 г.

Table 3. Density (N , thous. ind./m³) of zooplankton dominant species in the pelagial of Ivankovo Reservoir in august 2015

Таксон / Takson	Участки водохранилища / Reservoir sites					
	Волжский/Volzhskii		Иваньковский/Ivan'kovskii		Шошинский/Shosha	
	N	% N	N	% N	N	% N
Crustacea:						
<i>Thermocyclops crassus</i>	15±4	19	19±9	25	36	18
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	13±4	16	4±2	12	24	12
<i>Acanthocyclops americanus</i>	9±4	11	2±1	5	33	17
<i>Daphnia cucullata</i>	3±2	н.д.	<1	н.д.	18	10
Rotifera:						
<i>Brachionus angularis</i>	15±4	12	10±3	14	71	39
<i>Brachionus diversicornis</i>	20±7	11	2±1	н.д.	15	8
<i>Trichocerca cylindrica</i>	6±3	10	18±2	8	0	0
<i>Asplanchna henrietta</i>	19±9	8	3±1	н.д.	0	0
<i>Conochiloides coenobasis</i>	16±9	8	<1	н.д.	<1	н.д.
<i>Brachionus calyciflorus</i>	12±6	8	<1	н.д.	0	0
<i>Synchaeta pectinata</i>	5±3	н.д.	19±10	21	4	н.д.
<i>Polyarthra major</i>	7±3	н.д.	<1	н.д.	19	10
<i>Polyarthra longiremis</i>	6±2	н.д.	<1	н.д.	21	11

Примечание. Здесь и в табл. 4–9 % N – относительная численность с учетом встречаемости,%; доминантными считали виды, формирующие $\geq 10\%$ N Crustacea или Rotifera, н.д. – вид не доминирует; для N приведено среднее с его ошибкой, без ошибки – единичные сборы.

Таблица 4. Численность (N , тыс. экз./м³) доминантов зоопланктона в пелагиали Угличского водохранилища в августе 2015 г.

Table 4. Density (N , thous. ind./m³) of zooplankton dominant species in the pelagial of Uglich Reservoir in august 2015

Таксон / Takson	Участки водохранилища / Reservoir sites					
	Верхний/Upper		Средний/Middle		Приплотинный/ Above the dam site	
	N	% N	N	% N	N	% N
Crustacea:						
<i>Thermocyclops crassus</i>	14±3	40	22±11	26	4	10
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	7±3	17	11±6	12	4	9
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	3±2	13	11±6	10	<1	н.д.
<i>Daphnia galeata</i>	<1	н.д.	4±2	н.д.	6	16
<i>Daphnia hyalina</i>	<1	н.д.	4±2	н.д.	7	23
<i>Cyclops vicinus</i>	2±1	н.д.	6±4	н.д.	6	17
Rotifera:						
<i>Polyarthra luminosa</i>	11±6	10	6±2	11	12	39
<i>Keratella cochlearis</i>	9±2	12	11±5	18	1	н.д.
<i>Brachionus angularis</i>	7±2	10	14±5	28	3	9
<i>Synchaeta pectinata</i>	7±3	8	5±2	н.д.	2	н.д.
<i>Asplanchna henrietta</i>	8±3	10	2±1	н.д.	0	0
<i>Polyarthra major</i>	8±4	8	4±1	н.д.	3	10
<i>Synchaeta tremula</i>	2±1	н.д.	<1	н.д.	5	17

Таблица 5. Численность (N , тыс. экз./м³) доминантов зоопланктона в пелагиали Рыбинского водохранилища в августе 2015 г.

Table 5. Density (N , thous. ind./m³) of zooplankton dominant species in the pelagial of Rybinsk Reservoir in august 2015

Таксон / Takson	Плесь водохранилища / Reservoir Riches			
	Волжский/Volzhskii		Главный/Glavnyi	
	N	% N	N	% N
Crustacea:				
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	14±7	25	15±4	37
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	6±3	13	6±2	14
<i>Bosmina longirostris</i>	5±1	17	<1	н.д.
<i>Daphnia galeata</i>	1±0.4	н.д.	7±2	18
Rotifera:				

Таксон / Takson	Плеса водохранилища / Reservoir Riches			
	Волжский/Volzhskii		Главный/Glavnyi	
	N	%N	N	%N
<i>Synchaeta pectinata</i>	33±15	20	<1	н.д.
<i>Euchlanis dilatata</i>	3±2	10	10±4	20
<i>Euchlanis lucksiana</i>	4±2	10	9±3	17
<i>Polyarthra luminosa</i>	4±2	8	<1	н.д.
<i>Conochilus hippocrepis</i>	2±1	н.д.	12±2	29

Таблица 6. Численность (N , тыс. экз./м³) доминантов зоопланктона в пелагиали Горьковского водохранилища в августе 2015 г.

Table 6. Density (N , thous. ind./m³) of zooplankton dominant species in the pelagial of Gorky Reservoir in August 2015

Таксон / Takson	Участки водохранилища / Reservoir sites					
	Речной/River		Озерный/Lake		Костромской разлив/ Kostroma spill	
	N	%N	N	%N	N	%N
Crustacea:						
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	9±2	34	16±3	52	3	56
<i>Bosmina longispina</i>	8±4	10	<1	н.д.	1	8
<i>Chydorus sphaericus</i>	2±0.3	9	<1	н.д.	<1	6
Rotifera:						
<i>Euchlanis lucksiana</i>	10±3	47	8±4	10	4	65
<i>Keratella quadrata</i>	2±0.4	13	<1	н.д.	0	0
<i>Polyarthra luminosa</i>	2±1	н.д.	25±12	29	<1	13
<i>Polyarthra major</i>	1	н.д.	12±4	15	<1	10

Таблица 7. Численность (N , тыс. экз./м³) доминантов зоопланктона в пелагиали Чебоксарского водохранилища в августе 2015 г.

Table 7. Density (N , thous. ind./m³) of zooplankton dominant species in the pelagial of Cheboksary Reservoir in August 2015

Таксон / Takson	Участки водохранилища / Reservoir sites					
	Речной/River		Средний/Middle		Озерный/Lake	
	N	%N	N	%N	N	%N
Crustacea:						
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	<1	н.д.	2±0.4	56	2±0.6	14
Rotifera:						
<i>Brachionus calyciflorus</i>	14±7	23	18±0.2	47	3±2	11
<i>Euchlanis lucksiana</i>	4±2	23	3±0.4	9	<1	н.д.
<i>Brachionus angularis</i>	8±4	13	5±1	13	<1	н.д.
<i>Synchaeta pectinata</i>	1±1	н.д.	<1	н.д.	2±0.5	10
<i>Polyarthra luminosa</i>	<1	н.д.	2±0.6	н.д.	4±2	20
<i>Synchaeta tremula</i>	<1	н.д.	<1	н.д.	3±1	22

Таблица 8. Численность (N , тыс. экз./м³) доминантов зоопланктона в пелагиали Куйбышевского водохранилища в августе 2015 г.

Table 8. Density (N , thous. ind./m³) of zooplankton dominant species in the pelagial of Kuibyshev Reservoir in August 2015

Таксон / Takson	Плеса водохранилища / Reservoir Riches									
	В		ВК		Т+У		У		П	
	N	%N	N	%N	N	%N	N	%N	N	%N
Crustacea:										
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	3±1	46	1±0.5	23	<1	н.д.	0	0	<1	10
<i>Acanthocyclops americanus</i>	1±0.3	12	1±0.5	23	<1	н.д.	0	0	0	0
<i>Bosmina longirostris</i>	<1	12	<1	н.д.	<1	н.д.	1±0.6	15	1±0.5	55
<i>Heterocope caspia</i>	<1	н.д.	3±2	19	4±2	38	3±0.5	44	<1	18
<i>Calanipeda aquaedulcis</i>	0	0	4±3	27	3±0.3	45	2±0.1	26	<1	н.д.
Rotifera:										

Таксон / Takson	Плеса водохранилища / Reservoir Riches									
	В		ВК		Т+У		У		П	
	N	%N	N	%N	N	%N	N	%N	N	%N
<i>Synchaeta tremula</i>	1±0.4	25	<1	14	<1	57	2±1	18	<1	н.д.
<i>Synchaeta pectinata</i>	<1	20	<1	17	<1	11	1±1	11	<1	н.д.
<i>Euchlanis lucksiana</i>	<1	19	<1	40	<1	14	2±1	20	<1	28
<i>Euchlanis dilatata</i>	<1	9	<1	н.д.	<1	н.д.	5±1	48	1±0.3	58

Примечание. Плеса: В – Волжский (Volzhskii), ВК – Волго-Камский (Volgo-Kamskii), Т+У – Тетюшинский + Ундорский (Tetyushinskii+Undorskii), У – Ульяновский (Ul'yanovskii), П – приплотинный (Above the dam site).

Таблица 9. Численность (N , тыс. экз./м³) доминантов зоопланктона в пелагиали Саратовского водохранилища в августе 2015 г.

Table 9. Density (N , thous. ind./m³) of zooplankton dominant species in the pelagial of Saratov Reservoir in august 2015

Таксон / Takson	Участки водохранилища / Reservoir sites					
	Верхний/Upper		Самарская Лука/ Samara Luke		Нижний/Lower	
	N	%N	N	%N	N	%N
Crustacea:						
<i>Calanipeda aquaedulcis</i>	1±0.1	35	<1	н.д.	<1	н.д.
<i>Bosmina longirostris</i>	1±0.1	25	1±0.3	38	1±0.1	39
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	1±1	22	<1	14	<1	23
Rotifera:						
<i>Euchlanis lucksiana</i>	3±0.6	58	<1	13	<1	н.д.
<i>Euchlanis dilatata</i>	6±3	37	<1	35	1±0.4	20
<i>Synchaeta pectinata</i>	<1	н.д.	<1	25	3±1	48
<i>Synchaeta tremula</i>	<1	н.д.	<1	12	1±0.3	22

Численность и биомасса. Вниз по течению Волги от Ивановского к Саратовскому водохранилищу общее количество зоопланктона снижалось в 25–40 раз, наибольшую численность регистрировали в Ивановском водохранилище, а биомассу – в Рыбинском (табл. 10). В Верхней Волге средняя численность сообщества составила 143±35 тыс. экз./м³, биомасса 690±90 мг/м³, в Средней Волге – 38±16 тыс. экз./м³ и 132±80 мг/м³, а в Нижней Волге – только 8±2 тыс. экз./м³ и 14±3 мг/м³. Обилие ракообразных (Cladocera, Copepoda) наиболее заметно (в 2–10 раз) снижалось, начиная с Чебоксарского водохранилища. Количество коловраток было максимально в Ивановском водохранилище, в Угличском оно уменьшалось вдвое, а начиная с Куйбышевского водохранилища – в 2–9 раз относительно отмеченного в расположенном выше по каскаду Чебоксарском и >30 раз по сравнению с Ивановским. Численность мезопланктона (велигеры моллюсков) была сравнительно высокой (10–40 тыс. экз./м³) до Чебоксарского водохранилища, наибольшие значения наблюдали в Ивановском водохранилище, наименьшие – в Куйбышевском и Саратовском.

Основной вклад в численность зоопланктона в большинстве водохранилищ вносили коловратки (50–70%), ракообразные (в основном клadoцеры) определяли 70–90% его

биомассы (см. рис.). Только в Куйбышевском водохранилище по численности и биомассе доминировали копеподы. Доля велигеров дрейсенид варьировала от 10–15% общей численности сообщества в Верхней Волге, до 20–40% в Средней и Нижней Волге. Их биомасса, как и численность, возрастала вниз по Волге, максимум (90 мг/м³ или >60% общей) наблюдали в Чебоксарском водохранилище. В пределах акватории каждого из водохранилищ распределение зоопланктона было неравномерным, наибольшие различия между отдельными участками (плесами) отмечены для численности ракообразных (до 18 раз), вариации биомассы выражены в меньшей степени (табл. 11).

Трофическая структура. В трофической структуре сообщества большинства водохранилищ Волги доминировали мирные фильтраторы и седиментаторы (>60% общей биомассы) (табл. 12). Вклад полифагов (молоди копепод и коловраток *Asplanchna*) был сравнительно высоким (29%) в Ивановском водохранилище, а хищников (преимущественно копепод) – в Куйбышевском (34%), соответственно в этих водоемах доля мирных животных снижалась <50% биомассы. Вклад мезопланктона в трофическую структуру сообщества возрастал от Верхней Волги к Средней и Нижней Волге, он был максимальным в Чебоксарском (61%) и Саратовском (22%) водохранилищах.

Таблица 10. Численность (N , тыс. экз./м³) и биомасса (B , мг/м³) зоопланктона в пелагиали водохранилищ Волги в августе 2015 г.

Table 10. Density (N , thous. ind./m³) and biomass (B , mg/m³) of zooplankton in the pelagial of Volga River Reservoirs in august 2015

Показатель	Водохранилища Волги / Volga Reservoirs						
	И	У	Р	Г	Ч	К	С
Численность (без veliger) / Density (without veliger)	<u>211±46</u> 48–444	<u>122±25</u> 30–263	<u>95±12</u> 37–189	<u>65±13</u> 11–139	<u>38±7</u> 16–68	<u>10±1</u> 4–18	<u>8±2</u> 3–21
Cladocera	17.7±7.1	11.2±4.0	14.5±2.7	9.7±3.9	1.4±0.6	0.8±0.2	1.1±0.1
Copepoda	57.2±12.0	45.5±12.5	27.6±5.0	20.7±4.3	9.8±2.9	6.0±0.9	1.6±0.3
Rotifera	136.1±34.3	65.9±14.6	52.6±12.6	35.0±8.8	27.0±6.9	3.3±1.0	5.3±2.0
Dreissenidae veliger	41.1±16.5	15.2±3.5	10.1±2.0	18.1±5.9	19.0±6.1	6.0±1.3	3.0±1.0
Биомасса (без veliger) / Biomass (without veliger)	<u>552±133</u> 57–1266	<u>660±191</u> 73–1811	<u>858±132</u> 168–1637	<u>292±76</u> 34–1074	<u>57±10</u> 17–99	<u>46±7</u> 10–100	<u>14±3</u> 5–32
Cladocera	187±56	409±143	507±122	185±65	16±7	8±4	3±1
Copepoda	209±54	204±61	208±41	58±13	23±5	36±7	4±1
Rotifera	157±57	47±16	143±35	49±13	17±6	4±1	7±3
Dreissenidae veliger	34±13	15±4	12±4	37±19	91±75	8±2	4±1

Примечание. Приведено среднее с его стандартной ошибкой, для общей численности и биомассы под чертой – минимум и максимум.

Таблица 11. Численность (N , тыс. экз./м³) и биомасса (B , мг/м³) зоопланктона в пелагиали основных участков водохранилищ Волги в августе 2015 г.

Table 11. Density (N , thous. ind./m³) and biomass (B , mg/m³) of zooplankton in the pelagial of main part of Volga River Reservoirs in august 2015

Участок водохранилища Site of reservoir	Группы зоопланктона / Zooplankton groups							
	Cladocera		Copepoda		Rotifera		Dreissena veliger	
	N	B	N	B	N	B	N	B
Иваньковское водохранилище / Ivankovo Reservoir								
Волжский/Volzhskii	15±6	160±55	55±14	230±75	57±50	165±80	9±3	50±20
Иваньковский/Ivan'kovskii	5±3	186±170	41±22	140±100	71±19	65±10	59±23	10±6
Угличское водохранилище / Uglich Reservoir								
Верхний/Upper	3±1	120±40	34±7	140±60	83±26	75±30	16±6	16±4
Средний/Middle	18±7	550±240	63±26	250±130	58±20	25±15	18±4	18±8
Приплотинный/ Above the dam	17	990	22	265	31	21	1	1
Рыбинское водохранилище / Rybinsk Reservoir								
Волжский/Volzhskii	16±4	345±180	27±10	140±40	63±30	170±60	16±2	23±5
Главный/Glavnyi	13±4	620±160	28±6	260±60	45±6	120±45	6±1	4±1
Горьковское водохранилище / Gorky Reservoir								
Речной/River	14±5	250±80	18±4	70±16	21±5	50±18	8±3	8±2
Озерный/Lake	<1	30±15	34±11	35±6	85±5	60±8	53±7	140±60
Чебоксарское водохранилище / Cheboksary Reservoir								
Речной/River	<1	2±1	1±1	2±1	40±22	14±2	33±20	350±150
Средний/Middle	<1	2±1	3±1	16±2	39±1	35±19	27±15	30±6
Озерный/Lake	2±1	30±10	16±3	34±5	17±8	12±6	10±5	13±4
Куйбышевское водохранилище / Kuibyshev Reservoir								
Волжский/Volzhskii	1.1±0.1	19±8	5.4±0.8	20±3	2.9±1.3	4±2	9.3±2.7	15±4
Волго-Камский/ Volgo-Kamskii	<0.5	<2	9.3±4.1	40±20	1.7±1.0	2±1	4.6±2.8	8±5
Тетюшинский+Ундорский/ Tetyushinskii+Undorskii	<0.5	<1	8.1±2.1	50±13	1.0±0.3	<1	2.4±1.2	3±1
Ульяновский/Ul'yanovskii	1.0±0.6	3±1	5.5±0.6	35±9	10.6±0.6	11±1	6.0±1.5	11±3
Приплотинный/ Above the dam	1.5±0.5	4±1	1.4±0.9	50±45	2.1±0.7	4±2	4.3±1.9	8±3
Саратовское водохранилище / Saratov Reservoir								
Верхний/Upper	0.9±0.2	2±1	2.5±1.1	5±2	10.0±5.9	15±7	6.4±3.5	9±4
Самарская Лука/ Samara Luke	1.4±0.3	3±1	1.7±0.7	4±2	0.6±0.6	2±1	2.0±0.9	3±1
Нижний/Lower	1.1±0.1	4±1	1.2±0.2	3±1	5.1±2.3	5±3	1.9±0.5	3±1

Примечание. Приведено среднее с его стандартной ошибкой.

Соотношение биомассы хищных и мирных животных (индекс $V_{\text{хищ}}/V_{\text{мир}}$), рассчитанное с учетом того, что в водохранилищах рацион полифагов включает только 30% животной пищи [Лазарева, Копылов, 2011 (Lazareva, Kopylov, 2011)], варьировало от 0.09 до 0.80. Для зоопланктона Верхней Волги $V_{\text{хищ}}/V_{\text{мир}}$ составили 0.32–0.48, близкое значение показателя (0.27) отмечено в Горьковском водохранилище. Ниже по каскаду в сообществах водохранилищ отмечены большие вариации данного индекса. В Чебоксарском и Саратовском наблюдались самые низкие (0.09–0.17) значения, а в Куйбышевском – самые высокие (0.80). Это указывает на нарушения в структуре сообществ перечисленных трех водохранилищ в переходный летне-осенний период 2015 г. Они выражались в крайне слабом развитии ветвистоусых ракообразных в Чебоксарском водохранилище (табл. 7), преобладании в планктоне молодежи копепод или, напротив, в массовом развитии калянид *Heterocope caspia* (табл. 8), определившим высокую долю хищников в планктоне Куйбышевского водохранилища. Для сравнения, в августе–сентябре в 1984 г. индекс $V_{\text{хищ}}/V_{\text{мир}}$ в зоопланктоне этого водоема составлял 0.26–0.32, а средний за май–октябрь – 0.54 [Тимохина, 2000

(Timokhina, 2000)]. Для зоопланктона верхне-волжских водохранилищ среднесезонные индексы $V_{\text{хищ}}/V_{\text{мир}}$ обычно ниже, чем в Средней Волге (в Рыбинском водохранилище 0.18–0.25) [Лазарева, 2010 (Lazareva, 2010)].

Таким образом, в трофической структуре зоопланктона большинства обследованных водохранилищ Волги преобладали мирные животные (фильтраторы и седиментаторы), вместе с всеядными (хвататели и седиментаторы) они формировали 70–90% биомассы сообщества, что характерно для конца лета [Тимохина, 2000 (Timokhina, 2000); Лазарева, 2010 (Lazareva, 2010)]. В водоемах Средней и Нижней Волги зарегистрированы сдвиги в трофической структуре сообщества либо в сторону доминирования почти исключительно мирных животных (Чебоксарское водохранилище, $V_{\text{хищ}}/V_{\text{мир}}$ 0.09), либо в сторону доминирования хищных (Куйбышевском водохранилище, $V_{\text{хищ}}/V_{\text{мир}}$ 0.8). Эти вариации вызваны завершением сезонного цикла большинства летних видов (фильтраторов и хватателей) и переходом к осенним сообществам, для структуры которых в волжских водохранилищах, в общем, характерно доминирование нехищных видов ($V_{\text{хищ}}/V_{\text{мир}} < 0.2$) [Тимохина, 2000 (Timokhina, 2000); Лазарева, 2010 (Lazareva, 2010)].

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

До зарегулирования зоопланктон русла Волги насчитывал всего ~50 видов [Behning, 1928], низкое видовое богатство определялось не столько бедностью сообщества, сколько слабой его изученностью. В середине 1970-х годов в зоопланктоне волжских водохранилищ зарегистрировано >290 видов, среди которых преобладали коловратки (~70%), эвпланктонные (пелагические) формы составляли 30% списка (~90 видов) [Волга и ее жизнь, 1978 (The River Volga..., 1979)]. К началу 2000-х годов только в списке Верхней Волги указывали >350 видов [Экологические проблемы..., 2001 (Ecological problems..., 2001)], в Куйбышевском водохранилище ~220 видов [Тимохина, 2000 (Timokhina, 2000)]. Такой рост видового богатства зоопланктона вызван не только расселением по каскаду водохранилищ озерных форм, в том числе чужеродных, но и во многом интенсивным изучением сообщества в 1940–1990-х гг. Список зоопланктона (131 вид) пелагиали волжских водохранилищ, представленный в настоящей работе, достаточно полный, если учесть, что это материалы одной маршрутной экспедиции. Он включает основную часть массовых видов центральных участков водохранилищ, что составляет ~45%

опубликованного в монографии [Волга и ее жизнь, 1978 (The River Volga..., 1979)].

Последние маршрутные экспедиции ИБВВ РАН по водохранилищам Волги, в которых проводились сборы зоопланктона, выполнены в 2008–2010 гг., южной границей работ было устье р. Кама (2008 г.) и приплотинный участок Чебоксарского водохранилища (2010 г.) [Лазарева и др., 2012 (Lazareva et al., 2014)]. Сотрудниками Нижегородского университета хорошо исследован современный зоопланктон Горьковского и Чебоксарского водохранилищ [Шурганова, 2005 (Shurganova, 2005); Шурганова, Черепенников, 2005, 2006 (Shurganova, Cherepennikov, 2005, 2006); Шурганова и др., 2003, 2014, 2015, 2016, 2017 (Shurganova et al., 2003, 2014, 2015, 2016, 2017); Охупкин и др., 2016 (Okhapkin et al., 2016)]. Опубликованные данные 2000-х гг. по зоопланктону огромного (>6000 км²) Куйбышевского водохранилища относятся преимущественно к его южной части (Приплотинный плес) [Бычек, 2008 (Bychek, 2008); Попов, 2011]. Многолетние (1989–2005 гг.) изменения обилия в пелагиали водоема характеризуются его снижением в 3–4 раза относительно такового в 1980–1990-х гг. [Куйбышевское водохранилище..., 2008 (Kuibyshev Reservoir..., 2008)].

Таблица 12. Трофическая структура зоопланктона водохранилищ Волги в августе 2015 г.

Table 12. Trophic structure of zooplankton in Volga River Reservoirs in august 2015

Группа (Groups) /Таксон (Takson)	Водохранилища / Reservoirs													
	И		У		Р		Г		Ч		К		С	
	B, mg	$\%B_{\text{sum}}$	B, mg	$\%B_{\text{sum}}$	B, mg	$\%B_{\text{sum}}$	B, mg	$\%B_{\text{sum}}$	B, mg	$\%B_{\text{sum}}$	B, mg	$\%B_{\text{sum}}$	B, mg	$\%B_{\text{sum}}$
Мирные/Filtrators	280±70	47	410±150	61	570±100	66	230±60	71	130±70	87	25±2	46	14±4	78
Cladocera	170±60	29	340±140	51	430±100	50	144±60	45	15±6	10	5±2	9	3±1	17
Copepoda	25±7	4	40±12	6	70±17	8	20±4	6	6±2	4	8±2	15	1±0.2	6
Rotifera	50±11	8	15±4	2	60±20	7	30±6	9	18±6	12	4±1	7	6±2	33
Veliger	35±13	6	15±4	2	10±4	1	36±19	11	91±75	61	8±2	15	4±1	22
Всеядные/Omnivorous	170±65	29	60±18	9	120±30	14	35±14	11	10±4	7	7±1	13	2±1	11
Copepoda	70±18	12	30±7	5	40±9	5	15±5	5	10±4	7	6±1	12	1±0.3	6
Rotifera	100±50	17	30±13	4	80±26	9	20±10	6	<1	0	<1	1	<1	5
Хищные/Predators	140±40	24	200±50	30	175±46	20	60±16	18	9±2	6	22±5	41	2±1	11
Cladocera	40±15	7	65±12	10	80±35	9	40±14	12	2±1	1	3±2	7	<0.1	5
Copepoda	100±30	17	135±50	20	95±20	11	20±7	6	7±2	5	18±5	34	1±0.3	6
$B_{\text{sum}}, \text{mg} / B_{\text{sum}}, \text{mg}$	590±130	–	670±190	–	865±130	–	325±80	–	150±75	–	54±7	–	18±3	–

Примечание. B – биомасса трофической группы, мг; B_{sum} – суммарная биомасса зоопланктона и меропланктона (велигеры моллюсков), мг; $\%B_{\text{sum}}$ – доля трофической группы в общей биомассе сообщества.

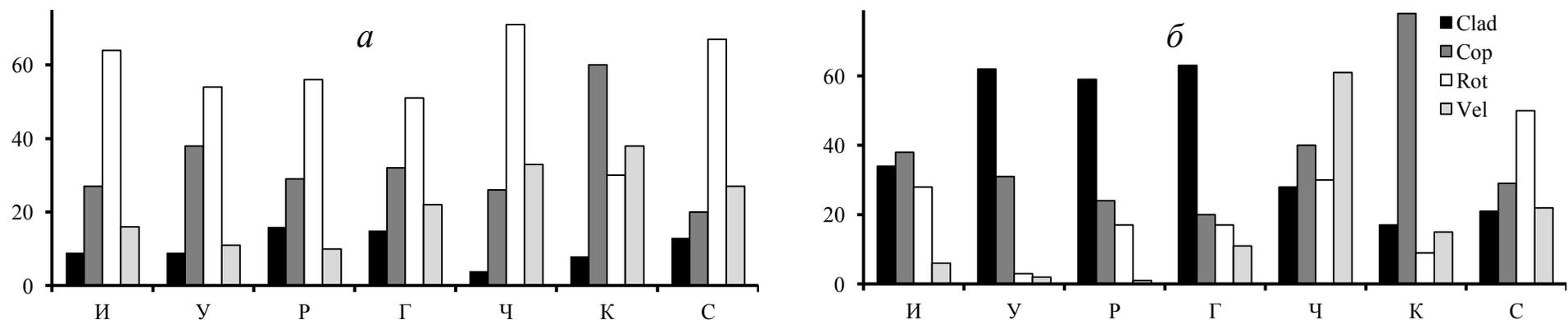


Рисунок. Соотношение (%) основных групп зоопланктона по численности (а) и биомассе (б) в водохранилищах Волги в августе 2015 г.

Clad – клadoцеры, Cop – копеподы, Rot – коловратки, Vel – велигеры дрейссенид; по оси абсцисс – водохранилища, обозначения как в табл. 1; для велигеров относительное обилие рассчитано как отношение их обилия к суммарному (зоопланктон+велигеры).

Figure. Ratio of main group of zooplankton density (a) and biomass (b) in Volga River Reservoirs in august 2015.

Clad – Cladocera, Cop – Copepoda, Rot – Rotifera, Vel – Dreissenidae Veligers; On X-axis – reservoirs, designations as in Table. 1; veliger relative abundance calculated as the ratio of their density to the total (zooplankton+veligers).

Сравнительно полно изучен состав зоопланктона Саратовского водохранилища, тогда как данные о его обилии немногочисленны [Попов, 2006, 2007, 2012 (Popov, 2006, 2007, 2012); Мухортова, 2011 (Mukhortova, 2011); Малинина и др., 2016 (Malinina et al., 2016)].

Экспедиция ИБВВ РАН в 2015 г. оказалась первой за последние 25 лет, когда в короткие сроки (август) были обследованы почти все водохранилища Волги за исключением Волгоградского. Не удивительно, что по ее результатам обнаружены новые местообитания южных инвазионных видов зоопланктона, причем наибольшее их количество выявлено в мало изученной северной части Куйбышевского водохранилища.

Так, выявлено существенное расширение на север ареала понто-каспийских клadoцер *Cornigerius maoticus* до Волжского плеса (55° 32' с.ш.) Куйбышевского водохранилища и *Cercopagis pengoi* до Тетюшинского плеса (54° 57' с.ш.). К сожалению, датировать проникновение этих видов в северные плесы водохранилища совершенно невозможно. Ранее оба вида указывали только в южном Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища [Бычек, 2008 (Bychek, 2008); Попов, 2011]. В августе следующего 2016 г. при обследовании экспедицией ИБВВ РАН водохранилищ Камского каскада *Cornigerius maoticus* найден нами на русле Камы в Камском плесе Куйбышевского водохранилища у пос. Рыбная слобода (55° 26' с.ш.), а *Cercopagis pengoi* обнаружен в Волго-Камском плесе этого водохранилища (55° 12' с.ш.), а также в верховье Воткинского (устье р. Нытва, 57° 53' с.ш.) и приплотинном участке Камского водохранилищ. Самая северная находка вида в Каме у г. Добрянка (58° 26' с.ш.). Понто-каспийские хищные клadoцеры в р. Кама зарегистрированы впервые.

Также впервые выявлено массовое развитие средиземноморской копеподы *Calanipeda aquaedulcis* почти по всему водоему от плотины Жигулевской ГЭС до устья Камы (55° 12' с.ш.). Калянипеда появилась в северной части водохранилища (Волго-Камский плес) не ранее 2008 г., поскольку в летних сборах планктона этого года вид на данном участке не регистрировали (неопубликованные данные В.И. Лазаревой). Стандартные наблюдения за зоопланктоном с 1957 по 2002 г. проводились ИЭВБ РАН по всему Куйбышевскому водохранилищу, до 2002 г. калянипеду тоже не находили [Романова, 2010 (Romanova, 2010)]. В августе 2016 г. калянипеда обнаружена нами еще дальше на север в

Камском плесе Куйбышевского водохранилища у г. Чистополь (55° 24' с.ш.). В 2015 г. высокая встречаемость калянипеды (90% проб) отмечена в расположенном ниже по каскаду Саратовском водохранилище. В данном водоеме ее единично находили только в 1980–1990-х годах [Попов, 2011].

Среди выходцев из Каспия наибольшую численность в Саратовском и Куйбышевском водохранилищах (кроме Волжского плеса) формируют каляноидные копеподы *Heterocope caspia* и *Eurytemora caspica*, в течение вегетационного периода в Куйбышевском водохранилище наиболее многочисленна эвритемора [Тимохина, 2000 (Timokhina, 2000)], в Саратовском – гетерокопа [Попов, 2007 (Popov, 2007)]. *Heterocope caspia* до зарегулирования поднималась по Волге до г. Саратов [Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976 (Mordukhai-Boltovskoy, Dzyuban, 1976)], в Куйбышевском водохранилище ее регистрируют с середины 1960-х годов, почти сразу вид стал массовым в теплое время года [(Тимохина, 2000 (Timokhina, 2000); Романова, 2010 (Romanova, 2010)]. В августе 2015 г. гетерокопа доминировала в сообществе пяти из шести обследованных плесов данного водохранилища (табл. 8), в Тетюшинском плесе ее численность достигала 7 тыс. экз./м³. В Саратовском водохранилище вид встречался повсеместно, но был малочислен (<500 экз./м³). Летом 2016 г. *H. caspia* впервые отмечена нами как обычный вид во всех водохранилищах Камского каскада, самая северная находка в устьевой области р. Кондас в Камском водохранилище (59° 20' с.ш.).

Обычную в пелагиали Куйбышевского и Саратовского водохранилищ *Eurytemora caspica* ранее определяли как *E. affinis* (Pope, 1870) [Тимохина, 2000 (Timokhina, 2000); Попов, 2006, 2007, 2012 (Popov, 2006, 2007, 2011, 2012); Романова, 2010 (Romanova, 2010); Попов, 2011]. В 2013 г. *E. caspica* выделена из группы видов “*affinis*”, по материалам из Северного Каспия и дельты Волги [Sukhikh, Alekseev, 2013], факт присутствия в волжских водохранилищах именно этого вида группы “*affinis*” установлен нами впервые. Эвритемора появилась в планктоне Куйбышевского водохранилища в начале 1980-х годов, к 1984 г. вид в первой половине лета доминировал среди калянид и формировал пиковую численность (2–3 тыс. экз./м³), сравнимую с таковой обычных для водоема диаптомид *Eudiaptomus gracilis*, а также циклопидных копепод *Cyclops vicinus* и *Acanthocyclops vernalis* [Тимохина, 2000 (Timokhina, 2000)]. Эвритемора

также широко распространена в Саратовском водохранилище (встречаемость >40%) [Попов, 2007 (Popov, 2007)]. В августе 2015 г. *E. caspica* обнаружена в пелагиали Куйбышевского водохранилища от Черемшанского до Волго-Камского плеса, встречались в основном (>90%) копеподиты. Численность вида (без науплиусов) варьировала от единичных находок до 300 экз./м³. В планктоне Саратовского водохранилища *E. caspica* отсутствовала. Летом 2016 г. *E. caspica*, как и *Heterocope caspia*, отмечена нами в небольшом количестве (<200 экз./м³) во всех водохранилищах Камского каскада, самая северная находка в Камском водохранилище у слияния рек Иньва и Косьва (58° 52' с.ш.).

Структура зоопланктона и ее изменения в течение вегетационного периода хорошо описаны для Ивановского, Рыбинского, Чебоксарского и Куйбышевского водохранилищ [Рыбинское водохранилище..., 1972 (The Rybinsk Reservoir..., 1972); Ивановское водохранилище..., 1978 (The Ivankovo Reservoir..., 1978); Куйбышевское водохранилище..., 1983 (The Kuibyshev Reservoir..., 1983); Столбунова, 1999 (Stolbunova, 1999); Тимохина, 2000 (Timokhina, 2000); Шурганова и др., 2003, 2014, 2015 (Shurganova et al., 2003, 2014, 2015); Лазарева, 2010 (Lazareva, 2010)]. Для Горьковского и Саратовского водохранилищ в литературе приведены результаты преимущественно летних сборов планктона [Ривьер, 2007 (Rivier, 2007); Шурганова, Черепенников, 2005, 2006 (Shurganova, Cherepennikov, 2005, 2006); Попов, 2006, 2007 (Popov, 2006, 2007); Лазарева и др., 2012 (Lazareva et al., 2014)].

В августе 2015 г. состав доминантов и соотношение главных таксонов (Cladocera, Copepoda, Rotifera), обычные для позднелетнего зоопланктона водохранилищ, наблюдали только в Верхней Волге. В Рыбинском водохранилище эти показатели очень сходны с приведенными для второй половины лета 2000-х годов в книге [Лазарева, 2010 (Lazareva, 2010)], в Угличском – близки к указанным для 1990-х годов в работах [Столбунова, 1999, 2009 (Stolbunova, 1999, 2009)]. Следует отметить высокую численность (>10 тыс. экз./м³) и долю в планктоне (~40% численности рачков и ~80% биомассы) крупных дафний (*Daphnia galeata* и *D. hyalina*) в приплотинном участке Угличского водохранилища, в то время как в остальной части водоема вклад дафний (<5% численности) и кладоцер в целом (9%) в обилие сообщества был не велик (табл. 4, см. рисунок). Ранее для этого водоема указывали

массовое развитие дафний (*D. cucullata*) которые формировали до 25% численности сообщества [Столбунова, 1999, 2009 (Stolbunova, 1999, 2009)]. До 2015 г. *D. hyalina* была обычным, но крайне малочисленным видом.

В Ивановском водохранилище 35–40% численности и биомассы сообщества формировали копеподы, преимущественно *Thermocyclops crassus*, вклад кладоцер варьировал от 4 до 12% общей численности (в среднем 9%) и от 30 до 50% общей биомассы зоопланктона (в среднем 34%). В 1970–1990-х годах массовое развитие *T. crassus* не регистрировали, в планктоне преобладали кладоцеры (в основном *Daphnia cucullata*), которые формировали в конце лета >60% численности и биомассы [Ивановское водохранилище..., 1978 (The Ivankovo Reservoir..., 1978); Столбунова, 1999, 2009 (Stolbunova, 1999, 2009)]. Снижение доли кладоцер в планктоне этого водоема отмечено с начала 2000-х годов [Столбунова, 2007 (Stolbunova, 2007)]. Низкая доля кладоцер, особенно дафний, и преобладание среди ракообразных циклопидных копепод (30–40% общей биомассы) в Угличском и, особенно, Ивановском водохранилищах вызваны заморными явлениями в глубоководной части этих водоемов (на русле Волги). Дефицит растворенного кислорода (<5 мг/л) в 2015 г. наблюдали на 70% станций в слое 1–11 м над дном, на 20–30% станций в слое 1–5 м содержание кислорода снижалось <2 мг/л [(Лазарева и др., 2017 (Lazareva et al., 2017))].

Зоопланктон речного участка Горьковского водохранилища, особенно верхней его части (выше г. Ярославля), представляет трансформированное сообщество прилегающей к плотине Рыбинской ГЭС акватории Рыбинского водохранилища [Шурганова, Черепенников, 2005 (Shurganova, Cherepennikov, 2005); Ривьер, 2007 (Rivier, 2007)]. Состав и структура сообщества озерного участка также сходны с таковыми центральной части расположенного выше по каскаду водоема [Шурганова, Черепенников, 2005 (Shurganova, Cherepennikov, 2005); Лазарева и др., 2012 (Lazareva et al., 2014)]. Однако в конце августа 2015 г. на всем протяжении акватории Горьковского водохранилища зоопланктон был настолько беден, что общими с Рыбинским планктоном были только *Mesocyclops leuckarti* и коловратки родов *Euchlanis* и *Polyarthra*, многочисленные по всему каскаду Волги (табл. 3–9). Количество кладоцер было крайне низким (<20% численности ракообразных), в озерном участке и Костромском разливе они фактически не входили в состав доминантов

(табл. 6). Как следствие, наблюдалась очень низкая (в среднем 0.03 г/м^3) биомасса в озерном участке водохранилища (табл. 11).

В Чебоксарском водохранилище выделяют четыре группировки зоопланктона (левобережная и правобережная речная, переходная и озерная) с различным набором доминантов [Шурганова и др. 2003 (Shurganova et al., 2003)]. В конце лета 2015 г. в волжском речном (левобережном) и переходном (среднем) участках преобладали ($>90\%$ численности и 70% биомассы) коловратки, в основном *Brachionus calyciflorus* и *Euchlanis lucksiana*, при низкой ($<0.03 \text{ г/м}^3$) биомассе (табл. 7 и 11). Окский речной (правобережный) зоопланктон формировали в основном ($\sim 80\%$ численности) коловратки рода *Brachionus*. Сходные данные получены в сентябре 2015 г., в июле количество зоопланктона при близкой структуре было на порядок выше [Шурганова и др. 2015 (Shurganova et al., 2015)]. В озерном участке водохранилища возрастал вклад копепод (*Mesocyclops leuckarti*) и вдвое снижалось количество коловраток (табл. 11), которые здесь были представлены в основном родами *Synchaeta* и *Polyarthra* (табл. 7). Обычно летний зоопланктон озерного участка составляют преимущественно клadoцеры рода *Daphnia* и циклопоидные копеподы *Mesocyclops leuckarti* [Лазарева и др., 2012 (Lazareva et al., 2014); Шурганова и др., 2014 (Shurganova et al., 2014)].

В Куйбышевском водохранилище ниже Волго-Камского плеса современный состав доминантов близок к описаному для осеннего зоопланктона середины 1980-х годов [Тимохина, 2000 (Thimokhina, 2000)]. Однако соотношение таксономических групп существенно отличалось. Численность коловраток (4 ± 1 тыс. экз./ м^3) и клadoцер (8 ± 4 тыс. экз./ м^3) была на порядок ниже, чем средняя осенью 1961–1984 гг. (35 и 10 тыс. экз./ м^3) [Тимохина, 2000 (Thimokhina, 2000)]. Как результат, в планктоне безраздельно преобладали копеподы, в основном каляниды (>30 тыс. экз./ м^3), обилие которых ранее в конце лета было как минимум втрое ниже [Тимохина, 2000 (Thimokhina, 2000)]. Современные данные о структуре летне-осеннего зоопланктона Саратовского водохранилища фактически отсутствуют.

Общее количество зоопланктона целесообразно сравнивать с данными предшествующих лет по уровню биомассы, поскольку численность при доминировании в планктоне коловраток сильно варьирует год от года. В августе 2015 г. в Ивановском водохранилище средняя биомасса зоопланктона ($\sim 0.6 \text{ г/м}^3$) ока-

залась существенно (в 3–6 раз) ниже по сравнению с таковой в 1980–1990-е годы ($2\text{--}4 \text{ г/м}^3$) [Столбунова, 1999, 2007 (Stolbunova, 1999, 2007)], в Угличском водохранилище ($\sim 0.7 \text{ г/м}^3$) сравнима с наблюдавшейся в эти сроки ($\sim 0.8 \text{ г/м}^3$) в середине 1980-х [Столбунова, 1999 (Stolbunova, 1999)], а в Рыбинском ($\sim 0.9 \text{ г/м}^3$) немного выше обычных значений ($0.6\text{--}0.7 \text{ г/м}^3$) для конца лета, отмеченных в 2004–2009 гг. [Лазарева, 2010 (Lazareva, 2010)]. Таким образом, среди водоемов Верхней Волги заметные изменения количества зоопланктона, выходящие за пределы межгодовых вариаций, зарегистрированы в Ивановском водохранилище. Основная причина этого связана со снижением численности ракообразных (в 2.5–6 раз) и биомассы зоопланктона (в 4–7 раз) в середине лета при формировании мощного (30–60% толщи воды) слоя с дефицитом кислорода по руслу Волги в этом водоеме (табл. 13). Снижение численности ракообразных и переход к доминированию циклопоидных копепод наблюдаются и в Угличском водохранилище, однако там эти процессы локальны и не приводят к заметному уменьшению биомассы сообщества всего водохранилища. Встречаемость экстремальных значений ($<2 \text{ мг/л}$) содержания кислорода в придонной воде в Угличском водохранилище в 1.5 раза ниже, чем в Ивановском [(Лазарева и др., 2017 (Lazareva et al., 2017))].

В Горьковском водохранилище в августе 2015 г. биомасса зоопланктона по всей акватории была очень низкой $0.1\text{--}0.4 \text{ г/м}^3$, это близко к минимальным значениям ($<0.3 \text{ г/м}^3$) для речного участка водоема [Ривьер, 2007 (Rivier, 2007); Лазарева и др., 2012 (Lazareva et al., 2014)], в озерном участке биомасса в конце лета обычно выше и достигает $1\text{--}4 \text{ г/м}^3$ [Пидгайко, 1979 (Pidgayko, 1979); Ривьер, 2007 (Rivier, 2007); Лазарева и др., 2012 (Lazareva et al., 2014); Шурганова и др., 2017 (Shurganova et al., 2017)].

Очень низкой ($<0.1 \text{ г/м}^3$) была биомасса сообщества в Чебоксарском водохранилище, ранее даже в сравнительно холодном 2008 г. она достигала 0.3 г/м^3 [Лазарева и др., 2012 (Lazareva et al., 2014)]. Сравнимые с нашими значения ($0.02\text{--}0.5 \text{ г/м}^3$), редко выше (в июле до 1.4 г/м^3) отмечают в верхней речной части водохранилища [Шурганова, 2005 (Shurganova, 2005); Шурганова и др. 2015 (Shurganova et al., 2015); Охапкин и др., 2016 (Okhapkin et al., 2016)]. В нижней озерной части летом в теплые годы биомасса достигает $1\text{--}11 \text{ г/м}^3$ [Лазарева и др., 2012 (Lazareva et al., 2014)].

Низкая биомасса зоопланктона в конце августа в этих двух водохранилищах вызвана ранним завершением цикла развития летних форм ракообразных, о чем свидетельствует небольшая численность кладоцер (табл. 10 и 11) вплоть до полного их отсутствия среди доминантов в сообществе Чебоксарского водохранилища (табл. 7). Возможно, снижению биомассы способствовал также вынос пелагического планктона за пределы водохранилищ в результате интенсивного сброса воды в сроки, предшествовавшие экспедиционным. По данным компании РусГидро [Изменения уровней ..., 2015 (Changes in ..., 2015)], за неделю до полевых работ при высоком уровне наполнения водохранилищ, близком к нормальному

проектному, сброс воды через плотину Нижегородской (1200 м³/с) и Чебоксарской ГЭС (2100 м³/с) фактически равнялся притоку (1100 и 1800 м³/с соответственно), сходное соотношение приток/сброс сохранялось на протяжении всего периода работ. Оба водохранилища характеризуются высокими коэффициентами водообмена (6.1 и 19.8 год⁻¹), которые максимальны на русле Волги [Эдельштейн, 1998 (Edelstein, 1998)]. При указанном выше соотношении притока и сброса водохранилища фактически пропускали транзитом речной сток вниз в Куйбышевское водохранилище, на русле Волги присутствовал трансформированный зоопланктон Рыбинского водохранилища.

Таблица 13. Изменение структуры и обилия планктонных ракообразных водохранилищ Верхней Волги в зависимости от мощности слоя с дефицитом O₂ (<5 мг/л) над дном летом 2012–2015 гг.

Table 13. Changes in the structure and abundance of planktonic crustaceans in the Upper Volga reservoirs, depending on the thickness of the O₂-deficient layer (<5 mg/l) above the bottom in the summer of 2012–2015

Слой/Layer, % of depth	N _{cr}	B _{sum}	Иваньковское / Ivankovo		Угличское / Uglich	
			Доминанты/Dominants	%N _{cr}	Доминанты/Dominants	%N _{cr}
0 (норма/ norma)	4150±1000	80±25	<i>Mesocyclops leuckarti</i>	34	<i>Thermocyclops crassus</i>	31
			<i>Thermocyclops crassus</i>	22	<i>Daphnia cucullata</i>	23
			<i>Chydorus sphaericus</i>	19	<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	18
30–45	1640±200	17±5	<i>Mesocyclops leuckarti</i>	26	<i>Mesocyclops leuckarti</i>	34
			<i>Thermocyclops crassus</i>	26	<i>Thermocyclops crassus</i>	19
			<i>Daphnia cucullata</i>	10	<i>Daphnia cucullata</i>	8
50–60	690±400	12±6	<i>Mesocyclops leuckarti</i>	37	<i>Mesocyclops leuckarti</i>	31
			<i>Thermocyclops crassus</i>	19	<i>Thermocyclops crassus</i>	10

Примечание. Слой – мощность слоя с дефицитом O₂ (O₂ <5 мг/л) над дном в процентах глубины столба воды на станциях, N_{cr} – численность ракообразных, тыс. экз./м²; B_{sum} – общая биомасса зоопланктона, г/м².

В августе 2015 г. не выявлено увеличения обилия зоопланктона от речных участков к озеровидным приплотинным, обычного летом в Волге [Волга и ее жизнь, 1978 (The River Volga..., 1979); Пидгайко, 1979 (Pidgayko, 1979); Ривьер, 2007 (Rivier, 2007); Лазарева и др., 2012 (Lazareva et al., 2014)]. Напротив, в речных участках некоторых водохранилищ (Иваньковское, Горьковское, Куйбышевское, Саратовское) количество зоопланктона было выше по сравнению с озерными плесами (табл. 11). В Куйбышевском водохранилище и ранее минимальную биомассу регистрировали в приплотинном участке, а максимальную отмечали в Волжском плесе [Куйбышевское водохранилище..., 1983 (The Kuibyshev Reservoir..., 1983)]. В Иваньковском водохранилище низкая биомасса в озерном Иваньковском плесе вызвана снижением обилия ракообразных, особенно кладоцер, из-за дефицита кислорода [Лазарева и др., 2017 (Lazareva et al., 2017)]. В остальных “неправильное” распределение можно объяснить как одновременным завершением развития летних попу-

ляций в разных участках крупных волжских водохранилищ [Ривьер, 2007 (Rivier, 2007); Лазарева, 2010 (Lazareva, 2010)], так и приведенными выше особенностями гидрологического режима. Следствием этого явилось сильно варьирующее (“пятнистое”) распределение численности и биомассы при очень упрощенной структуре сообщества.

Биомасса зоопланктона в Куйбышевском (0.05 г/м³) и Саратовском (0.01 г/м³) водохранилищах была очень низкой для конца августа, она соответствовала наблюдаемой осенью. Так, в августе 1981–1984 гг. в Куйбышевском водохранилище количество зоопланктона достигало 1.4 г/м³, в сентябре – 0.04 г/м³ [Тимохина, 2000 (Timokhina, 2000)]. В Саратовском водохранилище в предшествующие пять лет (2010–2014 гг.) среднее за вегетационный период количество зоопланктона составляло ~0.75 г/м³, а в 2014 г. – 0.2 г/м³ [Малинина и др., 2016 (Malinina et al., 2016)]. В 2004–2006 гг. среднесезонная биомасса была сходной (0.2–0.9 г/м³), однако в августе в отдельные годы отмечали максимум до 4 г/м³ за счет

развития *Heteroscope caspia* [Попов, 2006 (Попов, 2006)]. Данных об осеннем планктоне этого водоема в литературе мы не нашли. С учетом того, что Саратовское водохранилище фактически пропускает транзитом воду из Куйбышевского (коэффициент водообмена 18 год^{-1}) [Эдельштейн, 1998 (Edelstein, 1998)], количество зоопланктона на русле Волги в пределах этого водоема не может быть больше, чем в Куйбышевском. Биомасса сообщест-

ва в верхнем участке водохранилища (0.03 г/м^3) втрое выше по сравнению с остальной акваторией (0.01 г/м^3) и вдвое ниже, чем в приплотинном участке Куйбышевского (0.06 г/м^3) (табл. 11). По-видимому, обнаруженная в августе 2015 г. низкая биомасса зоопланктона характеризует обилие осеннего сообщества Саратовского водохранилища, как и в Куйбышевском водохранилище.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам маршрутной экспедиции ИБВВ РАН в августе 2015 г. обнаружены новые местообитания пяти видов зоопланктона (*Calanipeda aquaedulcis*, *Eurytemora caspica*, *Latona setifera*, *Cornigerius maeoticus* и *Cercopagis pengoi*), наибольшее их количество выявлено в Куйбышевском водохранилище. Установлено, что значительно расширился на север ареал Понто-Каспийских кладоцер *Cornigerius maeoticus* и *Cercopagis pengoi*. Впервые выявлено массовое развитие средиземноморской копеподы *Calanipeda aquaedulcis* в Куйбышевском водохранилище, и зарегистрирована высокая ее встречаемость в Саратовском. Обнаружено присутствие в волжских водохранилищах *Eurytemora caspica* – нового вида, описанного из дельты Волги и Каспия.

Для позднелетнего зоопланктона Волги характерны наибольшее видовое богатство в водохранилищах Верхней Волги, своеобразии набора доминантов каждого из семи водохранилищ и четкая смена видов на границе Волжского и Волго-Камского плесов (старое устье Камы) Куйбышевского водохранилища. По зоопланктону большинство водохранилищ

оценены как эвтрофные, Чебоксарское – как переходное от эвтрофии к гипертрофии, а Саратовское – как мезо-эвтрофное.

В трофической структуре зоопланктона большинства обследованных водохранилищ Волги преобладали мирные животные (фильтраторы и седиментаторы), вместе с всеядными (хвататели и седиментаторы) они формировали 70–90% биомассы сообщества. В водоемах Средней и Нижней Волги отмечены сдвиги в трофической структуре сообщества (экстремальные значения индекса $B_{\text{хищ}}/B_{\text{мир}}$), вызванные завершением сезонного цикла большинства летних видов и переходом к осенним сообществам.

В конце лета зоопланктон водохранилищ Волги отличался крайне неравномерным распределением по акватории, наибольшее его количество зарегистрировано в Верхней Волге. В Средней и, особенно, Нижней Волге в конце августа наблюдали уже глубокую гидробиологическую осень при низком обилии зоопланктона, значительную часть (до 40% численности и 60% биомассы) которого составлял меропланктон.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1979. С. 58–72.
- Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. 187 с.
- Бычек Е.А. Новые виды Polyphemoidea для волжских водохранилищ // Российский журн. биологических инвазий. 2008. № 1. С. 2–5.
- Водохранилища Волжско-Камского каскада и их рыбохозяйственное значение. Л.: Гос. ин-т речн. и рыб. хоз-ва, 1978. Т. 138. 155 с.
- Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Иваньковское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1978. 304 с.
- Изменения уровней водохранилищ ГЭС РусГидро. Электронный ресурс. URL: <http://www.rushydro.ru/hydrology/informer/> (обращение июнь 2017 г.).
- Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. 214 с.
- Куйбышевское водохранилище (научно-информационный справочник). Тольятти: Ин-т экологии волжского бассейна РАН, 2008. 123 с.
- Лазарева В.И. Состав ракообразных и коловраток Рыбинского водохранилища // Экология водных беспозвоночных. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 127–140.
- Лазарева В.И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2010. 181 с.

- Лазарева В.И., Копылов А.И. Продуктивность зоопланктона на пике эвтрофирования экосистемы равнинного водохранилища: значение беспозвоночных хищников // Успехи современной биологии. 2011. Т. 131. № 3. С. 300–310.
- Лазарева В.И., Минеева Н.М. Жданова С.М. Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы с различными термическими условиями // Поволжский экологический журн. 2012. № 4. С. 394–407.
- Лазарева В.И., Пряничникова Е.Г., Сабитова Р.З., Цветков А.И. Отклик экосистем водохранилищ Волги и Камы на потепление климата: кислородный режим и его влияние на гидробионтов // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Матер. VI Междунар. науч.-практ. конф. 29 мая – 1 июня 2017 г. Пермь: Пермский гос. нац. иссл. ун-т, 2017. С. 59–65.
- Малинина Ю.А., Джаяни Е.А., Филинова Е.И. и др. Оценка темпов многолетних изменений качественных и количественных параметров экосистемы Саратовского водохранилища // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов и пути их рационального использования. Матер. Всерос. конф. Казань: Гос. ин-т речн. рыб. хоз-ва, 2016. С. 618–625.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции, 1998. 321 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Дзюбан Н.А. Изменения в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенных воздействий // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. С. 67–81.
- Мухортова О.В. Некоторые особенности распределения видов-вселенцев зоопланктона в прибрежных биотопах (заросли макрофитов, галечное побережье) Саратовского водохранилища // Изв. Самарского научн. центра РАН. 2011. Т. 13. № 1. С. 188–193.
- Мяэметс А.Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л., Наука, 1980. С. 54–64.
- Охапкин А.Г., Шурганова Г.В., Пухнаревич Д.А. и др. О современном гидроэкологическом состоянии зоны речной гидравлики Чебоксарского водохранилища // Приволжский научн. журн. 2016. № 1(37). С. 104–113.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Пидгайко М.Л. Биологическая продуктивность водохранилищ Волжского каскада // Водоохранилища Волжско-Камского каскада и их рыбохозяйственное значение. Л.: Гос. ин-т речн. и рыб. хоз-ва, 1978. Т. 138. С. 45–82.
- Пидгайко М.Л. Продуктивность зоопланктона Горьковского водохранилища // Тр. Гос. ин-т речн. и рыб. хоз-ва. 1979. Т. 142. С. 64–84.
- Попов А.И. Зоопланктон Саратовского водохранилища: общие сведения и роль биоинвазийных видов // Изв. Самарского научн. центра РАН. 2006. Т. 8. № 1. С. 263–272.
- Попов А.И. Некоторые данные по видовому составу и структуре зоопланктона Саратовского водохранилища // Изв. Самарского научн. центра РАН. 2007. Т. 9. № 4. С. 1013–1019.
- Попов А.И. Некоторые данные о состоянии зоопланктона Саратовского водохранилища в 2011 г. // Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики. Матер. IX Междунар. науч.-практ. конф. Тольятти: Волжский ун-т, 2012. С. 159–164.
- Попов А.И. Зоопланктон волжских водохранилищ в контексте проблемы биологических инвазий // Изв. Самарского научн. центра РАН. 2013. Т. 15. № 3. С. 194–202.
- Ривьер И.К. Состав, распределение и динамика зоопланктона как кормового ресурса рыб // Экология водных беспозвоночных. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 242–294.
- Романова Е.П. Многолетняя динамика видового обилия зоопланктона Куйбышевского водохранилища // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Теория ареалов: виды, сообщества, экосистемы (V Любищевские чтения) / Под ред. чл.-корр. Г.С. Розенберга и проф. С.В. Саксонова. Тольятти: Ин-т экологии волжского бассейна РАН, 2010. С. 159–164.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыборазведения. Ярославль: Изд-во Ярославского гос.-техн. ун-та, 2000. 284 с.
- Столбунова В.Н. Многолетние изменения зоопланктонного комплекса в Иваньковском и Угличском водохранилищах // Биология внутр. вод. 1999. № 1–3. С. 92–100.
- Столбунова В.Н. Зоопланктон Иваньковского и Угличского водохранилищ в летний период 2003–2004 гг. // Экология водных беспозвоночных. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 337–354.
- Столбунова В.Н. Пелагические Cladocera в водохранилищах Верхней Волги // Биология внутр. вод. 2009. № 3. С. 41–46.
- Тимохина А.Ф. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии волж. бассейна, 2000. 193 с.
- Шурганова Г. В. Динамика видовой структуры зоопланктона речной части Чебоксарского водохранилища в условиях антропогенного пресса // Известия Самарского научн. центра Российской академии наук. 2005. Т. 7. № 1. С. 225–229.
- Шурганова Г.В., Гаврилков Д.Е., Жихарев В.С. и др. Экодиагностика водоемов питьевого водоснабжения крупного мегаполиса (на примере г. Нижнего Новгорода) // Известия Самарского научн. центра Российской академии наук. 2016. Т. 18. № 5(2). С. 387–392.

- Шурганова Г.В., Кудрин И.А., Жихарев В.С. и др. Сезонные изменения пространственного размещения сообществ зоопланктона верхней речной части Чебоксарского водохранилища и устьевое участка р. Оки // *Современные проблемы науки и образования*. 2015. № 6. URL: www.science-education.ru/130-23310 (обращение март 2018 г.)
- Шурганова Г.В., Жихарев В.С., Гаврилко Д.Е. и др. Особенности видовой структуры и пространственного размещения сообществ зоопланктона верхнего бьефа Нижегородской ГЭС, зоны речной гидравлики Чебоксарского водохранилища и устьевой области реки Оки // *Вестник Волжской государственной академии водного транспорта*. 2017. № 53. С. 116–123.
- Шурганова Г.В., Черепенников В.В. Мультифрактальный анализ видового разнообразия зоопланктоценозов водохранилищ Средней Волги (на примере Горьковского и Чебоксарского водохранилищ) // *Вестник Нижегородского ун-та им. Н. И. Лобачевского. Сер. Биология*. 2005. Вып. 1(9). С. 222–234.
- Шурганова Г. В., Черепенников В. В. Формирование и развитие зоопланктонных сообществ водохранилищ Средней Волги // *Изв. Самарского научн. центра Российской академии наук*. 2006. Т. 8. № 1. С. 241–247.
- Шурганова Г.В., Черепенников В.В., Артельный Е.В. Динамика пространственного распределения основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища // *Поволжский экологический журн.* 2003. № 3. С. 297–304.
- Шурганова Г.В., Черепенников В.В., Кудрин И.А., Ильин М.Ю. Характеристика современного состояния видовой структуры и пространственного размещения сообществ зоопланктона Чебоксарского водохранилища // *Поволжский экологический журн.* 2014. № 3. С. 417–421.
- Эдельштейн К.К. Водохранилища России: экологические проблемы, пути их решения // М.: ГЕОС, 1998. 277 с.
- Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во Ярославского гос. техн. ун-та, 2001. 427 с.
- Behning A. *Das Leben der Volga. Die Binnengewasser*. Bd. 5. Stuttgart, 1928. 162 s.
- Popov A.I. Alien species of zooplankton in Saratov Reservoir (Russia, Volga River) // *Российский журн. биологических инвазий* 2011. № 1. С. 86–90.
- Ratushnyak A.A., Borisovich M.G., Valeev V.S. et al. The Hydrochemical and Hydrobiological Analysis of the Condition of the Kuibyshev Reservoir Littorals (Republic of Tatarstan, Russia) // *Ekoloji*. 2006. № 61. P. 22–28.
- Ruttner-Kolisko A. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers // *Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol.* 1977. Bd.8. P. 71–78.
- Sukhikh N.M., Alekseev V.R. *Eurytemora caspica* sp. nov. from the Caspian Sea – one more new species within the *E. affinis* complex (Copepoda: Calanoida, Temoridae) // *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. 2013. Vol. 317, № 1. P. 85–100.

REFERENCES

- Balushkina E.V., Vinberg G.G. 1979. *Zavisimost' mezhd u dlinoy i massoy tela planktonnykh rakoobraznykh* [The relationship between the length and body mass planktonic crustaceans] // *Experimental and field studies of the biological bases of the productivity of lakes*. Leningrad: Zoologicheskii Institut AN SSSR. P. 58–72. [In Russian]
- Behning A. 1928. *Das Leben der Volga. Die Binnengewasser*. Bd. 5. Stuttgart, 162 s.
- Butorin N.V. & Ekzertsev V.A. (ed.): 1978. *Ivan'kovskoye vodokhranilishche i yego zhizn'* [The Ivankovo Reservoir and its life]. Leningrad: Nauka, 304 p. [In Russian]
- Bychek E.A. 2008. *Novyye vidy Polyphemoidea dlya volzhskikh vodokhranilishch* [New species of Polyphemoidea in the Volga reservoirs] // *Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invazy*. № 1. P. 2–5. [In Russian]
- Izmeneniya urovney vodokhranilishch GES RusGidro [Changes in the water levels of the reservoirs of the RusHydro HPP]. 2015. URL: <http://www.rushydro.ru/hydrology/informer/> (appeal to June 2017). [In Russian]
- Edelstein K.K. 1998. *Vodokhranilishcha Rossii: ekologicheskiye problemy, puti ikh resheniya* [Reservoirs of Russia: ecological problems and ways of their solution]. Moscow: GEOS, 277 p.
- Kopylov A.I. (ed.): 2001. *Ekologicheskiye problemy Verkhney Volgi* [Ecological problems of the Upper Volga]. Yaroslavl: Izd-vo Yaroslavskogo gos. tekhn. un-ta, 427 p. [In Russian]
- Krylov A.V. (ed.): 2007. *Ekologiya vodnykh bespozvonochnykh* [Ecology of aquatic invertebrates]. Nizhny Novgorod: Vektor TiS, 390 p. [In Russian]
- Kudersky L.A. (ed.): 1978. *Vodokhranilishcha Volzhsko-Kamskogo kaskada i ikh rybokhozyaystvennoye znachenie* [Volga-Kama cascade Reservoirs and its fishery household concern]. Leningrad: Gosudarsvenniy institut rechnogo i rybnogo khozaystva, Vol. 138. 155 p. [In Russian]
- Kuibyshevskoye vodokhranilishche (nauchno-informatsionnyy spravochnik) [Kuibyshev Reservoir (scientific and information guide)]. *Tol'yatti: In-t ekologii volzhskogo basseyna RAN*, 2008. 123 p. [In Russian]
- Kuzin B.S. (ed.): 1972. *Rybinskoye vodokhranilishche i yego zhizn'* [The Rybinsk Reservoir and its life]. Leningrad: Nauka, 364 p. [In Russian]
- Lazareva V.I. 2010. *Struktura i dinamika zooplanktona Rybinskogo vodokhranilishcha* [Zooplankton structure and dynamics in the Rybinsk Reservoir] Moscow: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, 181 p. [In Russian]
- Lazareva V. I. 2007. *Sostav rakoobraznykh i kolovratok Rybinskogo vodokhranilishcha* [The Composition of Crustaceans and Rotifers in the Rybinsk Reservoir] // *Ekologiya vodnykh bespozvonochnykh*. Nizhny Novgorod: Vektor TiS, P. 127–140. [In Russian]
- Lazareva V. I., Kopylov A. I. 2011. *Zooplankton Productivity at the Peak of Eutrophication of a Plain Reservoir Ecosystem: The Role of Invertebrate Predators* // *Biol. Bull. Rev.* Vol. 1. № 6. P. 542–551.

- Lazareva V. I., Mineeva N. M., Zhdanova S. M. 2014. Spatial Distribution of Plankton from the Upper and Middle Volga Reservoirs in Years with Different Thermal Conditions // *Biol. Bull.* Vol. 41. № 10. P. 869–878.
- Lazareva V.I., Pryanichnikova E.G., Sabitova R.Z., Tsvetkov A.I. 2017. Otklik ekosistem vodokhranilishch Volgi i Kamy na potepleniye klimata: kislorodnyy rezhim i yego vliyaniye na gidrobiontov [Response of the Ecosystem of Volga and Kama Reservoirs to Climate Warming: Changes of Oxygen Regime and its Impact on Hydrobionts] // *Current issues of Reservoirs and their catchment areas. Materialy VI Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii.* Vol. 3. Perm: Permskiy gos. nat. issled. un-t, P. 59–65. [In Russian]
- Malinina Yu.A., Jayani E.A., Filinova E.I. et al. 2016. Otsenka tempov mnogoletnikh izmeneniy kachestvennykh i kolichestvennykh parametrov ekosistemy Saratovskogo vodokhranilishcha [Estimation of the rates of long-term changes in the qualitative and quantitative parameters in the Saratov Reservoir ecosystem] // *Current state of bioresources of inland waterbodies and ways of their rational use. Materialy Vserossiyskoy konferentsii.* Kazan: Gosudarsvenniy institut rechnogo i rybnogo khozaystva, P. 618–625. [In Russian]
- Mineeva N.M. (ed.): 2000. *Sovremennaya ekologicheskaya situatsiya v Rybinskom i Gor'kovskom vodokhranilishchakh: sostoyaniye biologicheskikh soobshchestv i perspektivy ryborazvedeniya* [Modern ecological situation in Rybinsk and Gorky Reservoirs: the state of biological communities and perspectives of fish reproduction]. Yaroslavl: Izdatel'stvo Yaroslavskogo gos.-tekhn. un-ta, 284 p. [In Russian]
- Monakov A.V. (ed.): 1983. *Kuybyshevskoye vodokhranilishche* [The Kuibyshev Reservoir]. Leningrad: Nauka, 214 p. [In Russian]
- Monakov A.V. 1998. *Pitaniye presnovodnykh bespozvonochnykh* [Feeding of freshwater Invertebrates]. Moscow: Institut problem ekologii i evolutsii, 321 p. [In Russian]
- Mordukhai-Boltovskoy F.D., Dzyuban N.A. 1976. *Izmeneniya v sostave i raspredelenii fauny Volgi v rezul'tate antropogennykh vozdeystviy* [Changes in composition and distribution of the Volga fauna as a result of anthropogenous effects] // *Biologicheskiye produktsionnyye protsessy v bassejne Volgi.* Leningrad: Nauka, P. 67–81. [In Russian]
- Mordukhai-Boltovskoy F.D. (ed.): 1979. *The River Volga and its Life.* The Hague: Junk Publishers. 473 p.
- Mukhortova O.V. 2011. *Nekotoryye osobennosti raspredeleniya vidov-vselentsev zooplanktona v pribrezhnykh biotopakh (zarosli makrofitov, galechnoye pribrezh'ye) Saratovskogo vodokhranilishcha* [Some singularities of the distribution of zooplankton species-colonizers in littoral biotopes (macrophyte thickets, pebbly foreshore) of the Saratov Reservoir] // *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN.* Vol. 13. № 1. P. 188–193. [In Russian]
- Mäemets A.Kh. 1980. *Izmeneniya zooplanktona* [Changes in zooplankton] // *Antropogennoye vozdeystviye na малыe озера.* Leningrad: Nauka, P. 54–64. [In Russian]
- Nikolski G.V. and Butorin N.V. (ed.): 1976. *Biologicheskiye produktsionnyye protsessy v bassejne Volgi* [Biological production processes in the Volga basin]. Leningrad: Nauka, 187 p. [In Russian]
- Okhapkin A.G., Shurganova G.V., Pukhnarevich D.A. et al. 2016. *O sovremennom gidroekologicheskom sostoyanii zony rechnoy gidravliki Cheboksarskogo vodokhranilishcha* [The present hydroecological state of the area of fluvial hydraulics of the Cheboksary Reservoir] // *Privolzhskiy nauchnyi zhurnal.* № 1(37). P. 104–113. [In Russian]
- Pesenko Yu.A. 1982. *Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh* [Principles and methods of quantitative analysis in faunistic studies]. Moscow: Nauka, 287 p. [In Russian]
- Pidgayko M.L. 1978. *Biologicheskaya produktivnost' vodokhranilishch Volzhskogo kaskada* [The biological productivity of the Volga cascade reservoirs] // *Vodokhranilishcha Volzhsko-Kamskogo kaskada i ikh rybokhozyaystvennoye znachenie.* Leningrad: Gosudarsvenniy institut rechnogo i rybnogo khozaystva, Vol. 138. P. 45–82. [In Russian]
- Pidgayko M.L. 1979. *Produktivnost' zooplanktona Gor'kovskogo vodokhranilishcha* [Productivity of Zooplankton in Gorky Reservoir] // *Trudy Gosudarsvennogo instituta rechnogo i rybnogo khozaystva.* Vol. 142. P. 64–84. [In Russian]
- Popov A.I. 2006. *Zooplankton Saratovskogo vodokhranilishcha: obshchiye svedeniya i rol' bioinvaziynykh vidov* [Zooplankton of Saratovskoe Reservoir: general data and influence of invasive species] // *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN.* Vol. 8. № 1. P. 263–272. [In Russian]
- Popov A.I. 2007. *Nekotoryye dannyye po vidovomu sostavu i strukture zooplanktona Saratovskogo vodokhranilishcha* [Some data on fauna and structure of zooplankton of Saratovskoe Reservoir] // *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN.* Vol. 9. № 4. P. 1013–1019. [In Russian]
- Popov A.I. 2011. *Alien species of zooplankton in Saratov Reservoir (Russia, Volga River)* // *Russ. J. Biol. Invasions.* Vol. 2. Nos. 2–3. P. 126–129.
- Popov A.I. 2012. *Nekotoryye dannyye o sostoyanii zooplanktona Saratovskogo vodokhranilishcha v 2011 godu* [Some data on the zooplankton state of the Saratov Reservoir in 2011] // *Tatishchev Readings: Actual Problems of Science and Practice. Mater. IX Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. Togliatti: Volzhskiy un-t,* P. 159–164. [In Russian]
- Popov A.I. 2013. *Zooplankton volzhskikh vodokhranilishch v kontekste problemy biologicheskikh invaziy* [Zooplankton of Volga River Reservoirs in the context of biological invasion problem] // *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN.* Vol. 15. № 3. P. 194–202. [In Russian]
- Ratushnyak A.A., Borisovich M.G., Valeev V.S. et al. 2006. *The Hydrochemical and Hydrobiological Analysis of the Condition of the Kuibyshev Reservoir Littorals (Republic of Tatarstan, Russia)* // *Ekoloji.* № 61. P. 22–28.
- Rivier I.K. 2007. *Sostav, raspredeleniye i dinamika zooplanktona kak kormovogo resursa ryb* [The composition, distribution and dynamics of zooplankton as a food resource for fish] // *Ekologiya vodnykh bespozvonochnykh.* Nizhny Novgorod: Vektor TiS, P. 242–294. [In Russian]

- Romanova E.P. 2010. Mnogoletnyaya dinamika vidovogo obiliya zooplanktona Kuybyshevskogo vodokhranilishcha [Long-term dynamics of zooplankton species abundance in the Kuibyshev reservoir] // G.S. Rosenberg and S.V. Saxonov (eds.). Teoreticheskiye problemy ekologii i evolyutsii. Teoriya arealov: vidy, soobshchestva, ekosistemy (V Lyubishchevskiy chteniya)/ Tol'yatti: Institut ekologii volzhskogo basseyna RAN, P. 159–164. [In Russian]
- Ruttner-Kolisko A. 1977. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers // Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol. Bd.8. P. 71–78.
- Shurganova G.V. 2005. Dinamika vidovoy struktury zooplanktona rechnoy chasti Cheboksarskogo vodokhranilishcha v usloviyakh antropogennogo pressa [The dynamics zooplankton species diversity of right river part Cheboksarskoe Reservoir storage at heavy-duty man-made changes] // Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk. Vol. 7. № 1. P. 225–229. [In Russian]
- Shurganova G.V., Gavrilko D.Ye., Zhikharev V.S. et al. 2016. Ekodiagnostika vodoyemov pit'yevogo vodosnabzheniya krup-nogo megapolisa (na primere g. Nizhnego Novgoroda) [Ecological diagnostic of reservoirs of drinking water supply of megalopolis (on the example of Nizhni Novgorod)] // Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk. Vol. 18. № 5(2). P. 387–392. [In Russian]
- Shurganova G.V., Kudrin I.A., Zhikharev V.S. et al. 2015. Sezonnnyye izmeneniya prostranstvennogo razmeshcheniya soobshchestv zooplanktona verkhney rechnoy chasti Cheboksarskogo vodokhranilishcha i ust'yevogo uchastka r. Oki [Seasonal changes in the spatial distribution of the zooplankton communities of the upper river part of the Cheboksary reservoir and the mouth of the Oka River] // Sovremennyye problemy nauki i obrazovaniya. № 6. URL: www.science-education.ru/130-23310 (appeal to March 2018) [In Russian]
- Shurganova G.V., Cherepennikov V.V. 2005. Mul'tifraktal'nyy analiz vidovogo raznoobraziya zooplanktotsenozov vodokhranilishch Sredney Volgi (na primere Gor'kovskogo i Cheboksarskogo vodokhranilishch [Multifractal analysis of the species diversity of zooplanktonocenosis in the reservoirs of the Middle Volga (on the example of the Gorky and Cheboksary reservoirs)] // Vestnik Nizhegorodskogo un-ta im. N. I. Lobachevskogo. Ser. Biologiya. Issue 1(9). P. 222–234. [In Russian]
- Shurganova G. V., Cherepennikov V. V. 2006. Formirovaniye i razvitiye zooplanktonnykh soobshchestv vodokhranilishch Sredney Volgi [Zooplanktonic communities forming and development in Middle Volga Reservoir] // Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk. Vol. 8. № 1. P. 241–247. [In Russian]
- Shurganova G.V., Cherepennikov V.V., Artel'nyi Ye.V. 2003. Dinamika prostranstvennogo raspredeleniya osnovnykh zooplanktotsenozov Cheboksarskogo vodokhranilishcha [Dynamics of the spatial distribution of the zooplankton communities in the Cheboksary water reservoir] // Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal. № 3. P. 297–304. [In Russian]
- Shurganova G.V., Cherepennikov V.V., Kudrin I.A., Il'in M.Yu. 2014. Kharakteristika sovremennogo sostoyaniya vidovoy struktury i prostranstvennogo razmeshcheniya soobshchestv zooplanktona Cheboksarskogo vodokhranilishcha [Characterization of the present status of the species structure and spatial distribution of zooplankton communities in the Cheboksary reservoir] // Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal. № 3. P. 417–421. [In Russian]
- Shurganova G.V., Zhikharev V.S., Gavrilko D.Ye. et al. 2017. Osobennosti vidovoy struktury i prostranstvennogo razmeshcheniya soobshchestv zooplanktona verkhnego b'yefa Nizhegorodskoy GES, zony rechnoy gidravliki Cheboksarskogo vodokhranilishcha i ust'yevoy oblasti reki Oki [Spatial features of the species structure and spatial distribution of zooplankton communities of upstream of the Nizhni Novgorod hydroelectric power station, zone the river hydraulics of the Cheboksar water reservoir and the estuary area of the Oka River] // Vestnik Volzhskoy gosudarstvennoy akademii vodnogo transporta. № 53. P. 116–123. [In Russian]
- Stolbunova V.N. 1999. Mnogoletniye izmeneniya zooplanktonnogo kompleksa v Ivan'kovskom i Uglichskom vodokhranilishchakh [Long-term changes in the zooplankton complex in the Ivankovo and Uglich reservoirs] // Biologiya vnutrennikh vod. № 1–3. P. 92–100. [In Russian]
- Stolbunova V.N. 2007. Zooplankton Ivan'kovskogo i Uglichskogo vodokhranilishch v letniy period 2003–2004 godov [Zooplankton in Ivankovo and Uglich Reservoirs during a summer period of 2003–2004] // Ekologiya vodnykh bespozvonochnykh. Nizhny Novgorod: Vektor TiS, P. 337–354. [In Russian]
- Stolbunova V.N. 2009. Pelagic Cladocera in Upper Volga Water Reservoirs // Inland Water Biology. Vol. 2. № 3. P. 228–233.
- Sukhikh N.M., Alekseev V.R. 2013. Eurytemora caspica sp. nov. from the Caspian Sea – one more new species within the E. affinis complex (Copepoda: Calanoida, Temoridae) // Trudy Zoologicheskogo Instituta RAN. Vol. 317. № 1. P. 85–100.
- Timokhina A.F. 2000. Zooplankton kak komponent ekosistemy Kuybyshevskogo vodokhranilishcha [Zooplankton as a component of the ecosystem of the Kuibyshev reservoir]. Togliatti: Institut ekologii volzhskogo basseyna RAN, 193 p. [In Russian]

FEATURES OF THE STRUCTURE AND DISTRIBUTION OF THE LATE SUMMER (AUGUST) ZOOPLANKTON IN THE VOLGA RESERVOIRS

V. I. Lazareva, R. Z. Sabitova, E. A. Sokolova

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences
152742 Borok, Russia, e-mail: lazareva_v57@mail.ru*

The route expedition along the Volga River was conducted by the staff of the Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences on August 2015; after a long period (> 20 years) the pelagic zooplankton was studied in seven (Ivankovo, Uglich, Rybinsk, Gorky, Cheboksary, Kuibyshev, and Saratov) of eight Volga reservoirs (8–14 stations in each reservoir). According to the results of our studies a considerable dispersion of the Ponto-Caspian invaders, cladocerans *Cornigerius maeoticus* (to 55° 32' N, Volga reach of the Kuibyshev Reservoir) and *Cercopagis pengoi* (to 54° 57' N, Tetyushino reach of the Kuibyshev Reservoir) to the north upstream the Volga River has been recorded. For the first time in the Kuibyshev Reservoir a high abundance of the Mediterranean copepod *Calanipeda aquaedulcis* (>7 thous. ind./m³, up to 50% of the total zooplankton abundance) was recorded, its high occurrence (90% of samples) and abundance (up to 1.1 thous. ind./m³) was also observed in the Saratov Reservoir. A new species *Eurytemora caspica*, which was previously, referred to *E. affinis* was found in the Volga Reservoirs. The highest species richness of the late summer zooplankton (73–80 species in the list and 36–41 species in a sample) was reported in three reservoirs of the Upper Volga; a notable peculiarity of dominant species (the similarity index of the structure <20%) in each of seven reservoirs and distinct replacement of taiga species ((*Daphnia galeata*, *D. cucullata*, *Bosmina longispina*, *Thermocyclops oithonoides*) by invaders from the Caspian Sea (*Heterocope caspia*, *Calanipeda aquaedulcis*, *Eurytemora caspica*, *Cornigerius maeoticus*) was found at the boundary between the Volga and Volga-Kama reaches (a former mouth of the Kama River) in the Kuibyshev Reservoir. According to the zooplankton composition most reservoirs are eutrophic, the Cheboksary Reservoir is transitional from eutrophy to hypertrophy, and the Saratov Reservoir is meso-eutrophic. At the end of summer the distribution of zooplankton abundance in the area of the reservoirs was extremely non-uniform. The abundance decreased 25–40 times downstream the Volga River; the highest abundance (>200 thous. ind./m³) was recorded in the Ivankovo Reservoir and the highest biomass (0.9 g/m³) was in the Rybinsk Reservoir. At the end of August, a deep hydrobiological autumn at low (<40 thous. ind./m³ and <0.06 g/m³) abundance of zooplankton which was, mainly, formed by meroplankton (veligers of Dreissenidae) (up to 40% of abundance and 60% of biomass) was observed in the Middle Volga downstream the Gorky Reservoir and, especially, in the Lower Volga (the Saratov Reservoir). The dispersal of alien species, the features of the taxonomic and trophic structures of zooplankton and factors affecting its abundance are discussed.

Keywords: Volga River, reservoirs, zooplankton, composition, alien species, structure, abundance, spatial distribution

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ОБИЛИЕ МАКРОЗООБЕНТОСА ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

С. Н. Перова¹, Е. Г. Пряничникова¹, Н. Н. Жгарева¹, А. А. Зубишина²

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: perova@ibiw.yaroslavl.ru

²Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова

150003, г. Ярославль, ул. Советская, д. 14

В августе–сентябре 2015 г. в составе макрозообентоса семи волжских водохранилищ обнаружено 123 вида и формы рангом ниже рода: 33 – моллюсков, 32 – олигохет, 4 – пиявок, 2 – нематод, 1 – полихет, 15 – ракообразных, 36 – личинок насекомых (из них 29 – хирономид). Наибольшие значения видового богатства, численности и биомассы макрозообентоса наблюдались в озеровидном – Рыбинском водохранилище. Отмечена тенденция снижения этих показателей, вверх и вниз по каскаду, их наименьшие величины выявлены в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах. В структуре сообществ водохранилищ Верхней Волги доминировали олигохеты и личинки хирономид, в Средней Волге увеличивалась роль моллюсков, полихет и ракообразных, в Нижней Волге основную долю макрозообентоса составляли гаммариды. Вниз по каскаду в сообществах донного населения наблюдалось увеличение роли дрейссенид и преобладание в их поселениях бугской дрейссены. Установлена тенденция увеличения числа инвазионных видов в составе макрозообентоса вниз по каскаду водохранилищ от Верхней Волги к Средней и Нижней. Выявлены новые местообитания видов-вселенцев в Угличском и Горьковском водохранилищах.

Ключевые слова: водохранилища волжского каскада, макрозообентос, видовое богатство, численность, биомасса, дрейссениды, виды-вселенцы.

DOI: 10.24411/0320-3557-2018-1-0012

ВВЕДЕНИЕ

Водоохранилища волжского каскада, сооруженные в разные годы, расположены в различных природных и климатических условиях, формирующих как особенности их гидрологического режима (табл. 1), так и продукционных процессов экосистем.

Макрозообентос волжских водохранилищ начали изучать сразу после их сооружения, результат этих исследований обобщен в ряде публикаций [Волга-1, 1971 (Volga-1, 1971); Волга-2, 1974 (Volga-2, 1974); Волга и ее жизнь, 1978

(Volga i yeye..., 1978); Мордухай-Болтовской, 1978 (Mordukhai-Boltovskoy, 1978)]. Комплексные исследования экосистем водохранилищ волжского каскада актуальны в связи с постоянно изменяющимися естественными и антропогенными факторами их развития.

Цель работы – характеристика сообществ макрозообентоса водохранилищ волжского каскада в августе–сентябре 2015 г.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собирали в августе–сентябре 2015 г. в составе комплексных экспедиций, проведенных ИБВВ РАН на водохранилищах волжского каскада. Всего было собрано 82 пробы макрозообентоса на 76 станциях, расположенных в Ивановском (12), Угличском (9), Рыбинском (12), Горьковском (12), Чебоксарском (11), Куйбышевском (13) и Саратовском (7) водохранилищах. Пробы грунта отбирали модифицированным дночерпателем Экмана-Берджа (ДАК-250) с площадью захвата 1/40 м² и ДАК-100 с площадью захвата 1/100 м², по 1-2 подъема на каждой станции. Сбор, разборку, камеральную и статистическую обработку собранного материала проводили по стандартной методике, принятой в ИБВВ РАН [Методика..., 1975 (Metodika..., 1975)]. Для оценки состояния сообществ макрозообентоса использовали: количество видов (*S*), частоту встречаемости (*P*), численность

(*N*) и биомассу (*B*). В общую численность и биомассу макрозообентоса (“мягкого бентоса”) не включали крупных моллюсков – унионид, дрейссенид и вивипарид, их обилие оценивалось отдельно. Видовую идентификацию представителей макрозообентоса проводили с использованием различных определителей [Чекановская, 1962 (Chekanovskaya, 1962); Шилова, 1976 (Shilova, 1976); Определитель..., 1977 (Opredelitel..., 1977); Панкратова, 1970, 1977, 1983 (Pankratova, 1970, 1977, 1983); Кикнадзе и др., 1991 (Kiknadze et al., 1991); серии определителей, выпущенных Зоологическим институтом РАН под редакцией С.Я. Цалолыхина, 1994–2004 (Opredelitel ..., 1994–2004); Timm, 2009].

Таблица 1. Морфометрические характеристики водохранилищ Волжского каскада по работам [Волга и ее жизнь, 1978 (Volga i yeye..., 1978); Эдельштейн, 1998 (Edelstein, 1998); Минеева, 2009 (Mineeva, 2009); Логинов, Гелашвили, 2016 (Loginov, Gelashvily, 2016)]

Table 1. The morphometric characteristics of reservoirs of the Volga cascade [The Volga..., 1978; Edelstein, 1998; Mineeva, 2009; Loginov, Gelashvily, 2016]

Характеристики Characteristics	Водохранилища Reservoirs						
	И I	У U	Р R	Г G	Ч Ch	К K	С S
Годы заполнения Years of filling	1937	1940	1941	1955	1981	1957	1969
Подпор высота плотины, м Height of the dam, m	14	27	18	17	15	15	29
Расстояние от устья Волги, км Distance from the mouth of the Volga, km	2970	2834	2723	2275	1954	1470	1122
Объем водохранилища км ³ , полный Full volume of the reservoir, km ³	1.12	1.24	25.42	8.82	12.60	58.00	12.9
Объем водохранилища км ³ , полезный Useful volume of the reservoir, km ³	0.81	0.80	16.47	2.78	5.70	34.60	1.75
Длина, км Length, km	120	145	250	430	340	510	336
Ширина наибольшая, км Greatest width, km	8	5	56	15	16	27	20
Площадь зеркала, км ² The area of the mirror, km ²	327	249	4550	1591	1080	6150	1831
Коэффициент водообмена год ⁻¹ Water exchange coefficient for year ⁻¹	10.6	10.1	1.9	6.1	20.9	4.2	19.1
Элемент водообмена, км ² /год Element of water exchange, km ² / year							
приток influx	9.2	11	30.1	46.6	109.5	235.7	231.0
атмосферные осадки precipitation	0.2	0.1	2.1	1.0	1.2	2.7	0.8
Глубина максимальная, м Maximum depth, m	19	23	30	22	20	40	32
Глубина средняя, м Average depth, m	3.4	5.0	5.6	5.5	6.1	8.9	7.3
Площадь мелководий глубиной до 2 м, тыс. га Square of shallow water depth up to 2 m, thousand hectares	15.6	8.9	95.0	36.8	–	103.5	33.9

Примечание. Здесь и далее: водохранилища И – Ивановское, У – Угличское, Р – Рыбинское, Г – Горьковское, Ч – Чебоксарское, К – Куйбышевское, С – Саратовское.

Note. Here and further: reservoirs I – Ivankovo, U – Uglich, R – Rybinsk, G – Gorky, Ch – Cheboksary, K – Kuibyshev, S – Saratov.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованные станции различались по глубине и характеру донных отложений. Глубина на станциях сбора проб изменялась в пределах: 2–17 м – в Ивановском водохранилище, 9–22 м – в Угличском, 5–17 м – в Рыбинском, 5–17 м – в Горьковском, 3–25 м – в Чебоксарском, 10–23 м – в Куйбышевском, 8–16 м – в Саратовском. Донные отложения наиболее часто были представлены серым илом и песками различной степени заиленности. В Рыбинском водохранилище, а также водохранилищах Средней и Нижней Волги в качестве донных отложений часто встречался заиленный ракушечник дрейссены.

В составе макрозообентоса волжских водохранилищ обнаружено 123 вида и формы рангом ниже рода: 33 – моллюсков (6 видов брюхогих, 27 – двустворчатых), 2 – нематод, 1 – полихет, 32 – олигохет (23 – тубифицид, 9 – наидид), 4 – пиявок, 15 – ракообразных, 36 – личинок насекомых (4 – ручейников, 32 – двукрылых, из них 29 – хирономид) (табл. 2). Наибольшее число видов макрозообентоса (62) обнаружено в самом крупном из водохранилищ Верхней Волги – Рыбинском. В вышележащих, и значительно меньших по площади Ивановском и Угличском (табл. 1), число выявленных видов было в ~ 2–3 раза меньше. Вниз по каскаду, после Рыбинского водохра-

нилища, наблюдалась тенденция постепенного снижения числа обнаруженных видов макрозообентоса, при этом, наименьшее их количество было отмечено в относящемся к Нижней Волге – Саратовском (табл. 2).

Анализ фаунистического сходства водохранилищ хорошо согласуется с принципами их районирования в пределах водосбора Волги по климатическим областям и подобластям. Большая часть Волжского бассейна, а именно, водохранилища Верхней Волги (Иваньковское, Угличское, Рыбинское, Горьковское) и Средней Волги (Чебоксарское) расположены в Атлантико-континентальной лесной области [Волга ..., 1978 (Volga ..., 1978)]. Куйбышевское и Саратовское водохранилища относятся к Атлантико-континентальной степной области. При этом, Куйбышевское водохранилище принято относить к Средней Волге, а Саратовское – к Нижней. Именно, Саратовское, расположенное дальше всех в южном направлении, наименее сходно по видовому составу с остальными исследованными водохранилищами (см. рисунок). Как и следовало ожидать, наиболее сходны между собой оказались соседние водохранилища, и, чем дальше удалены сравниваемые участки друг от друга, тем меньше между ними фаунистическое сходство. Так максимально высокое – 0.40 сходство видового состава макрозообентоса, оцененное по коэффициенту Жаккара, выявлено для Рыбинского и Горьковского водохранилищ. Высокая – 0.30–0.35 степень сходства установлена для Иваньковского и Угличского, а также, Чебоксарского и Куйбышевского водохранилищ (см. рисунок).

Как видно из таблиц 2 и 3, таксономический состав макрозообентоса исследованных водохранилищ значительно различается и зависит от широтной зональности. Вниз по каскаду водохранилищ в южном направлении происходит постепенная смена фауны: преобладающие по числу видов в Верхней Волге олигохеты, моллюски и личинки хирономид, в Средней и Нижней Волге уступают место, другим группам донного населения. В водохранилищах Верхней Волги – Иваньковском и Угличском макрозообентос был представлен в основном олигохетами и личинками хирономид, из которых наиболее часто встречались *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Chironomus* gr. *plumosus* (табл. 3).

В наиболее богатых видами Рыбинском и Горьковском водохранилищах преобладали три группы донного населения: олигохеты, моллюски и личинки хирономид. При этом, многие виды олигохет, хирономид и моллю-

сков имели в Рыбинском водохранилище наибольшую частоту встречаемости, по сравнению с другими водоемами каскада (табл. 3).

Вниз по каскаду водохранилищ, после Горьковского, значительно уменьшается количество видов моллюсков, олигохет и личинок хирономид, увеличивается – ракообразных. Последние представлены в волжских водохранилищах несколькими отрядами, среди которых по числу видов лидируют отряд Amphipoda и семейство Gammaridae (табл. 3). Большинство из гаммарид (за исключением *Gmelinoides fasciatus*) – каспийские вселенцы, поэтому их наибольшая частота встречаемости отмечена в Нижней Волге (в Саратовском водохранилище). Также вниз по каскаду водохранилищ увеличивается и частота встречаемости другого каспийского вселенца – полихеты *Hypania invalida* (табл. 3).

Каспийская пиявка *Archaeobdella esmonti* имела наибольшую частоту встречаемости в Рыбинском водохранилище, в котором, в настоящее время, находится верхняя граница ее ареала обитания. По-видимому, *A. esmonti*, впервые отмеченная в Рыбинском водохранилище в 2009 г. [Perova, 2012], успешно в нем натурализовалась, найдя для себя подходящие условия обитания, так как эта пиявка предпочитает илистые грунты [Лукин, 1976 (Lukin, 1976)].

В сентябре 2015 г. в Горьковском водохранилище у г. Волгореченск, вероятно, впервые для водоемов бассейна Волги, в биоценозе дрейссенид был обнаружен инвазионный моллюск *Corbicula* cf. *fluminea*. Азиатский моллюск корбикула, наравне с дрейссенидами, является одним из самых агрессивных видов-вселенцев в пресноводных водоемах по всему миру [Morton 1979; Karatayev et al., 2005]. Этот вселенец изначально родом из Юго-Восточной Азии, Африки и Австралии, в 1924 году был обнаружен в Северной Америке [Counts, 1981].

Так как нами была обнаружена ювенильная особь, точное определение до вида по морфологическим характеристикам крайне затруднительно. Корбикула была обнаружена в зоне воздействия подогретых вод Костромской ГРЭС, что свойственно для данного вида, так как в районах с зимними температурами в водоеме ниже 2°C, *C. fluminea* обычно ограничивается районами, подогреваемых водами электростанций [Graney et al., 1980; French, Schloesser, 1996]. В отличие от дрейссенид, это ограничивает северное распределение р. *Corbicula*, нижний предел температуры для которых составляет 0°C. Верхний предел температуры, однако, значительно выше, для *C. fluminea* (37°C), чем для *Dreissena*

polymorpha (33°C). Таким образом, *Corbicula fluminea* может распространиться гораздо дальше к югу, чем *Dreissena polymorpha*. зоопланктона. В связи с тем, что корбикула может

выдерживать соленость 10 – 17‰, высока вероятность появления этого моллюска в дельте р. Волга и Каспийском море.

Таблица 2. Число таксонов макрозообентоса волжских водохранилищ в августе–сентябре 2015 г.

Table 2. The number of macrozoobenthos taxa in the Volga reservoirs in August–September 2015

Таксон Taxa	И I	У U	Р R	Г G	Ч Ch	К K	С S	Всего Total
MOLLUSCA	1	3	18	19	13	8	3	33
Gastropoda	1	1	2	5	2	4	1	6
Bivalvia	0	2	16	14	11	4	2	27
POLYCHAETA	0	0	0	1	1	1	1	1
OLIGOCHAETA	9	13	20	15	14	10	2	32
Naididae	1	2	3	2	5	3	0	9
Tubificidae	8	11	17	13	9	7	2	23
HIRUDINEA	0	1	4	3	2	2	2	4
CRUSTACEA	0	0	1	2	7	5	5	15
INSECTA	9	7	18	16	7	10	3	36
Trichoptera	0	0	0	3	1	0	0	4
Diptera	9	7	18	13	6	10	3	32
Chironomidae	8	6	17	13	6	10	3	29
VARIA	0	1	1	0	0	0	0	2
Виды-вселенцы Invasive species	1	2	7	10	13	13	11	25
Всего видов: Total species:	19	25	62	56	44	36	17	123

Следует отметить необходимость мониторинга распространения данного моллюска в нижележащие южные водохранилища. Наличие плавающей личинки позволяет обнаруживать корбикул в пробах

Для некоторых видов-вселенцев в августе–сентябре 2015 г. в волжских водохранилищах были впервые выявлены новые местообитания. Так в Угличском водохранилище, ниже устья р. Дубна было обнаружено новое поселение моллюска *Lithoglyphus naticoides* с высокими показателями обилия: 0.5 тыс. экз./м² и 41.1 г/м², что свидетельствует о его успешной натурализации в бассейне Верхней Волги. Следует отметить, что впервые в Угличском водохранилище этот моллюск был найден нами в августе 2013 г. у г. Калязин и в устье р. Нерль.

По данным А.В. Яковлевой и др. [2009 (Yakovleva et al., 2009)] *L. naticoides* стал одним из массовых бентосных видов в верховье Куйбышевского водохранилища и обитает фактически во всех типах биотопов. Наибольшие показатели обилия *L. naticoides* зарегистрированы нами в Чебоксарском водохранилище – 2.8 тыс. экз./м² и 83.0 г/м², при частоте встречаемости 69%. Вместе с моллюском *L. naticoides* часто распространяются и ассоциированные с ним паразитические трематоды *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928), *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1898), *Apophallus*

(= *Rossicotrema*) *donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919) [Tyutin et al., 2013].

Также в 2013 г. впервые для волжского бассейна в Рыбинском водохранилище была выявлена олигохета *Quistadrilus multisetosus* [Pryanichnikova et al., 2017]. В августе–сентябре 2015 г. в Рыбинском водохранилище отмечены высокая частота встречаемости – 56% и показатели обилия этого вида: средние – 0.4±0.3 тыс. экз./м²; 0.2±0.1 г/м²; максимальные – 2.4 тыс. экз./м²; 0.7 г/м², свидетельствующие о том, что он полностью натурализовался в этом водоеме. Кроме того, в сентябре 2015 г. *Q. multisetosus* был впервые обнаружен нами в Горьковском водохранилище, у г. Плес, на глубине 11 м. В других водохранилищах волжского каскада этот вид до сих пор не зарегистрирован.

Отмечено увеличение числа инвазионных видов макрозообентоса вниз по каскаду водохранилищ от Верхней Волги к Средней и Нижней (табл. 2). Наименьшее их количество (1) выявлено в самом верхнем – Ивановском водохранилище, наибольшее (13) – в Чебоксарском и Куйбышевском. Такое распределение инвазионных видов по каскаду водохранилищ объясняется тем, что большинство из них каспийского происхождения и только немногие из них (например, дрейссениды) достаточно эвритопны, чтобы расселиться выше Нижней и Средней Волги [Волга ..., 1978 (Volga ..., 1978)].

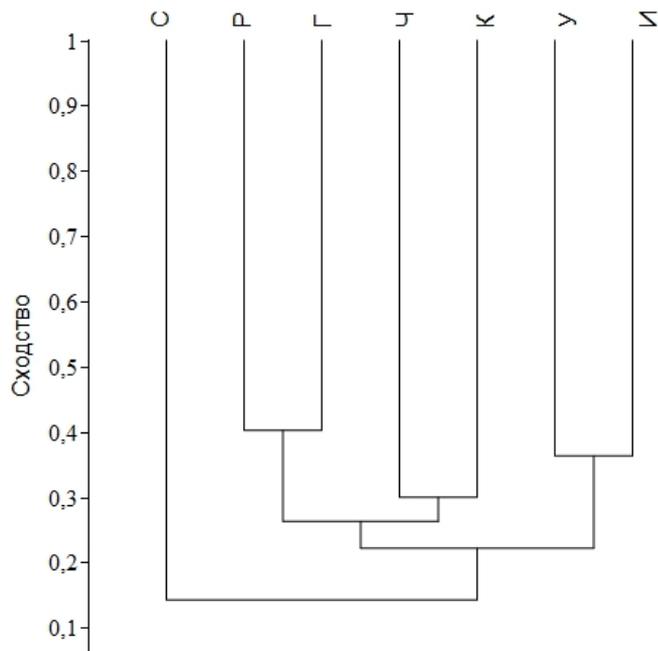


Рисунок. Дендрограмма биоценотического сходства макрозообентоса волжских водохранилищ по индексу Жаккара

Figure. Dendrogram of biocenotic similarity of macrozoobenthos of the Volga reservoirs according to the Zhakkar index.

Бентосные чужеродные виды, становясь компонентами донных биоценозов водохранилищ, существенно изменяют структурно-функциональную организацию водных экосистем, вытесняя местные виды, конкурируя за пищевые ресурсы, изменяя среду обитания для других видов [Яковлева и др., 2009 (Yakovleva et al., 2009)].

Брюхоногие моллюски *Lithoglyphus naticoides* (С. Pfeiffer, 1828) и *Theodoxus astrachanikus* Starobogatov in Starobogatov, Filchakov, Antonova et Pirogov, 1994 – промежуточные хозяева паразитических трематод, расширение ареалов их обитания способствует возникновению новых очагов зараженности рыб и распространению опасных паразитарных заболеваний человека и животных. Ареал обитания *Theodoxus astrachanikus* ограничен Куйбышевским и Саратовским водохранилищами, тогда как эвритопный *Lithoglyphus naticoides* активно распространяется, и к 2015 г. обнаружен в бассейне Верхней Волги.

Особый интерес вызывают данные по распределению в волжских водохранилищах двух видов моллюсков дрейссенид – *Dreissena bugensis* и *D. polymorpha*. Следует подчеркнуть, что в 2015 г. дрейссениды не были обнаружены в глубоководной зоне Ивановского и Угличского водохранилищ, тогда

как в следующем за ними Рыбинском были отмечены оба вида, при этом, частота встречаемости *D. bugensis* была ниже, чем *D. polymorpha*. Вниз по каскаду водохранилищ частота встречаемости бугской дрейссены увеличивалась, а полиморфной – снижалась (табл. 3).

В Средней и Нижней Волге два вида дрейссенид часто встречались в совместных поселениях, при этом наблюдалась тенденция роста их обилия вниз по каскаду, максимум численности и биомассы этих моллюсков отмечен в Саратовском водохранилище (табл. 4). Следует, также, отметить, что вниз по каскаду водохранилищ Средней и Нижней Волги в общей численности дрейссенид снижалась доля *D. polymorpha* и увеличивалась – *D. bugensis* – до 99% в Саратовском (табл. 4).

Данные авторов согласуются с результатами, полученными Е.М. Куриной [2011 (Kurina, 2011)], которая установила, что *D. bugensis* преобладает по численности во всех районах и на всех биотопах Саратовского водохранилища, тогда как обилие полиморфной дрейссены снижается, что свидетельствует о постепенном ее вытеснении дрейссеной бугской.

Таблица 3. Таксономический состав и частота встречаемости (%) макрозообентоса волжских водохранилищ в августе–сентябре 2015 г.

Table 3. Taxonomic composition and frequency of occurrence (%) of macrozoobenthos of the Volga reservoirs in August–September 2015

Таксон Taxa	Водохранилища Reservoirs						
	И I	У U	Р R	Г G	Ч Ch	К K	С S
Nematoda ind.	–	11	–	–	–	–	–
Mermithidae gen. sp.	–	–	19	–	–	–	–
Тип Mollusca							
Класс Gastropoda							
Сем. Bithynidae							
<i>Bithynia tentaculata</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	17	9	–	–
Сем. Lithoglyphidae							
<i>Lithoglyphus naticoides</i> (C. Pfeiffer, 1828)	–	11	–	8	64	8	–
Сем. Neritidae							
<i>Theodoxus astrachanicus</i> Starobogatov in Starobogatov, Filchakov, Antonova et Pirogov, 1994	–	–	–	–	–	8	14
Сем. Valvatidae							
<i>Cincinna depressa</i> (C. Pfeiffer, 1828)	–	–	–	17	–	8	–
<i>C. piscinalis</i> (O.F. Mueller, 1774)	9	–	25	8	–	15	–
Сем. Viviparidae							
<i>Viviparus viviparus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	6	8	–	–	–
Класс Bivalvia							
Сем. Corbiculidae							
<i>Corbicula cf. fluminea</i> (O.F. Mueller, 1774)	–	–	–	8	–	–	–
Сем. Dreissenidae							
<i>Dreissena bugensis</i> (Andrusov, 1897)	–	–	6	17	45	46	57
<i>D. polymorpha</i> (Pallas, 1771)	–	–	19	33	45	23	29
Сем. Euglesidae							
<i>Conventus conventus</i> (Clessin, 1877)	–	–	31	17	9	–	–
<i>Henslowiana conica</i> (Baudon, 1857)	–	–	–	–	18	–	–
<i>H. henslowana</i> (Sheppard, 1823)	–	–	50	17	–	–	–
<i>H. suecica</i> (Clessin in Westerlund, 1873)	–	22	19	17	–	–	–
<i>H. supina</i> (A. Schmidt, 1850)	–	–	6	–	–	–	–
<i>Euglesa casertana</i> (Poli, 1791)	–	–	37	8	–	–	–
<i>E. ponderosa</i> (Stelfox, 1918)	–	–	37	–	–	–	–
<i>E.sp.</i>	–	–	6	8	–	–	–
<i>Pseudeupera subtruncata</i> (Malm, 1853)	–	–	37	17	–	–	–
<i>Cingulioepisidium nitidum</i> (Jenyns, 1832)	–	–	6	–	–	–	–
<i>Costoepisidium crassum</i> (Stelfox, 1918)	–	11	6	8	–	–	–
Сем. Lymnocardiidae							
<i>Adacna colorata</i> (Eichwald, 1829)	–	–	–	–	–	8	–
Сем. Pisidiidae							
<i>Pisidium amnicum</i> (O.F. Mueller, 1774)	–	–	–	8	–	–	–
<i>P. inflatum</i> (Muehlfeld in Porro, 1838)	–	–	–	–	–	–	–
<i>Neopisidium moitessierianum</i> (Paladilhe, 1866)	–	–	–	8	–	–	–
<i>N. torquatum</i> (Stelfox, 1918)	–	–	–	8	–	–	–
<i>N. trigonum</i> (Locard, 1893)	–	–	–	–	9	–	–
<i>Europisidium tenuilineatum</i> (Stelfox, 1918)	–	–	–	–	9	–	–
Сем. Sphaeriidae							
<i>Amesoda draparnaldi</i> (Clessin, 1879)	–	–	–	–	9	–	–
<i>A. solida</i> (Normand, 1844)	–	–	–	–	9	–	–

<i>Nucleocyclus nucleus</i> (Studer, 1820)	–	–	–	8	–	–	–
<i>Parasphaerium nitidum</i> (Clessin in Westerlund, 1877)	–	–	6	–	–	–	–
Сем. Unionidae							
<i>Unio</i> sp.	–	–	–	–	18	–	–
<i>Pseudanodonta complanata</i> (Rossmassler, 1835)	–	–	–	–	9	–	–
Тип Annelida							
Класс Polychaeta							
<i>Hupania invalida</i> (Grube, 1860)	–	–	–	33	36	69	57
Класс Oligochaeta							
Сем. Naididae							
<i>Arcteonais lomondi</i> (Martin, 1907)	–	–	6	–	–	8	–
<i>Dero digitata</i> (O.F. Mueller, 1773)	27	44	18	–	–	8	–
<i>D. obtusa</i> d'Udekem, 1855	–	–	–	–	–	8	–
<i>Nais barbata</i> (O.F. Mueller, 1773)	–	–	–	8	–	–	–
<i>N. communis</i> Piguët, 1906	–	–	6	–	9	–	–
<i>N. elinguis</i> O.F. Mueller, 1773	–	–	–	–	9	–	–
<i>Piguëtiella blanci</i> (Piguët, 1906)	–	–	–	–	9	–	–
<i>Stylaria lacustris</i> (Linnaeus, 1767)	–	–	–	8	9	–	–
<i>Uncinaiis uncinata</i> (Oersted, 1842)	–	11	–	–	9	–	–
Сем. Tubificidae							
<i>Aulodrilus limnobius</i> Bretscher, 1899	–	–	6	–	–	–	–
<i>A. pigueti</i> Kowalevsky, 1914	–	11	–	–	–	–	–
<i>A. pluriseta</i> (Piguët, 1906)	–	–	31	8	–	–	–
<i>Ilyodrilus templetoni</i> (Southern, 1909)	–	22	–	–	–	–	–
<i>Limnodrilus profundicola</i> (Verrill, 1871)	–	–	6	–	–	–	–
<i>L. hoffmeisteri</i> Claparede, 1862	73	89	94	50	36	54	43
<i>L. claparedeanus</i> Ratzel, 1868	45	44	44	25	18	8	–
<i>L. udekemianus</i> Claparede, 1862	–	–	18	–	–	–	–
<i>Potamothrix hammoniensis</i> (Michaelsen, 1901)	45	67	87	33	9	31	–
<i>P. bavaricus</i> (Oschmann, 1913)	9	–	6	–	–	–	–
<i>P. bedoti</i> (Piguët, 1913)	45	56	31	–	–	–	–
<i>P. heuscheri</i> (Bretscher, 1900)	–	–	12	–	–	–	–
<i>P. moldaviensis</i> Vejdovsky et Mrazek, 1902	–	22	44	33	36	23	43
<i>P. vejdovskyi</i> Hrabe, 1941	9	–	18	8	9	–	–
<i>Psammoryctides albicola</i> (Michaelsen, 1901)	–	–	–	8	–	–	–
<i>P. barbatus</i> (Grube, 1861)	–	11	12	25	9	8	–
<i>P. moravicus</i> (Hrabe, 1934)	–	22	–	–	27	8	–
<i>Quistadrilus multisetosus</i> (Smith, 1900)	–	–	56	8	–	–	–
<i>Spirosperma ferox</i> Eisen, 1879	–	–	31	17	–	–	–
<i>Tubifex newaensis</i> (Michaelsen, 1902)	9	22	12	8	9	8	–
<i>T. tubifex</i> (O.F. Mueller, 1773)	27	33	69	17	9	–	–
<i>Stylodrilus heringianus</i> Claparede, 1862	–	–	–	8	–	–	–
Класс Hirudinea							
<i>Haementeria costata</i> (F. Mueller, 1846)	–	–	6	–	–	–	–
Отр. Rhynchobdellida							
Сем. Glossiphoniidae							
<i>Helobdella stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	12	8	–	–	–
Отр. Gnatobdella							
Сем. Herpobdellidae							
<i>Archaeobdella esmonti</i> Grimm, 1876	–	–	50	8	9	8	14
<i>Erpobdella octoculata</i> (Linnaeus, 1758)	–	11	6	33	27	8	14
Тип Arthropoda							
Класс Crustacea							
Отр. Amphipoda							
Сем. Corophiidae							

<i>Chelicorophium curvispinum</i> Sars, 1895	–	–	–	–	18	–	–
<i>Corophium mucronatum</i> Sars, 1895	–	–	–	–	9	–	–
<i>C. sp.</i>	–	–	–	–	9	–	–
Сем. Gammaridae							
<i>Dikerogammarus bispinosus</i> Martynov, 1925	–	–	–	–	–	8	29
<i>D. haemobaphes</i> (Eichwald, 1841)	–	–	–	–	18	8	–
<i>D. fluviatilis</i> Martynov, 1919	–	–	–	–	9	–	–
<i>D. villosus</i> (Sowinskyi, 1894)	–	–	–	–	18	15	29
<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbing, 1899)	–	–	25	33	18	–	–
<i>Pontogammarus abbreviatus</i> (Sars, 1894)	–	–	–	–	–	–	29
<i>P. sarsi</i> (Sowinskyi, 1894)	–	–	–	–	–	–	43
<i>Stenogammarus compressus</i> (Sars, 1894)	–	–	–	–	–	8	–
<i>S. dzjubani</i> Mordukhay-Boltovskoy et Ljakhov, 1972	–	–	–	–	–	–	14
Отр. Cumacea							
Сем. Pseudocumidae							
<i>Pterocuma sowinskyi</i> (Sars, 1894)	–	–	–	–	–	8	–
Отр. Isopoda							
Сем. Asellidae							
<i>Asellus aquaticus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	17	–	–	–
Отр. Mysidacea							
Сем. Mysidae							
<i>Paramysis ullskyi</i> Czerniavskiy, 1882	–	–	–	–	–	–	14
Класс Insecta							
Отр. Trichoptera							
<i>Hydropsyche contubernalis</i> MacLachlan, 1865	–	–	–	8	–	–	–
<i>H. sp.</i>	–	–	–	–	9	–	–
<i>Neureclipsis bimaculata</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	8	–	–	–
<i>Oecetis ochracea</i> (Curtis, 1825)	–	–	–	8	–	–	–
Отр. Diptera							
Сем. Ceratopogonidae							
<i>Sphaeromias pictus</i> (Meigen, 1818)	–	–	6	–	–	–	–
<i>Ceratopogonidae</i> gen. sp.	–	11	–	–	–	–	–
Сем. Chaoboridae							
<i>Chaoborus crystallinus</i> (De Geer, 1776)	9	–	–	–	–	–	–
Сем. Chironomidae							
<i>Procladius choreus</i> (Meigen, 1804)	9	22	50	25	27	8	–
<i>P. ferrugineus</i> (Kieffer, 1919)	18	78	12	8	–	15	–
<i>Procladius</i> sp.	–	–	–	8	–	–	–
<i>Cricotopus</i> gr. <i>bicinctus</i>	–	–	–	–	9	–	–
<i>Chironomus agilis</i> Schobanov et Djomin, 1988	–	–	12	–	–	–	–
<i>Ch. muratensis</i> Ryser, Schol, Wuelker, 1983	–	–	6	–	–	8	–
<i>Ch. nudiventris</i> Ryser, Schol, Wuelker, 1983	–	–	–	–	9	–	–
<i>Ch. plumosus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	6	–	–	–	–
<i>Ch. gr. plumosus</i>	64	100	87	67	18	46	–
<i>Ch. gr. thummi</i>	–	–	–	8	–	8	–
<i>Ch. sp.</i>	9	11	–	–	–	8	–
<i>Cryptochironomus</i> gr. <i>defectus</i>	–	–	31	–	–	–	–
<i>C. obreptans</i> (Walker, 1856)	–	11	44	17	–	–	–
<i>C. redekei</i> Kruseman, 1933	–	–	6	–	–	8	–
<i>C. ussouriensis</i> Goetghebuer, 1933	–	–	12	–	–	–	–
<i>Demicryptochironomus vulneratus</i> (Zetterstedt, 1838)	–	–	6	8	–	–	–
<i>Dicrotendipes nervosus</i> (Staeger, 1839)	–	–	–	17	9	–	–
<i>Fleuria lacustris</i> Kieffer, 1924	18	–	–	–	–	–	–
<i>Glyptotendipes paripes</i> (Edwards, 1929)	–	–	–	8	–	–	–
<i>Harnischia curtilamellata</i> (Malloch, 1915)	–	–	6	8	–	8	29

<i>Microchironomus tener</i> (Kieffer, 1918)	18	22	–	–	–	–	–
<i>Paratendipes albimanus</i> (Meigen, 1818)	–	–	–	–	–	8	–
<i>Polypedilum bicornatum</i> Kieffer, 1921	18	–	–	8	–	–	–
<i>P. gr. nubeculosum</i>	–	–	6	8	18	39	29
<i>P. scalaenum</i> (Schränk, 1803)	–	–	–	8	–	–	14
<i>Potthastia longimana</i> Kieffer, 1922	–	–	6	–	–	–	–
<i>Stictochironomus crassiforceps</i> (Kieffer, 1922)	–	–	31	–	–	–	–
<i>Cladotanytarsus gr. mancus</i>	18	–	12	–	–	–	–
<i>Tanytarsus gr. gregarius</i>	–	–	6	–	–	–	–
Всего видов:	19	25	62	56	44	36	17

Примечание. “–” – представитель не обнаружен.

Note. “–” – the representative was not found.

Количественное обилие макрозообентоса (без учета крупных моллюсков) волжских водохранилищ в 2015 г. значительно различалось и зависело от глубины и характера грунта в местах сбора проб. Средние величины численности и биомассы макрозообентоса были наиболее высоки в Рыбинском водохранилище (табл. 5). Максимальное значение биомассы макрозообентоса – 205 г/м² – было зарегистрировано на русловой станции в бывшем устье р. Молога. При этом 77 % от общей биомассы составляли личинки мотыля и 22% – олигохеты-тубифициды. Следует отметить, что в

2015 г. в Рыбинском водохранилище наблюдался интенсивный рост обилия макрозообентоса: его средняя биомасса (табл. 5) увеличилась более чем в 2 раза по сравнению с 2009 г., когда ее величина на биотопе серых илов русловых участков не превышала 21 г/м² [Perova, 2012]. При этом, рост численности и биомассы произошел за счет полисапробных видов олигохет и личинок мотыля, что может служить косвенным признаком роста эвтрофирования Рыбинского водохранилища.

Таблица 4. Характеристики дрейссенид волжских водохранилищ

Table 4. The characteristics of dreissenids of the Volga reservoirs

Водохранилище Reservoir	Число проб Number of samples	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N% DP</i>	<i>N% DB</i>
Саратовское Saratov	3	12.6±7.0	11.5±7.0	1	99
Куйбышевское Kuibyshev	6	3.4±2.1	2.4±1.2	11	89
Чебоксарское Cheboksary	5	1.8±0.9	3.1±2.0	38	62
Горьковское Gorky	7	1.2±0.7	1.3±0.8	79	21
Рыбинское Rybinsk	2	1.9	2.9	57	43

Примечание. *N* – численность, тыс. экз./м². *B* – биомасса, кг/м², *N%* – доля полиморфной (*DP*) и бугской (*DB*) дрейссены в общей численности дрейссенид. Ошибка среднего арифметического $M \pm SE$ приведена при $n \geq 3$.

Note. *N* – number, thousand ind./m². *B* – biomass, kg/m², *N%* – the proportion of *Dreissena polymorpha* (*DP*) and *D. bugensis* (*DB*) in the total number of dreissenids. The error of the arithmetic mean $M \pm SE$ is given for $n \geq 3$.

В Ивановском и Угличском водохранилищах средние численность и биомасса макрозообентоса были близки по значениям, но при этом были существенно ниже (в ~2.5–4 раза), чем в Рыбинском (табл. 5). Также, как и в Рыбинском, в вышележащих водохранилищах основу биомассы составляли личинки хирономид – 68–75%, с преобладанием мотыля, по численности же лидировали олигохеты – 73–84%. Наибольшее обилие макрозообентоса отмечено на серых илах: в Ивановском водохранилище на ст. Липня, на глубине 17 м – 14.8 тыс. экз./м² и 69.0 г/м²; в Угличском у

г. Калязин, на глубине 12 м – 10.7 тыс. экз./м² и 46.0 г/м². Средняя биомасса макрозообентоса, зарегистрированная в 2015 г. в Угличском водохранилище (табл. 5), была более чем в 2 раза выше, чем по результатам наблюдений ГОСНИОРХ в 2008 г., когда она составляла 8.8 г/м² [Григорьева и др., 2009 (Grigorieva et al., 2009)] Среднее значение биомассы макрозообентоса Ивановского водохранилища находится в пределах ее многолетних колебаний [Экологические ..., 2001 (Ecologicheskies ..., 2001)].

В Горьковском и Чебоксарском средняя численность макрозообентоса была в ~ 5 раз, а средняя биомасса в ~ 2 раза ниже, чем в Рыбинском водохранилище (табл. 5); количественные характеристики макрозообентоса были сходны между собой, однако, структура составляющих его групп, существенно различалась. В Горьковском водохранилище хирономиды и олигохеты преобладали по численности и биомассе, составляя вместе 81 и 74%, соответственно, при этом, по сравнению с вышележащими водохранилищами, значительно возрос вклад в общее количественное обилие других групп донного населения: моллюсков, пиявок, полихет. Наиболее высокое обилие макрозообентоса отмечено в приплотинном участке верхнего бьефа Горьковского водохранилища на глубине 13 м, где донные отложения были представлены серым илом: общая численность макрозообентоса составляла – 15 тыс. экз./м², биомасса – 104.0 г/м². Основу высокого обилия составляли личинки мотыля *Chironomus* gr. *plumosus* и *Chironomus* gr. *thummi*, доля которых составляла 67% от общей численности и 91% от общей биомассы; субдоминантом по численности были олигохеты *Potamothrix hammoniensis*, ~ 27% от общей. На песчаном грунте обилие макрозообентоса было значительно ниже: средние численность и биомасса составляли, соответственно 1.2 тыс. экз./м² и 11.2 г/м². Многолетние наблюдения за состоянием макрозообентоса Горьковского водохранилища выявили наличие межгодовых флуктуаций его обилия. Так, в 2015 г. средняя биомасса макрозообентоса (табл. 5) была близка к величинам, отмеченным в 1995 г. (~25–27 г/м²), но выше, чем зарегистрированная в 2005 г. (~ 5 г/м² в речном участке и ~16 г/м² – в озерном), [Экологические ..., 2001 (Ecologicheskije ..., 2001); Petrova, 2010].

В Чебоксарском водохранилище по численности лидировали ракообразные (34% от общей) и моллюски (27%), доля олигохет (21%) и личинок хирономид (10%) была значительно меньше. По биомассе основу составляли моллюски (70% от общей), что было свя-

зано с высокой частотой встречаемости (64%) и доминированием в сообществах *Lithoglyphus naticoides*. Наиболее высокая численность и биомасса этого моллюска: 2.8 тыс. экз./м² и 83.0 г/м² обнаружена на песке с камнями в биоценозе дрейссенид, на глубине 10 м. По данным разных авторов, биомасса макрозообентоса Чебоксарского водохранилища колеблется в широких пределах (~ 0–256 г/м²), в зависимости от места сбора проб [Баканов, 2005 (Bakanov, 2005); Пухнаревич, Есипёнок, 2014 (Pukhnarevich, Esipenok, 2014); Фролова, Тарбеев, 2017 (Frolova, Tarbeev, 2017)]. Средняя биомасса макрозообентоса, зарегистрированная нами в 2015 г. (табл. 5), была близка по значению, с полученной в 1991 г. – 26.0 г/м², и более чем в 2 раза выше, отмеченной в 2001 г. – 12.0 г/м² [Баканов, 2005 (Bakanov, 2005)].

Макрозообентос Куйбышевского водохранилища характеризовался наиболее низкими значениями средней численности и биомассы, среди всех исследованных волжских водохранилищ (табл. 5). Основную долю от общей численности макрозообентоса составляли полихета *Hypania invalida* – 38%, личинки хирономид – 23% и олигохеты – 21%, по биомассе преобладали моллюски – 42%, полихеты – 22% и хирономиды – 20%. В Куйбышевском водохранилище зарегистрирована наибольшая частота встречаемости – 69% и самое высокое обилие полихеты *H. invalida* – 1.6 тыс. экз./м², 8.4 г/м². Наиболее высокие значения численности и биомассы *H. invalida* были отмечены нами, также, как и другими авторами [Курина, 2015 (Kurina, 2015)], в биоценозе дрейссенид. Как отмечают некоторые авторы, виды-вселенцы стали одним из ведущих факторов структурно-функциональной организации бентосных сообществ Куйбышевского водохранилища и вносят значительный вклад в количественные показатели всего зообентоса [Яковлева и др., 2009 (Yakovleva et al., 2009)]. Средняя биомасса макрозообентоса, полученная нами в 2015 г. сопоставима по величине с данными за 2009 г. – 6.3 г/м² и 2010 г. – 3.7 г/м² [Курина, 2014 (Kurina, 2014)].

Таблица 5. Средние численность (*N*) и биомасса (*B*) макрозообентоса волжских водохранилищ в августе 2015 г.

Table 5. Average abundance (*N*) and biomass (*B*) of macrozoobenthos of the Volga reservoirs in August 2015

Группа Group	<i>N</i> , тыс. экз./м ² <i>N</i> , thousand ind./m ²						
	И I	У U	Р R	Г G	Ч Ch	К K	С S
Хирономиды Chironomides	0.6±0.2	0.9±0.2	2.0±0.5	1.3±0.9	0.3±0.2	0.2±0.1	0.1±<0.1
Олигохеты Oligochaetes	3.4±1.7	2.7±1.0	12.2±4.2	1.1±0.5	0.6±0.3	0.2±0.1	0.2±0.1

Полихеты Polychaetes	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.2±0.1	0.2±0.1	0.3±0.1	<0.1±<0.1
Пиявки Leeches	<0.1±<0.1	<0.1±<0.1	<0.1±<0.1	0.1±<0.1	<0.1±<0.1	<0.1±<0.1	<0.1±<0.1
Моллюски Mollusks	0.0±0.0	0.1±0.1	0.2±0.1	0.2±0.1	0.8±0.4	<0.1±<0.1	<0.1±<0.1
Ракообразные Crustaceans	0.0±0.0	0.0±0.0	0.1±0.1	0.1±0.1	1.0±0.6	<0.1±<0.1	0.6±0.2
Прочие Varia	0.0±0.0	<0.1±<0.1	<0.1±0.00	<0.1±<0.1	<0.1±<0.1	0.0±0.0	<0.1±<0.1
Общая Total	4.0±1.8	3.7±1.2	14.6±4.7	2.9±1.3	2.8±0.7	0.7±0.2	0.9±0.3

$B, \text{г/м}^2$
 $B, \text{g/m}^2$

Группа Group	И I	У U	Р R	Г G	Ч Ch	К K	С S
Хиროномиды Chironomides	15.6±7.2	15.5±5.4	44.0±12.9	14.4±8.9	3.6±3.3	1.2±0.9	0.1±0.1
Олигохеты Oligochaetes	5.0±2.2	2.8±0.8	11.2±3.5	5.4±3.7	1.0±0.7	0.5±0.2	0.3±0.2
Полихеты Polychaetes	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	1.5±0.7	1.4±0.9	1.4±0.7	0.4±0.2
Пиявки Leeches	<0.1±<0.1	<0.1±<0.1	0.4±0.2	1.8±1.0	0.6±0.4	0.2±0.2	1.8±1.8
Моллюски Mollusks	<0.1±0.2	4.6±4.8	2.3±0.6	3.2±1.9	20.5±9.8	2.6±2.3	1.0±1.1
Ракообразные Crustaceans	0.0±0.0	0.0±0.0	0.1±0.1	0.4±0.2	2.2±1.3	0.3±0.2	5.9±3.4
Прочие Varia	0.0±0.0	<0.1±<0.1	<0.1±<0.1	0.1±0.1	<0.1±<0.1	0.0±0.0	0.0±0.0
Общая Total	20.7±9.3	22.9±7.1	58.1±15.8	26.7±9.8	29.3±9.2	6.2±2.4	9.4±6.3

В Саратовском водохранилище обилие макрозообентоса было немного выше, по сравнению с Куйбышевским, но значительно ниже (в 3–16 раз по численности и в 2–6 раз по биомассе), чем в других водохранилищах каскада (табл. 5). Основу численности и биомассы макрозообентоса (62%) в Саратовском водохранилище составляли ракообразные, представленные в основном гаммаридами (табл. 3, 5), за исключением единичной находки у г. Балаково *Paramysis ullskyi* Czerniavskiy 1882, ранее успешно акклиматизированной в водохранилищах Нижней и Средней Волги с целью пополнения кормовой базы рыб [Волга..., 1978 (Volga..., 1978)]. Наиболее высокие значения общей численности и биомассы макрозообентоса (2.2 тыс. экз./м² и 44 г/м²) зарегистрированы в Саратовском водохранилище ниже г. Самары, на песчаном грунте, где глубина составляла 14 м, в биоценозе дрейссенид. Здесь же было отмечено и максимальное обилие *Dreissena bugensis* – 22.0 тыс. экз./м², 21.9 кг/м². На песчаных грунтах, там, где мол-

люски-дрейссениды отсутствовали, макрозообентос был представлен каспийскими амфиподами *Pontogammarus sarsi* и *Pontogammarus abbreviatus*. Их наибольшее обилие отмечено в нижнем бьефе Самарской ГЭС, на глубине 8 м, где общая численность и биомасса двух видов составляла 1.2 тыс. экз./м² и 7.2 г/м² соответственно. Средняя биомасса макрозообентоса Саратовского водохранилища, по данным многолетних наблюдений, не превышает 6–7 г/м², при этом, в 2010 – 2011 гг. около 50% от общей приходилось на долю моллюска *Lithoglyphus naticoides* [Курина, 2014 (Kurina, 2014)].

Как показали результаты многолетних наблюдений, во всех водохранилищах волжского каскада происходят флуктуации общего обилия и соотношения отдельных видов и групп донного населения. Их причины, во многих случаях, не удается установить, так как они зависят от многих факторов [Волга ..., 1978 (Volga ..., 1978); Экологические ..., 2001 (Ecologicheskies ..., 2001); Курина, 2014 (Kurina, 2014); Perova, 2010; Perova, 2012].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итоги исследования макрозообентоса семи водохранилищ волжского каскада в 2015 г., необходимо отметить следующие особенности. Таксономический состав макро-

зообентоса исследованных водохранилищ значительно изменяется вниз по каскаду и зависит от широтной зональности. Наиболее сходны между собой по видовому составу соседние

водохранилища Верхней Волги, относящиеся к Атлантико-континентальной лесной области. Наименее сходно с другими по составу фауны, расположенное значительно южнее, Саратовское водохранилище. В самом крупном водохранилище Верхней Волги – озеровидном Рыбинском наблюдались наибольшие значения видового богатства, численности и биомассы макрозообентоса. Отмечена тенденция снижения этих показателей, вверх и вниз по каскаду, их наименьшие величины выявлены в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах. Вниз по каскаду в сообществах донного населения наблюдалось увеличение роли дрейссенид и преобладание в их поселениях бугской дрейссены.

В структуре сообществ водохранилищ Верхней Волги доминировали олигохеты и личинки хирономид, в Средней Волге увеличивалась роль моллюсков, полихет и ракообразных, в Нижней Волге основную долю мак-

розообентоса составляли гаммариды. Отмечено увеличение числа инвазионных видов в составе макрозообентоса вниз по каскаду водохранилищ от Верхней Волги к Средней и Нижней. Кроме того, в Угличском и Горьковском водохранилищах в 2015 г. были выявлены новые местообитания нескольких видов-вселенцев. Появление, распространение и натурализация некоторых из них не только представляет угрозу для аборигенной фауны, но и может вызвать негативные последствия для всего водоема, в том числе и для здоровья людей. В заключение следует отметить, что постоянно происходящие в экосистемах волжских водохранилищ значительные колебания обилия, видового богатства и разнообразия, а также изменения в структуре донных сообществ, требуют дальнейшего наблюдения и изучения. В связи с этим необходимо продолжение комплексного мониторинга всех компонентов экосистем волжских водохранилищ.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (темы № АААА-А18-118012690106-7 и АААА-А18-118012690105-0).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баканов А.И. Бентос Чебоксарского водохранилища: таксономический состав и обилие // Биология внутренних вод. 2005. № 1. С. 69–78.
- Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Волга-1. Материалы I конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Куйбышев: Кн. изд-во, 1971. 320 с.
- Волга-2. Материалы II конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Борок, 1974. 92 с.
- Григорьева И.Л., Комиссаров А.Б., Федорова Л.П. Химический состав воды и характеристика зоопланктонных и бентосных сообществ водоемов Верхней Волги // Материалы V Поволжской гидроэкологической конф. Казань. Казанский ун-т., 2009. С. 35–36.
- Жадин В.И. Моллюски пресных вод СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Вып. 46. 376 с.
- Кикнадзе И.И., Шилова А.И., Керкис И.Е., Шобанов Н.А., Зеленцов Н.И., Гребенюк Л.П., Истомина А.Г., Прасолов В.А. Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini. Атлас. Новосибирск: Наука, Сиб. Отд-ние. 1991. 115 с.
- Курина Е.М. Оценка распределения видов-вселенцев в Саратовском водохранилище в 2006-2009 гг. // Вестник Волжского университета имени В.Н. Татищева. 2011. № 11. С. 57–63.
- Курина Е.М. Чужеродные виды донных сообществ Куйбышевского и Саратовского водохранилища: состав, распространение и биология массовых видов. Диссер. канд. биол. наук. Астрахань, 2014. 230 с.
- Курина Е.М. Чужеродные виды донных сообществ Куйбышевского водохранилища и его притоков: структурные показатели и особенности распространения // Изв. Самарского научного центра РАН. 2015. Т. 17. № 4 (5). С. 925–933.
- Логинов В. В., Гелашвили Д. Б. Вред водным биологическим ресурсам водохранилищ Волжско-Камского каскада от воздействия гидроэлектростанций // Принципы экологии. 2016. № 4. С. 4–25.
- Лукин Е.И. Пиявки // Фауна СССР. Л.: Наука, 1976. Т. 1. 484 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Зообентос и другие беспозвоночные, связанные с субстратом // Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. С.182–202.
- Минеева Н.М. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги. Ярославль: Принтхаус, 2009. 279 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. 1977. Л.: Гидрометеиздат, 511 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий: в 6 т. СПб.: Наука, 1994–2004.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейств Podonominae и Tanypodinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae) // Определитель по фауне СССР. Л.: Наука, 1977. 154 с.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae) // Определитель по фауне СССР. Л.: Наука, 1983. 295 с.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthocladiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae) // Определитель по фауне СССР. Л.: Наука, 1970. 344 с.

- Пухнарович Д.А., Есипёнок А.Ю. Таксономический состав и структурные характеристики зообентоса Чебоксарского водохранилища // Вестник Нижегородского ун-та им. Н.И. Лобачевского. 2014. №4(1). С. 233–240.
- Фролова Е.А., Тарбеев М.Л. Макрозообентос Чебоксарского водохранилища // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича 2017, № 18. С. 236–243.
- Чекановская О.В. Водные малощетинковые черви фауны СССР. М.-Л.: АН СССР, 1962. 411 с.
- Шилова А.И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л.: Наука, 1976. 252 с.
- Эдельштейн К.К. Водохранилища России: экологические проблемы, пути их решения. М.: ГЕОС, 1998. 277 с.
- Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А., Сабиров Р.М. Бентосные вселенцы и их распределение в верхней части Куйбышевского водохранилища // Ученые записки КГУ. 2009. № 151. Кн. 2. С. 231–243.
- Counts C.L. *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Sphaeriacea) in British Columbia // Nautilus. 1981. V. 95. P. 12–13.
- French J.R.P., Schloesser D.W. Distribution and winter survival health of Asian clams, *Corbicula fluminea*, in the St. Clair River, Michigan // J. Freshwat. Ecology. 1996. Vol. 11. P. 183–192.
- Graney R.L., Cherry D.S., Rodgers J.H., Cairns J. The influence of thermal discharges and substrate composition on the population-structure and distribution of the Asiatic clam, *Corbicula fluminea* in the New River, Virginia // Nautilus. 1980. Vol. 94. P. 130–135.
- Karatayev, A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Contrasting distribution and impacts of two freshwater exotic suspension feeders, *Dreissena polymorpha* and *Corbicula fluminea* // The Comparative Roles of Suspension Feeders Ecosystems. NATO Science Series: IV – Earth and Environmental Sciences. Springer. 2005. P. 239–262.
- Perova S. N. Structure of macrozoobenthos in the Gorky Reservoir at the beginning of XXI century // Inland Water Biology. 2010. T. 3. № 2. P. 142–148. DOI: 10.1134/S1995082910020069.
- Perova S.N. Taxonomic composition and abundance of macrozoobenthos in the Rybinsk Reservoir at the beginning of the 21st century // Inland Water Biology. 2012. V. 5. № 2. P. 199–207. DOI: 10.1134/S1995082912020125.
- Pryanichnikova E.G., Perova S.N., Semernoy V.P. First finding of *Quistadrilus multisetosus* (Smith, 1900) (Oligochaeta: Tubificidae) in the Rybinsk Reservoir // Inland Water Biology. 2017. T. 10. № 3. С. 328–330. DOI: 10.1134/S1995082917030130.
- Timm T. A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe // Lauterbornia. 2009. Vol. 66. 235 p.
- Tyutin A.V., Verbitsky V.B., Verbitskaya T.I., Medyantseva E.N. Parasites of alien aquatic animals in the Upper Volga basin // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. Vol. 4. № 1. P. 54–59. DOI: 10.1134/S2075111713010098.

REFERENCES

- Bakanov A.I. 2005. Bentos Cheboksarskogo vodokhranilishcha: taksonomicheskiy sostav i obilnye [Benthos of the Cheboksary reservoir: taxonomic composition and abundance] // Biol. vnutr. vod. № 1. S. 69–78. [In Russian]
- Chekanovskaya O.V. 1962. Vodnyye maloshchetinkovye chervi fauny SSSR [Aquatic small worm fauna of the USSR]. М.-Л.: Academy Sciences of the USSR. 411 s. [In Russian]
- Counts C.L. 1981. *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Sphaeriacea) in British Columbia // Nautilus. Vol. 95. P. 12–13.
- Edelstein K.K. 1998. Vodokhranilishcha Rossii: ekologicheskiye problemy, puti ikh resheniya [Reservoirs of Russia: environmental problems and their solutions]. Moscow: GEOS. 277 s. [In Russian]
- Ekologicheskiye problemy Verkhney Volgi [Ecological Problems of the Upper Volga]. 2001. Yaroslavl: Yarosl. Gos. Tech. Univ. 427 s. [In Russian]
- French J.R.P., Schloesser D.W. 1996. Distribution and winter survival health of Asian clams, *Corbicula fluminea*, in the St. Clair River, Michigan // J. Freshwat. Ecology. Vol. 11. P. 183–192.
- Frolova E.A., Tarbееv M.L. 2017. Makrozoobentos Cheboksarskogo vodokhranilishcha [Macrozoobenthos of the Cheboksary Reservoir] // Trudy Mordovskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika imeni P.G. Smidovicha. № 18. S. 236–243. [In Russian]
- Graney R.L., Cherry D.S., Rodgers J.H., Cairns J. 1980. The influence of thermal discharges and substrate composition on the population-structure and distribution of the Asiatic clam, *Corbicula fluminea* in the New River, Virginia // Nautilus. Vol. 94. P. 130–135.
- Grigorieva I.L., Komissarov A.B., Fedorova L.P. 2009. Khimicheskiy sostav vody i kharakteristika zooplanktonnykh i bentosnykh soobshchestv vodoyemov Verkhney Volgi [The chemical composition of water and the characteristics of zooplankton and benthic communities in the reservoirs of the Upper Volga] // Materialy V Povolzhskoy Hydroecologicheskoy Conf. Kazan. Kazan University. S. 35–36. [In Russian]
- Karatayev, A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. 2005. Contrasting distribution and impacts of two freshwater exotic suspension feeders, *Dreissena polymorpha* and *Corbicula fluminea* // The Comparative Roles of Suspension Feeders Ecosystems. NATO Science Series: IV. Earth and Environmental Sciences. Springer. P. 239–262.
- Kiknadze I.I., Shilova A.I., Kerkis I.E., Shobanov N.A., Zelentsov N.I., Grebenyuk L.P., Istomina A.G., Prasolov V.A. 1991. Kariotipy i morfologiya lichinok triby Chironomini. Atlas [Karyotypes and morphology of the larvae of the tribe Chironomini. Atlas.] Novosibirsk: Nauka. Sib. Otd-niye. 115 s. [In Russian]
- Kurina E.M. 2011. Otsenka raspredeleniya vidov-vselentsev v Saratovskom vodokhranilishche v 2006-2009 gg. [Assessment of allocation of the invading species in the Saratov reservoir in 2006-2009] // Vestnik Volzhskogo universiteta imeni V.N. Tatishcheva. № 11. S. 57–63. [In Russian]

- Kurina E.M. 2014. Chuzherodnyye vidy donnykh soobshchestv Kuybyshevskogo i Saratovskogo vodokhranilishcha: sostav, rasprostraneniye-neniye i biologiya massovykh vidov [Alien species of the bottom communities of the Kuibyshev and Saratov reservoirs: composition, distribution and biology of mass species]. Diss. Cand. Biol. nauk. Astrakhan. 230 s. [In Russian]
- Kurina E.M. 2015. Chuzherodnyye vidy donnykh soobshchestv Kuybyshevskogo vodokhranilishcha i ego pritokov: strukturnyye pokazateli i osobennosti rasprostraneniya [Alien species of the bottom communities of the Kuibyshev reservoir and its tributaries: structural indicators and propagation characteristics] // Izv. Samar. Nauch. Tsentra, Ross. Akad. Nauk. Vol. 17. №. 4 (5). S. 925–933. [In Russian]
- Loginov V.V., Gelashvili D.B. 2016. Vred vodnym biologicheskim resursam vodokhranilishch Volzhsko-Kamskogo kaskada ot vozdeystviya gidro-elektrostantsiy [Harm to the water biological resources of the reservoirs of the Volga-Kama cascade from the impact of hydroelectric power stations] // Printsipy ekologii. № 4. S. 4–25. [In Russian]
- Lukin E.I. 1976. Piyavki [Leeches] // Fauna SSSR. L.: Nauka, Vol. 1. 484 s. [In Russian]
- Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoyemov [Technique of studying of biogeocenoses of internal reservoirs]. 1975. M.: Nauka. 240 s. [In Russian]
- Mineeva N.M. 2009. Pervichnaya produktsiya planktona v vodokhranilishchakh Volgi [Plankton primary production in the Volga River reservoirs]. Yaroslavl: Print House. 279 s. [In Russian]
- Mordukhai-Boltovskoy F.D. 1978. Zoobentos i drugiye bespozvonochnyye, svyazannyye s substratom [Zoobenthos and other invertebrates associated with the substrate] // Volga i ee zhizn. L.: Nauka. S. 182–202. [In Russian]
- Opredelitel presnovodnykh bespozvonochnykh Evropeyskoy chasti SSSR [Key to freshwater invertebrates of the European part of the USSR]. 1977. L.: Gidrometeoizdat. 511 s. [In Russian]
- Opredelitel presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredelnykh territoriy [Key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories]. 1994–2004. SPb.: Nauka. [In Russian]
- Pankratova V.Ya. 1970. Lichinki i kukolki komarov podsemeystva Orthocladiinae fauny SSSR (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae) [Larvae and pupae of mosquitoes of the subfamily Orthocladiinae of the USSR fauna (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae)] // Opredelitel po faune SSSR. L.: Nauka. 344 s. [In Russian]
- Pankratova V.Ya. 1977. Lichinki i kukolki komarov podsemeystv Podonominae i Tanypodinae fauny SSSR (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae) [Larvae and pupae of mosquitoes of subfamilies Podonominae and Tanypodinae of USSR fauna (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae)] // Opredelitel po faune SSSR. L.: Nauka. 154 s. [In Russian]
- Pankratova V.Ya. 1983. Lichinki i kukolki komarov podsemeystva Chironominae fauny SSSR (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae) [Larvae and pupae of mosquitoes of the subfamily Chironominae of the USSR fauna (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae)] // Opredelitel po faune SSSR. L.: Nauka. 295 s. [In Russian]
- Perova S.N. 2010. Structure of macrozoobenthos in the Gorky Reservoir at the beginning of XXI century // Inland Water Biology. 2010. T. 3. №. 2. P. 142–148. DOI: 10.1134/S1995082910020069.
- Perova S.N. Taxonomic composition and abundance of macrozoobenthos in the Rybinsk Reservoir at the beginning of the 21st century // Inland Water Biology. 2012. V. 5. № 2. P. 199–207. DOI: 10.1134/S1995082912020125.
- Pryanichnikova E.G., Perova S.N., Semernoy V.P. First finding of *Quistadrilus multisetosus* (Smith, 1900) (Oligochaeta: Tubificidae) in the Rybinsk Reservoir // Inland Water Biology. 2017. T. 10. №. 3. C. 328–330. DOI: 10.1134/S1995082917030130.
- Pukhnarevich D.A., Esipenok A.Yu. 2014. Taksonomicheskiy sostav i strukturnyye kharakteristiki zoobentosa Cheboksarskogo vodokhranilishcha [The taxonomic composition and structural characteristics of the zoobenthos of the Cheboksary reservoir] // Vestnik Nizhegorodskogo universiteta imeni N.I. Lobachevskogo. № 4 (1). Nizhny Novgorod. S. 233–240. [In Russian]
- Shilova A.I. 1976. Khironomidy Rybinskogo vodokhranilishcha [Chironomids of the Rybinsk Reservoir] L.: Nauka. 252 s. [In Russian]
- Timm T. 2009. A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe // Lauterbornia. Vol. 66. 235 p.
- Tyutin A.V., Verbitsky V.B., Verbitskaya T.I., Medyantseva E.N. 2013. Parasites of alien aquatic animals in the Upper Volga basin // Russian Journal of Biological Invasions. Vol. 4. №. 1. P. 54–59.
- Volga i ee zhizn [The Volga and its life]. 1978. L.: Nauka. 348 s. [In Russian]
- Volga-1. Materialy I konf. po izucheniyu vodoyemov basseyna Volgi [Volga-1. Materials of I conf. on the study of reservoirs of the basin of the Volga]. 1971. Kuybyshev: Kn. Izd-vo. 320 s. [In Russian]
- Volga-2. Materialy II konf. po izucheniyu vodoyemov basseyna Volgi [Volga-2. Materials II conf. On the study of reservoirs of the basin of the Volga]. 1974. Borok. 92 s. [In Russian]
- Yakovleva A.V., Yakovlev V.A., Sabirov R.M. 2009. Bentosnye vselesntsy i ikh raspredeleniye v verkhney chasti Kuybyshevskogo vodokhranilishcha [Benthic invaders and their distribution in the upper part of the Kuibyshev reservoir] // Uchenye zapiski KGU. № 151. Book 2. P. 231–243. [In Russian]
- Zhadin V.I. 1952. Mollyuski presnykh vod SSSR [Mollusks of fresh water of the USSR]. M. – L.: Izd-vo AN SSSR. Vol. 46. 376 s. [In Russian]

TAXONOMIC COMPOSITION AND ABUNDANCE OF MACROZOOBENTOS IN THE VOLGA CASCADE RESERVOIRS

S. N. Perova¹, E. G. Pryanichnikova¹, N. N. Zhgareva¹, A. A. Zubishina²

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
152742 Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, e-mail: perova@ibiw.yaroslavl.ru*
²*Yaroslavl State University. P.G. Demidova, 150003, Yaroslavl, Sovetskaya street, 14*

The study on the macrozoobenthos of seven reservoirs of the Volga River cascade performed in August to September 2015 revealed 123 species and the forms of below genus rank. The following invertebrate groups were recorded: 33 mollusks; 32, oligochaetes; 4, leeches; 2, nematodes; 1, polychaetes; 15, crustaceans; 36, insect larvae (including 29 chironomids). The highest values of species diversity, number and biomass were registered in the largest, lacustrine-type Rybinsk Reservoir. A trend towards decrease in these parameters both upstream and downstream of the cascade of reservoirs was noted with the minimal values recorded in the Kuibyshev and Saratov Reservoir. In the structure of the bottom communities of reservoirs of the Upper Volga prevailed oligochaetes and larvae of chironomids, in the Middle Volga increased the role of mollusks, polychaetes and crustaceans, in the Lower Volga in the macrozoobenthos were dominated by gammarides. In the downstream direction in the bottom communities, the role of dreissenids increases at dominance of quagga mussel. The trend of increase in the number of invasive species in the macrozoobenthos down the cascade of reservoirs on the Upper Volga to the Middle and Lower were revealed. New habitats of alien species were found in the Uglich and Gorki reservoirs.

Keywords: the Volga reservoirs' cascade, macrozoobenthos, species richness, number, biomass, dreissenids, alien species

ALIEN SPECIES OF FISH IN THE LITTORAL OF VOLGA AND KAMA RESERVOIRS (RESULTS OF COMPLEX EXPEDITIONS OF IBIW RAS IN 2005–2017)

**D. P. Karabanov, D. D. Pavlov, M. I. Bazarov, E. A. Borovikova, Yu. V. Gerasimov,
Yu. V. Kodukhova, A. K. Smirnov, I. A. Stolbunov**

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia e-mail:
dk@ibiw.yaroslavl.ru*

The paper provides information on alien species of fish caught in the coastal waters of the Volga and Kama river reservoirs. The material was collected during complex ship expeditions of the IBIW RAS in 2005–2017. We have identified habitats and estimated the relative abundance of mass alien species of the Volga-Kama region.

Keywords: fish, alien species, reservoir, Volga, Kama, biological invasions.

DOI: 10.24411/0320-3557-2018-1-0013

INTRODUCTION

The problem of the penetration and naturalization of living organisms beyond their historical ranges has not lost its relevance for more than half a century. Human activity plays a significant role in this process. The ever-increasing anthropogenic transformation of the natural environment, combined with global climatic changes, which have intensified since the last decades of the 20th century, have accelerated the transformation of many plant and animal species' ranges. Man not only conducts mass acclimatization of specific species (cultivation of potatoes, aquaculture of salmonids), but also causes accidental introductions (transfer of invertebrates with ballast water, accidental introductions of fish during the acclimatization of aquaculture objects). The conditions of hydrobionts' habitat change as a result of human activities, providing a possibility for an increase of some species' ranges (resulting, for example, in the expansion of the Ponto-Caspian sprat after the construction of reservoirs cascade on Volga).

A quarter of a century ago, in 1992, an international "Convention on Biological Diversity" (CBD), ratified by the Russian Federation in 1995, was signed in Rio de Janeiro. In accordance with paragraph 8 (h) of the CBD, the participating countries are obliged "to prevent introductions, control or destroy those alien species that threaten ecosystems, habitats or species". In the development of these decisions, the "6th Conference of the Parties to the CBD (Decision VI / 23, 2002, The Hague) approved the" Guidelines for the Prevention of Introduction and Reduction of the Impacts of Alien Species that Threaten Ecosystems, Habitats or Species ". No less attention is paid to the alien species in the "Strategic Plan 2011–2020" of the CBD (Decision X / 2, 2010, Nagoya) and was considered by a separate item at the 12th Conference of the Parties to the CBD (Decision XII / 16, 2014, Pyeongchang). The consistent fulfillment of Russia's obligations under the CBD is reflected in the successively implemented "National Strategy and Action Plan for the Conserva-

tion of Biological Diversity" (Moscow, RF Ministry of Natural Resources, 2002), where the problem of biological invasions is among the main ones. All these approaches are assigned in the "Environmental Doctrine of the Russian Federation", approved by the RF Government Decree No. 1225-p (2002). As noted in the Fifth National Report "Biodiversity Conservation in the Russian Federation 2014" (Moscow, MNR RF, 2015), the intensity of invasions of alien species of plants and animals in terrestrial and marine ecosystems continues to grow, and one of the main current and promising threats to biological diversity of Russia are invasions of alien species (access to all CBD documents is available at <http://www.cbd.int/>).

Thus, the determination and timely detection of new species beyond their historical ranges, pathways and vectors of biological invasions is important both theoretically and practically. The creation of a system of reservoirs in the largest European rivers led to a significant transformation of native communities and the formation of conditions favorable for the expansion of the range of different species of hydrobionts. Of course, the study that we conducted can not be considered comprehensive, and the listed species list reflects only the mass alien species that live in the Volga and Kama littoral. At the same time, even according to the presented data, it is possible to trace some regularities in the transformation of local fish communities in the result of alien species introduction, and also to suggest the ways and causes that contributed to the successful expansion of the range of some fish species.

This publication is a continuation and development of work on the inventory of alien species of fish and their role in the ichthyofauna of the Volga reservoirs associated with the scientific activity of Valentina Ivanovna Kiyashko (IBIW RAS), many of which, unfortunately, failed to be realized due to the sudden death of this distinguished researcher.

MATERIAL AND METHODS

Alien fish species were caught during the annual complex biological expeditions of the IBIW RAS on RV "Akademik Topchiev" in the summer field seasons from 2005 to 2017. The sampling stations were chosen based on the coastal conditions: the presence of shallow water with beds of aquatic vegetation and, if possible, the absence of strong currents. The network of stations was formed with the maximum coverage of the entire water area of each reservoir. The main fishing gear were: beach seine with a size of 10x1.5 m, 4 mm mesh in the cod-end and wings; beach seine with dimensions of 25x1.7 m, 10 mm mesh in wings, 5 mm in the cod-end; square fish lift net with 1.5 m side, 4 mm mesh and ichthyological scoop-net with 4 mm mesh. In total, 276 hauls were performed at 89 stations, not less than 3 passes on each with a distance of 30–50 m and maximum opening of the fishing gear. If

A total of 124 to 140 fish species inhabit the waterbodies of the studied basin (according to various systematic reports). This variation is mainly conditioned by the continuing process of ever-lasting review of the taxonomic status of many species and subspecies rather than the actual state of affairs [Mina et al., 2006]. However, even in the case of conservative approach in our littoral catches, the share of alien species in the reservoirs of the Volga ranges from 8% to 32%. For Kama reservoirs, the proportion of alien species is much less – from 2 to 16% (table). Thus, invasive fish are a stable (though often small) component of coastal communities. The fish population of the Volga-Kama region is based on the representatives of the Ponto-Caspian freshwater and boreal plain ichthyofauna. Alien fishes originate mainly from the Ponto-Caspian marine faunistic complex. The most well-represented here – family Gobiidae, from which we found six representatives. It should also be noted that the pelagic area of virtually all water reservoirs is dominated by another Ponto-Caspian "southern invader" – the common kilka [Karabanov, 2013a (Karabanov, 2013a)]. For northern reservoirs, the "northern invader", representative of the Arctic freshwater faunal complex, the European vendace (Borovikova, 2009), is a permanent component of the pelagic community. Undoubtedly, mass alien fish species have their adaptations that have ensured the success of the introduction, so it is worthwhile to consider the features of the biology of each individual species, separately.

Class: Actinopterygii.

Order: Perciformes.

Family: Gobiidae Cuvier, 1816.

possible, the catch was analyzed at the site of fishing. The map of sampling stations is shown in Figure 1. The species of fish and their size and weight characteristics were determined according to the traditional method (Pravdin, 1966). Most of the catch was released back into the reservoir with minimal damage. Thus, more than 19 thousand fish were collected. Alien species were totally fixed in 95% ethanol for further laboratory study. The species were identified using the following keys [Koblitzkaya, 1981; Atlas presnovodnykh ..., 2003a, b; Kottelat, Freyhof, 2007]. Due to significant changes in the taxonomy of fish, the classification and Latin names here and below are not presented in the original author's writing, but according to the latest edition of the FishBase database [Froese, Pauly, 2017], macrosystematics according to the latest edition of "Fishes of the World" [Nelson et al., 2016].

RESULTS

Gobiids is the most well-represented fish family among European invasive fishes. Systematics of gobiids is extremely intricate and validity of some taxa, even when proven using methods of DNA analysis, requires further studying [Nielson, Stepien, 2009; Sorokin et al., 2011]. We found six invasive representatives from this family in the Volga's basin and only two in the Kama's basin.

Ponticola gorlap (Iljin, 1949) – Caspian bighead goby.

Previously known as *Neogobius iljini* Vasil'eva and Vasil'ev, 1996. According to the latest revision this taxon has been identified as a younger synonym and *P. gorlap* is the accepted valid name [Neilson, Stepien, 2009]. This is the largest of gobiids settling in the Volga's basin. This species was present in our catches from the Lower Volga up to the Kuybyshev reservoir. The donor region of this fish is probably located in the Lower Volga and its delta as well as in the brackish area of the Caspian Sea. According to literature, Caspian bighead goby penetrated into the Volgograd reservoir in 1970's (Gavlina, 1977), a decade later – Saratov reservoir (Kozlovskaya, 1997), its expansion in the Kuybyshev reservoir continues [Galanin, 2012]. It is locally present in the Cheboksary reservoir, single specimens were found in the Gorky reservoir (Klevakin et al., 2005). Findings of this species in the Upper Volga reservoirs in 1990's (Ekologicheskie problemy ..., 2001) requires additional verification (Atlas presnovodnykh ..., 2003b). There are data [Skomorokhov, 2016] indicating a population of this species in the Moskva River. We did not find it in the Kama reservoirs; however, the probability of its expansion in this direction is very high.

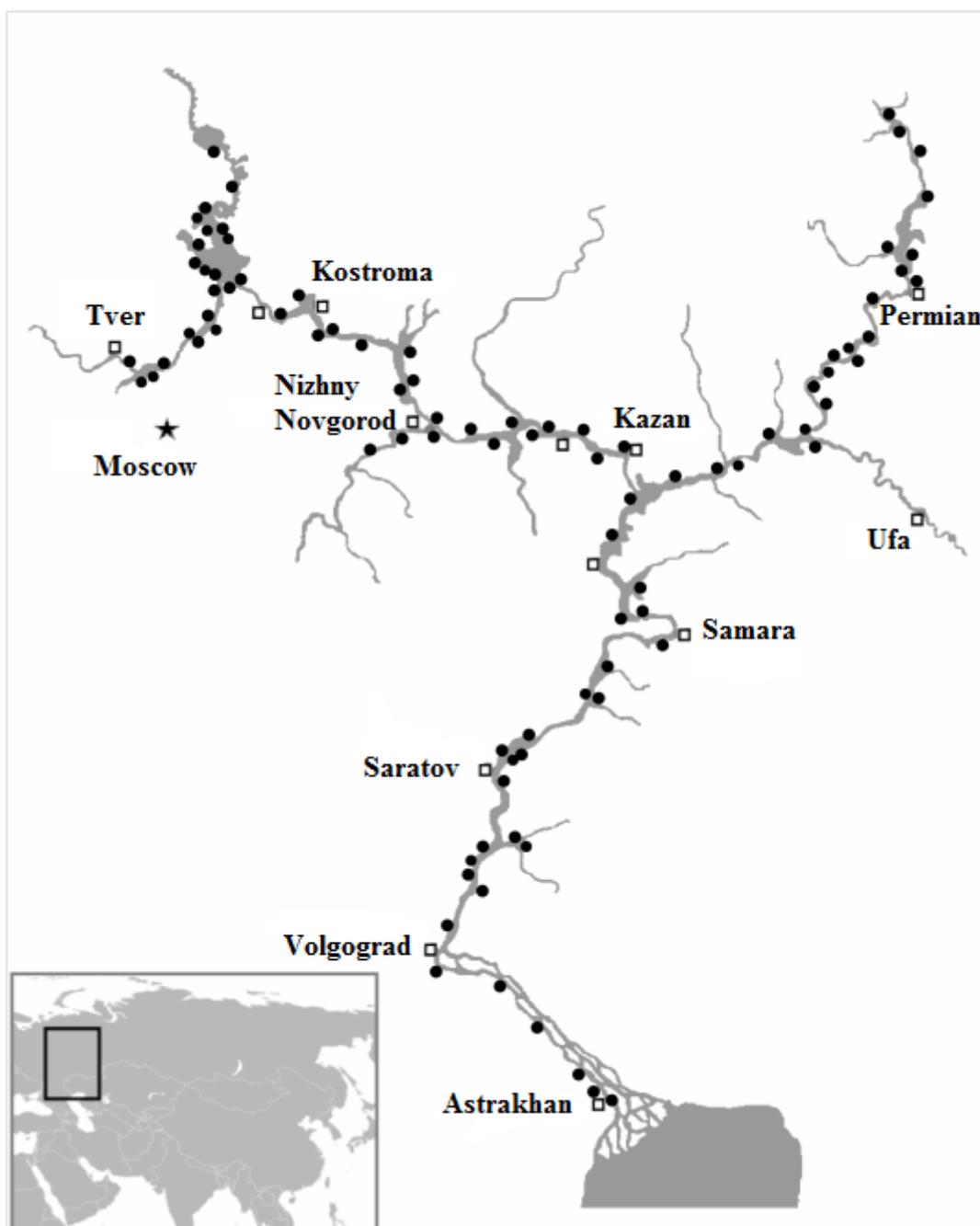


Figure 1. Sampling sites in the Volga-Kama region (2005–2017).

Ponticola syrman (Nordmann, 1840) – Syrman goby.

Previously included in the *Neogobius* genus as a separate Caspian subspecies *N. syrman eurystomus* (Atlas presnovodnykh..., 2003b). Extensive phylogenetic study [Neilson, Stepien, 2009] substantiated the isolation of a separate genus *Ponticola* and Syrman goby was considered a representative of this genus. After the return of the systematics of Caspian gobies to dichotomous keys, based on the topology of seismosensory system channels, identified by B.S. Ilin at the beginning of the 20th century and a thorough revision of all Caspian gobies (Opredelitel ryb ..., 2013) the modern name *P. syrman* was proposed.

In our catches, Syrman goby is found only on the Lower Volga in the region of Astrakhan. Further studies are required to consider this species as invasive in the Lower Volga. It is known that Syrman goby does not venture upstream of the estuary zones [Freyhof, 2011] and its distribution is limited to the Volga's delta (Opredelitel ryb..., 2013). Finding of Syrman goby in Astrakhan may be explained by their self-dispersion from the Volga's delta or accidental introduction with ballast waters of marine vessels. It is possible that Syrman goby has formed a local population in Astrakhan area as one of the caught individuals was adult female and another – juvenile underyearling.

Neogobius melanostomus (Pallas, 1814) – round goby.

One of the most widespread invasive species. The origin of the Volga populations can be related both to self-dispersion from the Lower Volga (Gavlena, 1970) and to accidental introductions from the Don delta as a result of acclimatization events (Tsyplakov 1974). At the moment, this species has successfully invaded all reservoirs of Volga [Karabanov et al., 2014]. As for Kama River, round goby was found up to the headwaters of the Votkinsk water reservoir.

The success of the invasion of this alien is due, *inter alia*, to its extraordinary eurybionticity. Round goby can live, reproduce and develop in a wide range of water temperature, oxygen concentration, hydrochemical composition, has a wide feeding spectrum, and is also able to maintain the population size due to early maturation, oogenesis features and high spawning efficiency. At the same time, we should not exclude the essential role of navigation in the distribution of this species. In addition to transporting fish with ballast water and transportation with building materials (sand, gravel), passive transfer of eggs glued to fouling on the bottom of vessels is also possible, which is facilitated by the morphophysiological features of embryogenesis of the round goby (Moskalkova, 1997). All these adaptations determine the possibility of large scale dispersal of round goby in the reservoirs, and the limiting factor is likely to be only the presence of suitable stony-sandy bottoms [Stolbunov et al., 2013].

Neogobius fluviatilis (Pallas, 1814) – monkey goby.

The historical range consists of rivers and brackish areas of the Azov, Caspian and Black seas basins. After dam construction, this species began to expand up the Volga (Caspian populations were likely to be donors). Since the 1970's was found in the ichthyofauna of Volgograd, in 1980's – in the Saratov reservoirs [Evlanov et al., 1998]. At the beginning of the 21st century it appeared in the Kuibyshev reservoir, also there are data on single finds in the Cheboksary reservoir [Klevakin et al., 2005 (Klevakin et al., 2005)]. According to our catches, the monkey goby is often found in the reservoirs of the Lower Volga. The northernmost catch of a single specimen was made in the upper part of the Kamsky reach of the Kuibyshev water reservoir. This species is probably more widely represented in the reservoirs of the Volga-Kama cascade, but this information requires verification [Shakirova, 2015].

Proterorhinus sp. – tubenose gobies.

The characteristic features of this genus are the following: the anterior nasal cavities are ex-

tended into cirriform tubules hanging downward over the upper lip; gill covers are bare, except for their upper part; the bases of the pectoral fins and the back of the throat are covered with cycloid scales [Atlas presnovodnykh ..., 2003b]. The taxonomy of these gobies is also extremely complicated. Different authors indicate the belonging of the Volga tubenose gobies to the species *Pr. cf. semipellucidus* [Neilson, Stepien, 2009], *Pr. nasalis* [Sorokin et al., 2011], *Pr. marmoratus* sensu lato [Galanin, 2012], *Pr. semilunaris* [Slynko et al., 2013]. The issue of the donor region and the taxonomic belonging of tubenose gobies of the Volga-Kama basin, undoubtedly, requires a separate study [Opredelitel ryb ..., 2013].

Stump-necked gobies, as well as the gobies-rounds are the most common invaders of the Volga. This species was first discovered in the 1980's in the Saratov Reservoir [Evlanov et al., 1998 (Evlanov et al., 1998)]. Later, probably because of their small size, these gobies have quietly settled in all reservoirs of the Volga, and also creating a population in the Moscow River [Sokolov, Tsepkin, 2000]; Klevakin et al., 2005; Ryby Rybinskogo ..., 2015]. According to our catches, the tubenose goby is present in virtually all Volga's reservoirs, reaching a considerable abundance, in some cases (table).

Benthophilus stellatus (Sauvage, 1874) – stellate tadpole goby.

Stellate tadpole goby is one of the most poorly studied species, the natural range of which covers brackish limans, gulfs, rivers and coastal lakes of the Black, Azov and Caspian seas basins [Atlas presnovodnykh ..., 2003b]. DNA-barcoding of these fish [Kodukhova et al., 2016] did not confirm the idea that Volga's population of stellate tadpole goby is represented by Don River species *B. durrelli* [Boldyrev, Bogutskaya, 2007]. By now, stellate tadpole goby is regularly found in the reservoirs of the Lower and Middle Volga [Kasyanov, Klevakin, 2011; Shakirova et al., 2015], in the Cheboksary reservoir within the territory of Nizhniy Novgorod area (Klevakin et al., 2005), and a single adult specimen was caught in the Rybinsk Reservoir [Kodukhova et al., 2016].

The settlement of the stellate tadpole goby in the reservoirs of the Middle Volga, apparently, is associated with large-scale construction of dams and hydroconstructions in the second half of the twentieth century. Undoubtedly, the population from the Kuibyshev reservoir serves as the donor region for the resettlement of the star-shaped head for the reservoirs of the Upper Volga. The slight genetic differentiation of the Middle and Upper Volga specimens from the Black Sea fish probably indicates the origin of the populations of the

stellate tadpole goby of the Kuibyshev Reservoir as a result of accidental introduction of fish together with mysids from the Azov-Black Sea basin [Gavlena 1973] (Figure 2.c). The genetic variant from the Saratov reservoir differs from all other sequences and, probably, has a different origin: taking into account that this reservoir is the closest

of all the above to the Caspian Sea, the population of the stellate tadpole goby that resides there can have be of Caspian origin [Kodukhova et al., 2016]. Undoubtedly, further phylogeographic studies of the freshwater populations of these fish are required.

The ratio of various mass invasive fish species in 2005–2017 catches

Species	Reservoir of Volga River									Reservoir of Kama River		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Ponticola gorlap</i>	–	–	–	–	–	–	0,3	0,5	1,0	–	–	–
<i>Neogobius melanostomus</i>	0.3	0.6	<0.1	0.6	0.4	0.2	0.9	1.2	0.4	0.2	3.6	–
<i>Neogobius fluviatilis</i>	–	–	–	–	–	0.2	0.3	0.7	1.8	–	–	–
<i>Ponticola syrman</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	<0.1	–	–	–
<i>Squalius cephalus</i>	–	–	0.2	0.2	1.9	0.2	3.9	3.4	11.9	1.9	0.8	–
<i>Blicca bjoerkna</i>	7.4	6.6	7.0	3.8	10.3	0.6	0.3	0.3	1.4	0.4	0.5	–
<i>Gymnocephalus cernua</i>	0.3	0.6	2.9	1.9	0.5	0.2	3.6	0.1	0.2	0.9	8.2	4.4
<i>Leuciscus aspicius</i>	–	–	0.4	0.5	4.6	2.1	0.3	0.1	–	9.8	0.8	0.9
<i>Benthophilus stellatus</i>	–	–	<0.1	0.3	0.8	0.9	0.8	–	0.1	–	–	–
<i>Carassius auratus sensu lato</i>	0.3	–	0.7	0.3	0.3	1.7	0.2	2.0	0.1	–	–	–
<i>Osmerus eperlanus*</i>	<0.1	–	–	0.1	<0.1	–	–	–	–	–	–	–
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	–	–	0.1	–	1.6	2.3	2.8	1.0	–	–	–	–
<i>Abramis brama</i>	23.2	16.3	17.3	21.7	13.8	4.9	18.5	8.4	18.4	22.7	34.8	8.8
<i>Perca fluviatilis</i>	20.1	9.6	16.4	27.4	9.1	24.7	35.0	12.3	16.7	23.1	13.7	26.5
<i>Gobio gobio</i>	–	4.2	1.0	–	0.1	2.7	–	<0.1	0.7	–	7.4	–
<i>Rutilus rutilus sensu lato</i>	37.2	39.8	34.1	30.7	19.7	20.3	5.4	15.4	23.2	10.8	5.5	22.1
<i>Percottus glenii</i>	–	–	–	0.5	–	–	0.9	0.4	–	–	–	–
<i>Syngnathus abaster</i>	–	–	–	–	–	5.7	2.3	12.3	1.9	–	–	–
<i>Coregonus albula*</i>	–	–	0.5	2	<0.1	<0.1	–	–	–	–	–	–
<i>Ballerus ballerus</i>	3.7	6.0	3.4	2.4	1.9	0.4	0.8	1.4	0.2	0.4	–	–
<i>Sander lucioperca</i>	0.3	0.6	0.7	0.3	0.4	0.2	0.3	0.4	0.2	0.2	17.0	–
<i>Proterorhinus sp.</i>	–	0.6	2.0	1.0	1.0	0.8	1.4	2.0	0.8	0.4	–	–
<i>Clupeonella cultriventris*</i>	0.6	3.0	3.4	1.9	0.6	0.9	0.5	0.3	9.1	2.3	0.5	1.8
<i>Alburnus alburnus</i>	4.3	7.2	6.8	2.4	13.4	23.1	20.1	28.6	7.7	18.9	0.5	–
<i>Pelecus cultratus*</i>	–	–	0.7	0.6	0.2	2.1	–	0.7	0.2	–	–	0.9
<i>Cobitis taenia s.lat.</i>	0.3	0.6	0.1	0.2	–	–	0.3	0.1	–	0.2	0.3	0.9
<i>Esox lucius</i>	1.9	3.6	2.0	0.6	1.8	0.6	0.8	3.5	4.2	1.9	0.3	6.2
<i>Leuciscus idus</i>	–	0.6	0.5	2.7	18.2	5.3	0.3	4.6	–	6.0	6.0	27.4
Cyprinidae hybrids	–	0.8	1	0.2	0.2	–	0.5	–	–	0.2	–	–

Note. Reservoirs: 1 – Ivankovskoe (4 stations), 2 – Uglich (4), 3 – Rybinsk (12), 4 – Gorkovskoye (8), 5 – Cheboksary (7), 6 – Kuibyshev (12), 7 – Saratov (8), 8 – Volgograd (8), 9 – upper Astrakhan city (6), 10 – Nizhnekamsk (6), 11 – Votkinsk (7), 12 – Kama (7); “*” – pelagic, “–” – absent in this catch.

Family: Odontobutidae Hoese et Gill, 1993 – Freshwater sleepers.

In the basin of the Volga and Kama (but not in these rivers themselves) there is only one species – a rotan-headress.

Percottus glenii Dybowski, 1877 – Amur sleeper.

Amur sleeper is one of the most mass alien fish species in Europe [Reshetnikov, Ficetola, 2014]. Previously belonged to the family Eleotrididae, but assigned into a separate taxon during the last revision [Nelson et al., 2016]. Inhabits small lakes, ponds, oxbows. Almost absent in large waterbodies. In extremely rare cases, this species is observed in shallow, overgrown areas of

Volga River reservoirs [Kasyanov, Goroshkova, 2012]. There are data [Shakirova et al., 2015] on the existence of a large number of Amur sleepers populations in the Staromaynsky Bay of the Kuibyshev Reservoir. Also, according to the literature [Semenov, 2010 (Semyonov, 2010)], the Amur sleeper is sporadically found in many overgrown bays and inundations of the Kuibyshev reservoir, but not in the open water area and the course. To date, we found only three biotopes in the Volga, where Amur sleeper is always encountered. The first biotope is an overgrown shallow gulf across from Barminsky island (Cheboksary water reservoir within the Nizhny Novgorod region, 56 ° 15 'N, 45 ° 50' E) in a channel to the left of the fair-

way. Six fish with a body length of 33–108 mm were caught in this area. A large number of young cyprinid fish (bleak, roach, bream) as well as juvenile perch were caught here together with Amur sleeper. It is possible that Amur sleeper enters the given bay through a system of channels and ditches from the adjacent floodplain ponds. The second discovered biotope is a shallow, heavily overgrown bay of the discharge channel of the Balakovo NPP (Saratov Reservoir, 42°12'N, 47°94'E). Here we caught three 0+ and one 1+ fish. The depth at this site was less than 1 m the current is practically absent. This site was also inhabited by 0+ perch and bleak. The third biotope is the bay of river Kurdyum (Volgograd reservoir, upstream of Saratov city, 51°40'N, 46°10'E). Here we caught five Amur sleepers with a body length of 45–55 mm. Apart from the Amur sleeper the catch also included cyprinid and perch fry and also invasive fish: tubenose goby and black-striped pipefish.

Thus, both within the native and acquired range, Amur sleeper does not actually occur in large reservoirs and main courses of rivers. It is obvious that in these waters there are certain environmental factors that prevent the existence of this species. Most often the high vulnerability of Amur sleeper to predators, as well as the complete avoidance of waterbodies with even average flow velocities are indicated among such factors [(Ryby v zapovednikakh ..., 2010)].

Order: Salmoniformes

Family: Salmonidae Rafinesque, 1815.

One representative of salmonids – European vendace demonstrates the biggest acquired range. Despite multiple attempts of acclimatizing other salmonid fishes, none of them yielded significant results (Ryby Rybinskogo..., 2015).

Coregonus albula (Linnaeus, 1758) – European vendace.

Earlier, European vendace (as well as other coregonids) belonged to family Coregonidae. According to the latest revision, coregonids are now considered a separate subfamily Coregoninae and belong to the family Salmonidae [Nelson et al., 2016]. Traditionally, the vendace is considered as an example of a "northern" invader, which became a part of Volga's ichthyofauna due to migration from the Lake Beloye (Fig. 2.a), although the intended introduction of the vendace (and other coregonids) into the reservoirs of the Upper Volga from other regions is not to be ruled out [Ryby Rybinskogo ..., 2015]. Identification of the taxonomic status and modes of formation of the population structure of European vendace in the European Russia, as well as the nature of the currently significant level of its genetic variability, requires

special study [Borovikova et al., 2013]. A separate issue is the effectiveness of acclimatization measures of coregonids and their impact on the gene pool of native and new populations. It is known that the representatives of not only different species, but even the genera of this subfamily, easily interbreed with each other, giving fertile offspring [(Borovikova, Makhrov, 2013)]. In conditions when numerous forms and species were introduced into the Volga, hybridization (including introgressive) could have occurred rather frequently, although in the case of coregonids, as well as other taxa, the total absence of acclimatization measures' effects cannot be ruled out.

Vendace is a very rare catch in the shallows of Volga reservoirs, although in the open area it is a small but stable component of the pelagic part of the fish community. The southernmost point where we caught vendace is the upper reach of Zhigulyovskaya hydroelectric power station dam near the city of Togliatti.

Order: Osmeriformes.

Family: Osmeridae.

The only representative of this family – European smelt inhabits the Upper Volga basin.

Osmerus eperlanus (Linnaeus, 1758) – European smelt.

European smelt is an ordinary inhabitant of reservoirs of the North-West of Russia. There is a large (smelt) and small (snetok) form [Atlas presnovodnykh ..., 2003a]. Undoubtedly, smelt (snetok) penetrated into the Volga water reservoirs from Lake Beloye and in the second half of the 20th century has formed a large population in the Rybinsk Reservoir with significant interannual fluctuations in abundance, which is also characteristic of other short-cycle species [Ryby Rybinskogo ..., 2015]. Migrating downstream of Volga, the smelt settled up to the Kuibyshev reservoir, where it also created a population with extremely high interannual variations in population (Tereshchenko, Tereshchenko, 2017). Currently, smelt is only rarely found in some reservoirs of the Upper Volga, while the main factor in the distribution of smelt is the thermal dynamics of the water masses of the reservoir [Ryby Rybinskogo ..., 2015]. Thus, in the Rybinsk Reservoir, its catches are confined mainly to Sheksna reach, and several of the 0+ fish were caught in the upper reaches of the Ivankovo Reservoir in the cold summer of 2017.

Order: Syngnathiformes.

Family: Syngnathidae Rafinesque, 1810.

The only representative of this family to inhabit Volga's basin is the black-striped pipefish, especially widespread in the Lower Volga.

Syngnathus abaster Risso, 1827 – black-striped pipefish.

Earlier pipefish found in Volga belonged to *S. nigrolineatus* species. At present, this taxon is considered to be the junior synonym of *S. abaster* [Eschmeyer et al., 2017], although the definition of taxonomic status for large population groups requires a separate study. Based on the study of the genetic variability of pipefish populations in the Caspian and Black seas, the existence of genetically isolated groups has been established, while the Volga pipefish are genetically close to the population of the Black Sea basin probably originating from them [Kiryukhina, 2013]. Thus, apparently, in this case (as well as with stellate tadpole goby), introduction of fish from the Azov-Black Sea basin took place, with the only difference in the vector of pipefish invasion being directed mainly southwards, downstream of Volga (Figure 2 d), while for stellate tadpole goby – to the north. Probably, the peculiarities of pipefish biology, primarily the temperature requirements for spawning and feeding with microplankton, determine the boundaries of the dispersal of this species: for the whole history of observations, only two pipefish were caught in the Cheboksary reservoir (Klevakin et al., 2005 [Klevakin et al., 2005]), whereas in the Lower Volga it is a common and, often, a numerous species in the coastal part of the fish community.

Order: Clupeiformes.

Family: Clupeidae.

Common kilka, the only clupeid species to inhabit the entire cascade of Volga's reservoirs, demonstrates the highest abundance and the largest area of acquired range among freshwater clupeids.

Clupeonella cultriventris (Nordmann, 1840) – Ponto-Caspian sprat.

Like many other fish species, which significantly expanded their range in a short time, common kilka has also "suffered" from taxonomic perturbations. In the latest revision of clupeids Svetovidov [Svetovidov, 1973] substantiates the suitable nomenclatural name of the species using the older synonym, *Clupeonella cultriventris*, while the status of subspecies (Black Sea-Azov and Caspian kilkas) was put under question [Atlas presnovodnykh ... , 2003a]. However, Kottelat in his work utilizes minor morphological differences (Kottelat, Freyhof, 2007) arguing that there are four distinct species of kilkas: the Caspian (*C. caspia*), the Black Sea (*C. cultriventris*), Abrau (*C. abrau*) and freshwater (*C. tcharchalensis*). According to the list of species [Eschmeyer et al., 2017], Volga populations are represented by the latter – *C. tcharchalensis*. At the same time, study

of the genetic diversity of common kilka from the whole range [Slynko et al., 2010; Karabanov, 2013a] showed that the Black Sea-Caspian kilka is genetically represented by a single unity in all its modern range, and the allocation of independent taxa does not have a sufficient basis. A certain genetic originality of the freshwater Volga-Kama populations of the common kilka, presumably, is related to the features of their origin from the freshwater resident form from the "Saratov pools" that emerged after the Khvalyn transgression of the Caspian Sea, 40–20 thousand years ago. Thus, the peculiarities of the population-genetic structure of the common kilka are probably a consequence of its origin (which is characteristic of other animals as well), and not of the polyphyletic nature of this taxon [Karabanov, 2013b]. For the final clarification of the status of freshwater kilkas, we performed a DNA-barcoding (the 5' region of the mtDNA COI locus), which is the *de facto* standard for the species identification of fish [Ward et al., 2009]. Two unique haplotypes (NCBI GenBank KR075819 and KR075820) were identified in the Upper Volga populations of common kilka (undoubtedly, being representatives of freshwater kilkas). According to the translated amino acid sequence, these haplotypes, the Black Sea haplotype KJ552938, as well as the sequence AP009615 of the total mtDNA and the reference sequence NC_015109 do not differ, and all nucleotide substitutions are synonymous, which may indicate a genetic unity between different populations of common kilka, so that isolation of single species of freshwater kilkas is also not confirmed by DNA-barcoding.

As was shown earlier [(Karabanov, 2013b), the population of the Lower Volga is characterized by a greater balance of the genetic structure in terms of the observed and expected frequencies of allozymes of 17 genetic loci (in the Vologograd reservoir there none, and in Saratov reservoir only 1 locus is characterized by the violation of equilibrium frequencies). When moving up the cascade of reservoirs, the share of loci with a violation of genetic equilibrium gradually increases: from one third for Gorky, to half the loci in the Ivankovo reservoir. Undoubtedly, the key factor in the violation of genetic balance here is the selection, namely, the differentiated survival of various genotypes among the 0+ kilkas during the first winter [Karabanov, 2013a].

At present, common is a dominant species (and often a super-dominant) in the pelagic part of the fish community of Volga reservoirs. This species is characterized by multi-year cycles (6–8 years) of abundance in the reservoirs of the Upper Volga [Kiyashko et al., 2012]. For the reservoirs

of the Middle Volga, such powerful "waves of life" are not noted, which is confirmed by both our and literary data. In these waterbodies, common kilka has settled long time ago, has occupied its ecological niche in the pelagic community resulting in the absence of significant demographic fluctuations of these populations.

The extreme point of distribution of self-sustaining populations of common kilka northwards in the Volga-Kama region is the Sheksna Reservoir (Figure 2.b). Only in the summer of 2017, three mature females of this species were caught in Lake Belye. However, the absence of yearlings and any significant catches of this species does not allow concluding the successful settlement of kilka in this waterbody. Probably, a key role in limiting the distribution of common kilka to the north is played by the change in abiotic (temperature, mineralization, hydrological regime) and biotic factors (quantity and quality of food consumed, availability of food rivals and predators) [Kiyashko et al., 2012]. Another hypothesis [Martemyanov, Borisovskaya, 2010] states that decrease of mineralization in the northern waterbodies along with a decrease in the concentration of sodium in water leads to an increase in the tensions of intracellular systems providing sodium homeostasis and in the degree of kilka's vulnerability to abrupt changes in the mineralization. This circumstance probably prevents common kilka from spreading northwards (up to Lake Belye) into freshwater waterbodies with a lower sodium content in the water. The features of hydrology and morphology of Lake Belye may provide another possible obstacle to the distribution of kilka further north. An assumption of Yu.S. Reshetnikov (oral communication) kilka's pelagic eggs in Lake Belye, may become gradually submerged in the bottom layer. Due to the hydrological features in this zone, constant shaking and mixing of the sediments takes place, which leads to mechanical damage and death of the eggs. Concerning biotic factors, one can note the decrease in the number and size of food objects in the Sheksna reservoir in comparison with the Rybinsk and Gorky reservoirs [Ekologicheskoe problemy ..., 2001]. Also in the more northern reservoirs, the number of food competitors (smelt,

vendace and juvenile perch) and the number of predators – zander and large perch is higher, which also complicates the existence of this invasive species.

Mainly aquaculture objects inadvertently fleeing from fish farms are among other alien fish species sporadically encountered in catches in the Volga-Kama region. Among these, first of all, one can note adult individuals of the river eel *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758), whose larvae were mass released into Lake Seliger from where they could penetrate into Volga [Atlas presnovodnykh ..., 2003a]. The same source of new findings of alien fish species explains the capture of the channel catfish *Ictalurus punctatus* (Rafinesque, 1818), brown trout *Salmo trutta* Linnaeus, 1758 and rainbow trout *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), etc. Aquaculture of the Far Eastern fish species results in captures of silver *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) and bighead *Hyp. nobilis* (Richardson, 1845) carps and grass carp *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844). Unfortunately, many aquaculture farms lack an effective system for the registration and control of aquaculture facilities, which leads to sporadic escape of alien species, and similar facilities become sources of "chronic pollution" by invasive species.

There are data on the disparate populations of the Ukrainian *Pungitius platygaster* (Kessler, 1859) and the nine-spined *Pung. pungitius* (Linnaeus, 1758) sticklebacks in Volga reservoirs [Atlas presnovodnykh ..., 2003b]. The latter is also noted for the Kama basin [Askeyev et al., 2010]. However, the current status of populations and the ways of penetration of sticklebacks into these reservoirs require careful verification and a separate study. Finally, another way of increasing the biodiversity of reservoirs is the activity of aquarium enthusiasts. An example of such an exotic invader is an aquarium cyprinodontid guppy fish – *Poecilia reticulata* Peters, 1859. Small populations of this species live only in heated waste and sewage waters of large cities and industrial enterprises. It is possible that the study of such year-round heated areas can lead to the discovery of other tropical aquarium fish [Zworykin, Pashkov, 2010].

DISCUSSION

There are no doubts that the study and prediction of biological invasions in the waterbodies of Volga-Kama region requires constant and detailed monitoring of the entire water area. In our study, it is impossible to cover such an array of data, and such a task has not been set. Special studies on invasive fish species have been conducted in almost every large waterbody. We also did not con-

sider the issue of mixing species [Levin et al., 2017], or paleoinvasions or phylogenetic lines in roach. A separate topic is the determination of the role of hybrids (primarily cyprinids) as an "alien" component of aquatic communities [Kodukhova, 2011], including those that are important in indicating the quality of the environment. The problem of paleoinvasions and expansion of ranges of already

assimilated fish deserves special attention that goes beyond the scope of this study. Such an example can be the expansion of the range of vendace in the south direction from the preglacial refugia located in the European North [Borovikova et al., 2013]. Interestingly, similar processes of settlement from north to south are demonstrated by aquatic invertebrates [Kotov et al., 2016], and the role of such refugia and the northern corridors of self-dispersal of hydrobionts in the formation of biodiversity are

strongly underestimated. An example of the expansion of the "local" species is the active development of the *Carassius auratus* sensu lato (whose taxonomic status is still being discussed [Kottelat, Freyhof, 2007, Eschmeyer et al., 2017]) in Volga reservoirs. This process probably takes place due to overall climate warming, an increase in the degree of overgrowth of the littoral and a decrease in predator pressure [Gerasimov et al., 2018].

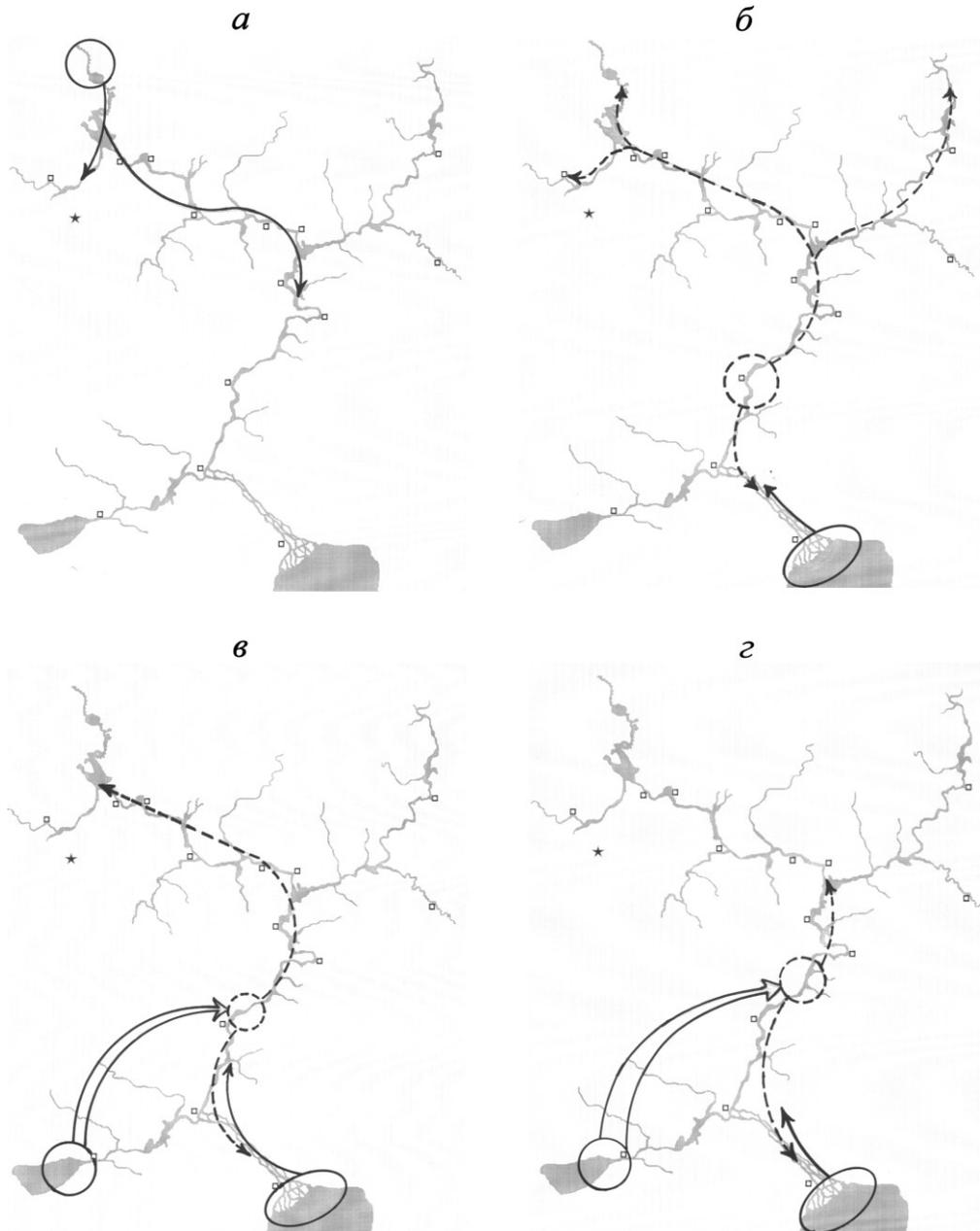


Figure 2. Probable donor regions, pathways of penetration and range expansion of mass invasive fish species in the Volga-Kama region. *a* – vendace, *Coregonus albula*; *б* – common kilka, *Clupeonella cultriventris*; *в* – stellate tadpole goby, *Benthophilus stellatus*; *г* – black-striped pipefish, *Syngnathus abaster*.

At the same time, even the available material makes it possible to identify a number of problems associated with the expansion of ranges of hydrobionts beyond their historical limits. The first and most important problem that arises for

any researcher is the correct identification and cataloguing of discovered alien species. Even our small sampling volume shows that reliable identification of the invader is complicated due to not only the objective complexity of identification

(for example, many diagnostic features in gobiids have overlapping values), but also due to taxonomic innovations caused by the never-ending period of fragmentation in fish systematics [Mina et al., 2006].

The procedure of DNA-barcoding which has now become routine is utilized to solve the problem of species identification [Ward et al., 2009], making it possible to reliably identify fry and very small fish, as well as damaged specimens and those that are in poor condition. Despite the fact that in the Preamble of the "International Code of Zoological Nomenclature" [ICZN, 1999] freedom of thought and actions in the field of taxonomy is declared, constant revisions of the taxonomic status (especially in new parts of the range of invasive fish) create significant difficulties for both the compilers of faunistic lists, and their users. In any case, even the involvement of the DNA-barcoding procedure can not serve as an ultima ratio for revising the taxonomic status of certain groups. First of all, this is due to the very procedure of restoration of the phylogenetic tree. In the case of using one (or even several) genetic loci, the restored "tree of genes" may not reflect the real "species tree", which can have not only purely mathematical but also biological reasons [Nei, Kumar, 2000; Swenson, El-Mabrouk, 2012; Hellmuth, 2017]. The use of the methods of genosystematics in some cases makes it possible to identify a significant number of cryptic species, for example, both from poorly studied and extremely diverse coral fish [Hubert et al., 2012], and among seemingly well-morphologically studied aquatic invertebrates [Bekker et al., 2016]. On the other hand, there are hydrobionts, for example, the sea bass *Sebastes* from the North Atlantic well-differing both in terms of morphology and ecology but demonstrating extremely low genetic differentiation [Artamonova et al., 2013], whereas *Daphnia magna* crustacean, possesses extremely high intraspecific genetic diversity [Bekker et al., 2018], often exceeding even the intergeneric limits in other animals. A study of the genetic diversity of fish in North America also revealed the limitations of successful species identification using DNA analysis [April et al., 2011]. Perhaps this problem will be solved with the massive introduction of high-performance sequencing (NGS) technologies and multi-gene sample identification, as well as non-invasive methods for the analysis of "environmental DNA" (eDNA).

At present, it seems that the optimal option is genetic testing of species with further development of dichotomous identification keys for widespread use even by non-specialists. This approach is partially applied in [Opredelitel ryb ..., 2013] in

the section on Gobiidae. Here the main systematics is based on genetic studies, but the construction of the identification keys is based on classical morphological features.

Another interesting issue related to the settlement of species beyond the limits of historical ranges is the definition of donor regions, the ways of penetration and the direction of the expansion of ranges. Many special studies of both national and foreign research groups are devoted to these problems [reviews: (Biologicheskie invazii ..., 2004); (Slynko, Tereshchenko, 2014); Biological invasions ..., 2015]. In general, large, regulated rivers are convenient corridors for the dispersal of hydrobionts. The Kuibyshev Reservoir occupies a special place in the Volga cascade. Similar to the Rybinsk reservoir, the Kuibyshev reservoir is characterized by a large area, a diverse morphology of the coast (a multitude of tributaries and large tracts formed by the confluence of large rivers), various biotopes (extensive pelagic, multiple shallows, overgrown and sandy-pebbled littoral) – all this provides a lot of various niches and creates extremely favorable conditions for the acclimatization of new species. Pathways of dispersal of species with latitudinal expansion of ranges along Volga as well as those penetrating into Kama pass through this reservoir. As a result, of these processes, up to a third of the ichthyofauna of the Kuibyshev water reservoir is represented by alien species [Shakirova et al., 2015]. Thanks to this strategic position of the Kuibyshev reservoir, there is a possibility of "mixing" of different phylogenetic lineages of some species of invasive fish (for example, different lineages of pipefish and gobies), which creates additional difficulties for studying their population-genetic structure.

The factors limiting the dispersal of alien species are, first of all, the temperature and the physicochemical parameters of the reservoir. An example of this is the limitation of northbound expansion of pipefish and common kilka and southbound expansion of vendace range. Such relationship is not observed for another invader – the Amur sleeper, which has a wide range of thermoresistance [Golovanov et al., 2013], making it possible for this species to successfully occupy all possible small waterbodies of Europe [Reshetnikov, Ficetola, 2014], and the expansion of its range, is almost entirely limited by biological factors (the presence of predators and natural competitors).

The donor area of many alien fish species of the Volga-Kama region is probably the Azov-Black Sea basin [Biologicheskie invazii ..., 2004]. These include, at least for the Middle and Upper Volga, stellate tadpole goby, tubenose goby and

pipefish. These species might have been introduced to Volga during massive work on the introduction of forage invertebrates from the Don and the Sea of Azov, or during the river transportation of a large number of building materials and associated cargo in the 1960's. A number of other self-dispersing species, especially in the Lower Volga (some populations of round goby, Syrman goby and pipefish) originate from estuarine populations of the Volga delta and brackish sections of the Caspian Sea. Common kilka settlement represents a separate mode of invasive processes in the Volga-Kama region. As shown by studies on the genetic structure [Karabanov, 2013a (Karabanov, 2013a)], the origin of the Volga's kilka is probably associated with the resident form from the "Saratov pools". Prior to the regulation of the

Thus, observing the ongoing processes of species dispersal outside the historical range, this process is studied in three stages: first, the change in the distribution boundaries (independent, associated with human activities or in combination of these causes); secondly, acclimatization and settlement in new habitats; and, thirdly, the completion of the introduction and determination of the invaders niche in the structure of local communities. Changes in the gene pool of invaders may serve as markers of these stages. These processes have been studied most fully for the common kilka [Karabanov, 2013a]. It is known, that both the rapid change in the genotype and the emergence of adaptations without structural rearrangements of the genome is possible for invaders [Prentis et al., 2008]. The available data on genetic processes in newly formed populations of alien species of the Volga-Kama basin are in good agreement with the idea of stabilization systems of gene pools [Artamonova, Makhrov, 2007 (Artamonova, Makhrov, 2007)]. When colonizing new reservoirs, at initial stages, processes of destabilization of the genetic structure are observed (a significant effect of selection, expressed in significant deviations of allele frequencies of the majority of genetic loci). For kilka, this process was traced in the early 2000's with the settlement in the Rybinsk reservoir. Later, according to our observations, the genetic indicators stabilize (allele frequencies approach equilibrium ones), local stocks (intrapopulation groups) begin to form; kilka becomes an organic component of the eco-

Volga, this little-known freshwater form inhabited the pools and oxbows near the city of Saratov [Svet-ovidov, 1952]. After the creation of reservoir cascade this freshwater kilka was able to settle in the Saratov reservoir, and later along the entire Volga. If we accept the assumption on the origin of the Volga populations from the kilka's form adapted to the conditions of fresh water, then the high speed of its dispersal becomes understandable. Common kilka in its whole range represents one species both genetically and morphologically. Therefore, the resident kilka of Saratov pools probably represented a freshwater physiological race of *C. cultriventris*. These features, apparently served for (unreasonable, in our opinion), isolation of freshwater kilkas into a separate taxon.

CONCLUSION

system of the reservoir. Maintenance of the stable state of the population is provided by balancing selection, which retains a rather high level of polymorphism in the Upper Volga populations of common kilka [Karabanov, 2013b]. In the northern reservoirs, significantly differing in all respects from the waterbodies of the historical part of kilka's range, regular changes occur in fish existence conditions, primarily associated with wintering. Accordingly, the adaptive value of different genotypes is constantly changing. The fairly high heterozygosity of this short-cycle species is supported by the presence of balancing selection during some seasons, which is replaced by disruptive selection, providing larger genotypic diversity in the population, which, in turn, can be changed by directional selection for a particular genotype. Thus, the population maintains a state of high fitness for living conditions, and a broad reaction rate is provided due to less adapted to the given conditions, but potentially adaptive genotypes – carriers of possible modifications that allow the organism to survive when the environmental factors outside the zone of the physiological optimum change [Shishkin, 1987]. On the whole, the consideration of adaptation transformations in the case of biological invasions makes it possible to study this process "here and now" in natural conditions, thanks to which (along with the involvement of theoretical constructions based on laboratory studies), a better understanding of microevolutionary transformations in marginal populations of animals is achieved.

Authors are deeply grateful to PhD A.A. Makhrov (IEEP RAS), prof. M.V. Mina (IDB RAS) and corr.-member RAS A.A. Kotov (IEEP RAS) for valuable advices on the peculiarities of modern taxonomy and phylogeography of animals.

This research was performed in the framework of the state assignment of FASO Russia (theme № AAAA-A18-118012690102-9) (sampling), supported in part by RFBR (project No. 17-05-00782-a) (genetic studies).

REFERENCES

- April J., Mayden R.L., Hanner R.H., Bernatchez L. Genetic calibration of species diversity among North America's freshwater fishes // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2011. V. 108. № 26. P. 10602–10607.
- Artamonova V.S., Makhrov A.A. Geneticheskie sistemy kak regulatory protsessov adaptatsii i vidoobrazovaniia (k sistemnoi teorii mikroevoliutcii) [Genetic systems as regulators of processes and speciation (to the system theory of microevolution)] // *Sovremennye problemy biologicheskoi evoliutcii*. M.: Gosudarstvennyi Darvinovskii muzei, 2007. S. 381–403. [In Russian]
- Artamonova V.S., Makhrov A.A., Karabanov D.P., Rolskiy A.Y. et al. Hybridization of beaked redbfish (*Sebastes mentella*) with small redbfish (*Sebastes viviparus*) and diversification of redbfish (Actinopterygii: Scorpaeniformes) in the Irminger Sea // *Journal of Natural History*. 2013. V. 47. № 25–28. P. 1791–1801.
- Askeyev O.V., Askeyev I.V., Ananin A.N., Tishin D.V. Obnaruzhenie deviatiiigloi koliushki (*Pungitius pungitius* Linnaeus, 1758) v basseine r. Kamy (g. Nizhnekamsk, Respublika Tatarstan) [A record of nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius* Linnaeus, 1758) in the Kama river basin (Nizhnekamsk, Republic Tatarstan)] // *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal*. 2010. № 1. S. 103–106. [In Russian]
- Atlas presnovodnykh ryb Rossii [Atlas of Freshwater Fishes of Russia]. Ed.: Yu.S. Reshetnikov. Moscow: Nauka, 2003a. V. 1. 379 s. [In Russian]
- Atlas presnovodnykh ryb Rossii [Atlas of Freshwater Fishes of Russia]. Ed.: Yu.S. Reshetnikov. Moscow: Nauka, 2003b. V. 1. 253 s. [In Russian]
- Bekker E.I., Karabanov D.P., Galimov Y.R., Kotov A.A. DNA barcoding reveals high cryptic diversity in the North Eurasian *Moina* species (Crustacea: Cladocera) // *PLoS ONE*. 2016. V. 11. № 8. P. e0161737.
- Bekker E.I., Karabanov D.P., Galimov Y.R., Haag C.R., Neretina T.V., Kotov A.A. Phylogeography of *Daphnia magna* Straus (Crustacea: Cladocera) in Northern Eurasia: Evidence for a deep longitudinal split between mitochondrial lineages // *PLoS ONE*. 2018. Vol. 13. № 3. P. e0194045.
- Biological invasions in changing ecosystems: vectors, ecological impacts, management and predictions. Germany, Berlin: De Gruyter, 2015. 488 p.
- Biologicheskie invazii v vodnykh i nazemnykh ekosistemakh [Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems]. Eds.: A.F. Alimov, N.G. Bogutckaia. M.-SPb.: KMK – ZIN RAN, 2004. 436 s.
- Boldyrev V.S., Bogutskaya N.G. Revision of the tadpole-gobie of the genus *Benthophilus* (Teleostei: Gobiidae) // *Ichthyological Exploration of Freshwaters*. 2007. V. 18. № 1. P. 31–96.
- Borovikova E.A. Filogeografiia riapushek *Coregonus albula* (L.) i *C. sardinella* (Valenciennes) Evropeiskogo Severa Rossii [Phylogeography of the vendace species *Coregonus albula* (L.) and *C. sardinella* (Valenciennes) of the European North of Russia]. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. M., 2009. 24 s. [In Russian]
- Borovikova E.A., Alekseeva Y.I., Schreider M.J., et al. Morphology and genetics of the ciscoes (Actinopterygii: Salmoniformes: Salmonidae: Coregoninae: *Coregonus*) from the Solovetsky Archipelago (White Sea) as a key to determination of the taxonomic position of ciscoes in northeastern Europe // *Acta Ichthyologica et Piscatoria*. 2013. V. 43. № 3. P. 183–194.
- Borovikova E.A., Makhrov A.A. Sistemicheskoe polozhenie i proishozhdenie sigov (*Coregonus*) Evropy: morfoekologicheskii podkhod [Taxonomy and origin of whitefish and ciscoes (*Coregonus*) in Europe: a morphoecological approach] // *Trudy Karelskogo nauchnogo centra RAN*. 2013. № 6. S. 105–115.
- Ekologicheskie problemy Verkhnei Volgi [Ecological problems of the Upper Volga]. Yaroslavl: Izdatelstva YaGTU, 2001. 427 s. [In Russian]
- Eschmeyer W.N., Fricke R., van der Laan R. Catalog of fishes: genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). Electronic version accessed in Oct-2017.
- Evlanov I.A., Kozlovskii S.I., Antonov P.I., Kadastr ryb Samarskoi oblasti [The inventory of fishes of the Samara region], Tolyatti: IEVB RAN, 1998. 222 s. [In Russian]
- Froese R., Pauly D., Editors. FishBase. World Wide Web electronic publication. (www.fishbase.org). Electronic version accessed in 10/2017.
- Freyhof J. Diversity and Distribution of Freshwater Gobies from the Mediterranean, the Black and Caspian Seas / *The Biology of Gobies*. USA, Boca Raton: CRC Press, 2011. P. 279–288
- Galanin I.F. On expansion of goby fishes (*Neogobius* and *Proterorhinus*) in shallow shore areas of Kuibyshev Reservoir, Russia // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2012. V. 3. № 2. P. 101–104.
- Gavlena F.K. Bychok-golovach *Neogobius kessleri* (Gunther) v Volgogradskom vodokhranilishche [Bighead goby *Neogobius kessleri* (Gunther) in the Volgograd reservoir] // *Voprosy ikhtiologii*. 1977. T. 17. № 2. S. 359–360. [In Russian]
- Gavlena F.K. Kaspiiskii bychok-krugliak *Neogobius melanostomus affinis* (Eichwald) – novyi element ikhtiofauny Srednei Volgi [Round goby *Neogobius melanostomus affinis* (Eichwald) – a new element of the ichthyofauna of the Middle Volga] // *Biologiya vnutrennikh vod (informatcionnyi biulleten)*. 1970. № 6. S. 44–45. [In Russian]
- Gavlena F.K. Zvyozdchataia pugolovka *Benthophilus stellatus* (Sauvage) v Kuibyshevskom vodokhranilishche [Stellate tadpole-goby *Benthophilus stellatus* (Sauvage) in the Kuibyshev Reservoir] // *Voprosy ikhtiologii*. 1973. T. 13. № 1. S. 174–175. [In Russian]
- de Gelas K., de Meester L. Phylogeography of *Daphnia magna* in Europe // *Molecular ecology*. 2005. V. 14. № 3. P. 753–764.
- Gerasimov Yu.V., Smirnov A.K., Kodukhova Y.V. Assessment of possible causes of changes in abundance and sexual structure in populations of Prussian Carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch, 1783) // *Inland Water Biology*. 2018. V. 11. № 1. P. 70–79.

- Golovanov V.K., Kapshai D.S., Gerasimov Yu.V., et al. Thermopreference and thermostability of the Amur sleeper juveniles *Perccottus glenii* in autumn // Journal of Ichthyology. 2013. V. 53. No. 3. P.240–244.
- Hellmuth M. Biologically feasible gene trees, reconciliation maps and informative triples // Algorithms for Molecular Biology. 2017. V. 12. N23.
- Hubert N., Meyer C.P., Bruggemann H.J., et al. Cryptic diversity in Indo-Pacific coral-reef fishes revealed by DNA-barcoding provides new support to the Centre-of-Overlap hypothesis // PLoS ONE. 2012. V. 7. № 3. P. e28987.
- Opredelitel ryb i bespozvonochnykh Kaspiiskogo moria. T. 1. Ryby i molliuski. [Identification keys for fish and invertebrates. Volume 1. Fish and molluscs.] Ed.: N.V. Aladin. SPb. – M.: KMK, 2013. 543 p
- Karabanov D.P. Biohimicheskii polimorfizm v populatsiakh chernomorsko-kaspiiskoi tiulki *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) iz raznykh chastei areala [Biochemical polymorphism in populations of the common kilka *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) from different parts of the area] // Vestnik AGTU. Serija: Rybnoe hozjajstvo. 2013b. № 2. S. 159–165. [In Russian]
- Karabanov D.P. Geneticheskie adaptatsii chernomorsko-kaspiiskoi tiulki *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae) [Genetical adaptation of common kilka *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae)]. Voronezh: Izdatelstvo “Nauchnaia kniga”, 2013a. 179 s. [In Russian]
- Karabanov D.P., Bazarov M.I., Kodukhova Yu.V. First record of Round Goby *Neogobius melanostomus* (Perciformes, Gobiidae) in the Uglich Reservoir (Volga River basin) // Inland Water Biology. 2014. V. 7. № 4. P. 406–407.
- Kasyanov A.N., Goroshkova T.V. Morphological features of the Amur sleeper (*Perccottus glenii*, Perciformes, Eleotridae) introduced into water bodies of European Russia // Contemporary Problems of Ecology. 2012. V. 5. № 1. P. 58–70.
- Kasyanov A.N., Klevakin A.A. Stellate tadpole-goby *Benthophilus stellatus* (Sauvage, 1874) in the Cheboksary Reservoir // Russian Journal of Biological Invasions. 2011. V. 2. № 4. P. 242–244.
- Kiryukhina N.A. Molecular and genetic variability in populations of *Syngnathus nigrolineatus* Eichwald 1831 and ways of expansion in the Volga River basins on the basis of mitochondrial DNA sequence analysis // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. V. 4. № 4. P. 249–254.
- Kiyashko V.I., Karabanov D.P., Yakovlev V.N., Slynko Yu.V. Formation and development of the Black Sea-Caspian kilka *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae) in the Rybinsk reservoir // Journal of Ichthyology. 2012. Vol.52. № 8. P. 537–546.
- Klevakin, A.A., Blinov, Yu.V., Minin, A.E., et al. Rybolovstvo v Nizhegorodskoi oblasti [Fishing in the Nizhny Novgorod region], Nizhny Novgorod: Cheboksarskaya tipografiya. 2005. № 1 96 s. [In Russian]
- Koblitskaya A.F. Opredelitel molodi presnovodnykh ryb [Handbook of juvenile freshwater fish]. M.: Lyogkaia i pishchevaia promyshlennost, 1981. 208 s. [In Russian]
- Kodukhova Y.V. Yearly variations of impact of natural hybrids of bream and roach (*Abramis brama* (L.) x *Rutilus rutilus* (L.)) in Rybinsk Reservoir // Russian Journal of Biological Invasions. 2011. V. 2. № 2–3. P. 204–208.
- Kodukhova Yu.V., Borovikova E.A., Karabanov D.P. First record of stellate tadpole goby *Benthophilus stellatus* (Sauvage, 1874) (Actinopterygii: Gobiidae) in the Rybinsk Reservoir // Inland Water Biology. 2016. V. 9. № 4. P. 428–430.
- Kotov A.A., Karabanov D.P., Bekker E.I., et al. Phylogeography of the *Chydorus sphaericus* group (Cladocera: Chydoridae) in the Northern Palearctic // PLoS ONE. 2016. V. 11. № 12. P. e0168711.
- Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European freshwater fishes. Cornol: Publications Kottelat, 2007. 646 p.
- Kozlovskaya S.I. Bychki v Sarahovskom vodokhranilishche [Gobiid fishes in Saratov reservoir] // Voprosy ikhtiologii. 1997. T. 37. № 3. S. 420. [In Russian]
- Levin B.A., Simonov E.P., Ermakov O.A., Levina M.A. et al. Phylogeny and phylogeography of the roaches, genus *Rutilus* (Cyprinidae), at the Eastern part of its range as inferred from mtDNA analysis // Hydrobiologia. 2017. V. 788. № 1. P. 33–46.
- Martemyanov V.I., Borisovskaya E.A. Indices of hydromineral metabolism in tyulka (*Clupeonella cultriventris*; Clupeiformes, Clupeidae) introduced in the Rybinsk Reservoir in comparison to aboriginal and marine fish species // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. V. 1. № 3. P. 187–193.
- Mina M.V., Reshetnikov Y.S., Dgebuadze Y.Y. Taxonomic novelties and problems for users // Journal of Ichthyology. 2006. V. 46. № 4. P. 476–480.
- Moskalkova K.I. Ekologicheskie i morfo-fiziologicheskie predposylki k rasshireniyu areala u bychka-krugliaka *Neogobius melanostomus* v usloviakh antropogennogo zagriazneniia vodoemov [Ecological and morphophysiological prerequisites for expanding the range of the round goby *Neogobius melanostomus* in conditions of anthropogenic pollution of water bodies] // Voprosy ikhtiologii. 1996. T. 36. № 5. S. 615–621. [In Russian]
- Nei M., Kumar S. Molecular evolution and phylogenetics. NY: Oxford University Press, 2000. 333 p.
- Neilson M.E., Stepien C.A. Escape from the Ponto-Caspian: Evolution and biogeography of an endemic goby species flock (Benthophilinae: Gobiidae: Teleostei) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2009. V. 52. № 1. P. 84–102.
- Nelson, J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. Fishes of the World. Fifth edition. Hoboken, New Jersey, USA: John Wiley and Sons, 2016. 707 p.
- Prentis P.J., Wilson J.R.U., Dormontt E.E., et al. Adaptive evolution in invasive species // Trends in Plant Science. 2008. V. 13. № 6. P. 288–294.
- Pravdin I.F. Rukovodstvo po izucheniyu ryb (preimushchestvenno presnovodnykh) [Fish Study Manual (Predominantly Freshwater Species)], Moscow: Pishchevaya Promyshlennost, 1966. 376 s. [In Russian]
- Reshetnikov A.N., Ficetola G.F. Potential range of the invasive fish rotan (*Perccottus glenii*) in the Holarctic // Biological Invasions. 2014. V. 13. № 12. P. 2967–2980.

- Reshetnikov Yu.S., Kotlyar A.N., Rass T.S., Shatunovskii M.I. Piatiazychnyi slovar nazvanii zhivotnykh. Ryby. Latinskii, russkii, angliiskii, nemetskii, frantsuzskii [Five-language dictionary of animal names. Fish. Latin, Russian, English, German, French]. M.: Russkii iazyk, 1989. – 355 s. [In Russian]
- Ryby Rybinskogo vodokhranilishcha: populiatsionnaia dinamika i ekologiya [Fish of Rybinsk Reservoir: population dynamics and ecology]. Ed.: Yu.V. Gerasimov. Yaroslavl: Filigran, 2015. – 418 s. [In Russian]
- Ryby v zapovednikakh Rossii [Fish in the reserves of Russia]. Moscow: KMK, 2010. T. 1. 627 s. [In Russian]
- Semyonov D.Yu. Dannye o morfologii i biologii goloveshki-rotana *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Perciformes, Eleotrididae) Kuibyshevskogo vodokhranilishcha [Data of the morphology and biology of rotan *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Perciformes, Eleotrididae) of the Kuibyshev reservoir] // Yug Rossii: ekologiya, razvitie. 2010. № 3. P. 88–93. [In Russian]
- Shakirova F.M., Severov Y.A., Latypova V.Z. Modern composition of alien fish species in the Kuybyshev reservoir and possible introduction of new representatives into its ecosystem // Russian Journal of Biological Invasions. 2015. V. 6. № 4. P. 278–291.
- Skomorokhov M.O. Caspian bighead goby *Neogobius gorlap* Iljin in Berg, 1949 (Gobiidae, Pisces) – a new invader species in the Moscow River // Russian Journal of Biological Invasions. 2016. V. 7. № 3. P. 297–301.
- Slynko Y.V., Borovikova E.A., Gurovskii A.N. Phylogeography and origin of freshwater populations of tubenose gobies of genus *Proterorhinus* (Gobiidae: Pisces) in Ponto-Caspian Basin // Russian Journal of Genetics. 2013. V. 49. № 11. P. 1144–1154.
- Slynko Y.V., Karabanov D.P., Stolbunova V.V. Genetic analysis of the intraspecific structure of kilka *Clupeonella cultiventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae) // Doklady Biological Sciences. 2010. V. 433. № 1. P. 261–263.
- Slynko Yu. V., Tereshchenko V. G. Ryby presnykh vod ponto-kaspijskogo bassejna raznoobrazie faunogenez dinamika populyacij mekhanizmy adaptacij [Freshwater fish of the Ponto-Caspian basin (Variety, faunogenesis, population dynamics, adaptation mechanisms)]. M: Izdatelstvo “Poligraf-Plus”, 2014. 328 p.
- Sokolov L.I., Tsepkin E.A. Istoricheskii obzor antropogennykh izmenenii ikhtiofauny rek Centralnogo regiona Rossii (na primere basseina Moskvyy-reki i drugikh rek Podmoskovia) [Historical review of anthropogenic changes in the ichthyofauna of rivers in the Central region of Russia (on the example of the Moscow River basin and other rivers of the Moscow region)] // Voprosy ikhtiologii. 2000. T. 40. № 2. S. 166–175. [In Russian]
- Sorokin P.A., Medvedev D.A., Vasil’ev V.P., Vasil’eva E.D. Further studies of mitochondrial genome variability in Ponto-Caspian *Proterorhinus* species (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae) and their taxonomic implications // Acta Ichthyologica et Piscatoria. 2011. V. 41. № 2. P. 95–104.
- Stolbunov I.A., Malin M.I., Karabanov D.P. Finding round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) in the Rybinsk Reservoir // Inland Water Biology. 2013. V. 6. 3 4. P. 365–367.
- Svetovidov A.N. Clupeidae / Check-list of the Fishes of the North-eastern Atlantic and of the Mediterranean J.-C. Hureau, T. Monod (eds.). V. 1. Paris: UNESCO, 1973. P. 99–109.
- Tereshchenko V.G., Tereshchenko L.I. Potentsialnaia skorost rosta chislenosti populiatsii snетка *Osmerus eperlanus* (L.) v usloviakh Kuibyshevskogo vodokhranilishcha [Specific growth rate of smelt *Osmerus eperlanus* (L.) population in Kuibyshev reservoir] // Transactions of IBIW RAS. 2017. № 80(83). P. 86–94. [In Russian]
- Tsiplakov E.P. Rasshirenie arealov nekotorykh vidov ryb v svyazi s gidrostroytelstvom na Volge i aklimatizatsionnymi rabotami [Expansion of ranges of certain fish species due to the hydraulic works on the Volga River and acclimatization activity] // Voprosy ikhtiologii. 1974. T. 14. № 3. S. 396–405.
- Swenson K.M., El-Mabrouk N. Gene trees and species trees: irreconcilable differences // BMC Bioinformatics. V. 13. P. S15.
- Ward R.D., Hanner R., Hebert P.D. The campaign to DNA barcode all fishes, FISH-BOL // Journal of Fish Biology. 2009. V. 74. № 2. P. 329–356.
- Zworykin D.D., Pashkov A.N. Eight-striped cichlasoma – an allochthonous species of cichlid fish (Teleostei: Cichlidae) from Staraya Kuban Lake // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. V. 1. № 1. P. 1–6.

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ РЫБ В ПРИБРЕЖЬЕ ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛГИ И КАМЫ (ПО РЕЗУЛЬТАТАМ КОМПЛЕКСНЫХ ЭКСПЕДИЦИЙ ИБВВ РАН 2005-2017 ГГ.)

**Д. П. Карabanov, Д. Д. Павлов, М. И. Базаров, Е. А. Боровикова, Ю. В. Герасимов,
Ю. В. Кодухова, А. К. Смирнов, И. А. Столбун**

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, Россия, e-mail: dk@ibiw.yaroslavl.ru*

В работе приводятся сведения о чужеродных видах рыб, пойманных в прибрежье водохранилищ рек Волга и Кама. Материал собран в результате комплексных судовых экспедиций ИБВВ РАН за сезон 2005–2017 гг. Выявлены места обитания и оценена относительная численность массовых чужеродных видов Волжско-Камского региона.

Ключевые слова: рыбы, чужеродные виды, водохранилище, Волга, Кама, биологические инвазии.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СТРУКТУРА РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВОЛЖСКОГО КАСКАДА В 1980-е И 2010-е ГГ.

Ю. В. Герасимов¹, М. И. Малин¹, Ю. И. Соломатин¹, М. И. Базаров¹, С. Ю. Бражник²

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, 152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: gu@ibiw.yaroslavl.ru

²Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии 107140 г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, д. 17; e-mail: svetlana_sh@vniro.ru

В работе приводятся результаты сравнительного анализа состояния рыбного населения Волжских водохранилищ в 1980-е и 2010-е гг. Сравнивались данные промысловой статистики за указанный период и результаты тралово-акустических съемок, проведенных по маршруту Ивановское – Волгоградское водохранилища в 1982, 1985, 2015 и 2016 гг. Показано, что изменения в качественных и количественных показателях промысловых и научно-исследовательских траловых уловов имеют сходные тенденции, которые подтверждаются результатами гидроакустических съемок. За исследуемый период в большинстве Волжских водохранилищ произошло снижение промыслового годового вылова рыбы, снизились уловы наиболее ценных в коммерческом плане крупных промысловых видов и исчезли из промысловой статистики осетровые. В то же время, увеличились уловы мелких промысловых видов, доли которых в 1980-е гг. составляли лишь единицы процентов. За счет этих видов изменилось и видовое разнообразие уловов. Те же тенденции наблюдаются и в научно-исследовательских уловах. Исключение составляют Ивановское и Угличское водохранилища, где (соответственно, в 2014 и 2007 гг.) был закрыт промышленный лов, и в настоящее время отмечается увеличение не только общей численности и ихтиомассы рыбного населения, но и обилия видов, относящихся к наиболее ценным в коммерческом плане. Это указывает на то, что снижение данных показателей в остальных Волжских водохранилищах обусловлено чрезмерным промысловым изъятием рыбы в 1990-е – 2000-е гг. Естественные причины, основной из которых стало потепление климата, оказали менее значимое воздействие на состояния рыбного населения Волжских водохранилищ. Его негативное воздействие критически сказалось только на некоторых видах, относящихся к холодноводным и оксифильным видам (корюшка *Osmerus eperlanus* (L.), европейская ряпушка *Coregonus albula* (L.) и налим *Lota lota* (L.)). Потепление привело к значительному снижению их численности, особенно в Верхневолжских водохранилищах, где доля этих видов изначально была значительно выше, чем в водохранилищах Средней и Нижней Волги. Потепление способствовало быстрому расселению в водохранилищах Средней и Верхней Волги черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann), её вселение привело к существенному изменению структуры и трофических связей в пелагических скоплениях рыб Волжских водохранилищ.

Ключевые слова: Волжские водохранилища, рыбы, промысловые уловы, тралово-акустическая съемка, видовое разнообразие, ихтиомасса.

DOI: 10.24411/0320-3557-2018-1-0014

ВВЕДЕНИЕ

Одна из важнейших фундаментальных научных проблем современности – рациональное использование водных биологических ресурсов [Авакян, Асарин, 1998 (Avakyan, Asarin, 1998)]. Суммарная площадь водохранилищ в стране превышает 120000 км² [Поддубный, 1987 (Poddubnyi, 1987)], из них более 20000 км² приходится на водохранилища Волги. Из годового улова в пресных водоемах РФ – 111.3 тыс. т, 10% (более 11 тыс. т) приходится на Волжские водохранилища.

До конца 1980-х гг. на всех водохранилищах существовал промысловый лов рыбы, который осуществлялся государственными предприятиями по единой отработанной за многие годы системе регулирования промысла с развитой системой рыбоохраны. Однако изменения в социально-экономических отношениях, произошедшие в стране в начале 1990-х гг., определённым образом повлияли и на

рыбное хозяйство. Обусловленное этими переменами неудачное реформирование отрасли привело к снижению контроля за ведением промысла. Это, в свою очередь, вызвало возрастание нелегальной промысловой нагрузки на популяции промысловых рыб: резко увеличилась интенсивность браконьерства, а легальные промысловики начали скрывать от официальной статистики значительную долю уловов. Новые формы ведения и регулирования промысла, принятые в 1990-е и в начале 2000-х гг., действуют около 20 лет – период достаточный для подведения итогов относительно эффективности их применения в целях обеспечения рационального использования рыбных ресурсов.

Еще одной причиной изменений, наблюдаемых в водохранилищах Волги в 1990-е и 2000-е гг., стало потепление климата [Литвинов, Законнова, 2011, 2012 (Litvinov,

Zakonnova, 2011, 2012)]. Изменения выражаются в трансформации циклов биогенных элементов (С, N, P), увеличении концентрации растворенного в воде органического вещества, снижении прозрачности и содержания кислорода в гипolimнионе. В 2000-е гг. это привело к существенному изменению в структуре и динамике планктона и бентоса: сместились ключевые даты развития доминантных популяций в сезонном цикле, возросла “пиковая” численность главных доминантов [Лазарева и др., 2012 (Lazareva et al., 2012)]. Указанные изменения в значительной мере повлияли на качество среды обитания рыб, а на некоторые виды, относящиеся к холодноводным (корюшка *Osmerus eperlanus* (L.), ряпушка *Coregonus*

albula (L.) и налим *Lota lota* (L.)), оказали прямое негативное воздействие, лимитируя их численность. В наибольшей степени потепление сказалось на рыбном населении Верхневолжских водохранилищ, где доля холодноводных и оксифильных видов рыб значительно выше, чем в водохранилищах Нижней Волги [Рыбы Рыбинского..., 2015 (Ryby Rybinskogo..., 2015)].

Цель данной работы – сравнительный анализ состояния рыбного населения водохранилищ Волги в 1980-е гг. и в 2010 гг., после двух десятилетий существования новых форм регулирования рыболовства на фоне явных признаков потепления климата.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Был проведен сравнительный анализ промысловых и научных уловов, а также данных гидроакустических исследований, проведенных в 1980-е и 2010-е гг. Для этих целей использовались доступные нам данные промысловой статистики, а так же материалы исследований по оценке численности рыбного населения водохранилищ Волги, выполненных в 1982 и 1985 гг. [Кияшко и др., 1985 (Kiyashko et al., 1985)] и повторенных в 2015 и 2016 гг. Именно в 1980-е г. в практику определения численности рыбного населения во внутренних водоемах, наряду с классическими, прочно вошел гидроакустический метод исследования [Поддубный и др., 1982 (Poddubnyi et al., 1982)], который продолжает активно использоваться для этих целей сотрудниками ИБВВ РАН и в настоящее время, что позволяет значительно повысить объективность получаемых результатов.

Методика проведения тралово-акустической съемки. Плотность распределения и размерно-видовой состав рыбного населения водохранилищ Волги (Иваньковского, Угличского, Рыбинского, Горьковского, Чебоксарского, Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского) определяли методом тралово-акустической съемки. Исследования проводили с борта научно-исследовательских судов ИБВВ РАН (ИБВВ АН СССР), оснащенных гидроакустической аппаратурой и системой кормового траления разноглубинными тралями. Съемки проводили в светлое время суток на русловой части исследуемых водоемов летом 1982, 1985, 2015 и 2016 гг. по единой сетке станций (рис. 1, 2).

Гидроакустические данные собирали во время тралений в русловой части водохранилищ, а также по предварительно запланиро-

ванным пилообразным разрезам, охватывающим как русловые участки, так и биотопы затопленных пойм.

В 1980-е гг. гидроакустические исследования проводили эхолотами Simrad Skipper-607 и “Лещ” с записью показаний на термобумагу и магнитную ленту согласно актуальным на тот момент методическим рекомендациям [Юданов и др., 1984 (Yudanov et al., 1984)]. В 2010-е годы для этих целей применяли современный научный эхолот Simrad EY500 с антенной ES120-7C (рабочая частота 120 кГц, расщепленный луч, круговая диаграмма направленности, угол луча 7°), съемки проводили согласно современным методикам и рекомендациям [Simmonds, MacLennan, 2005; Parker-Stetter et al., 2009].

В оба периода исследований осуществляли сквозную калибровку гидроакустической аппаратуры по образцовой металлической сфере согласно рекомендаций производителя. Обработку полученной информации проводили методом эхоинтегрирования: аппаратно в 1980-е гг. (аналого-цифровым эхоинтегратором АЦЭИ-01, разработанным во ВНИРО) и программно в 2010-е гг. (в программном обеспечении Muriach Echoview 5.0). Интервал интегрирования составлял 60 с, что соответствовало 250 м пути судна.

Гидроакустические работы сопровождались прицельными разноглубинными тралениями. Средний размер и навеска рыб, их видовое соотношение определяли по результатам уловов, приведенных на единицу площади траления по двум–трем горизонтам. Отлов рыбы в придонном слое и в толще воды осуществляли с помощью донного и пелагического тралов соответственно.

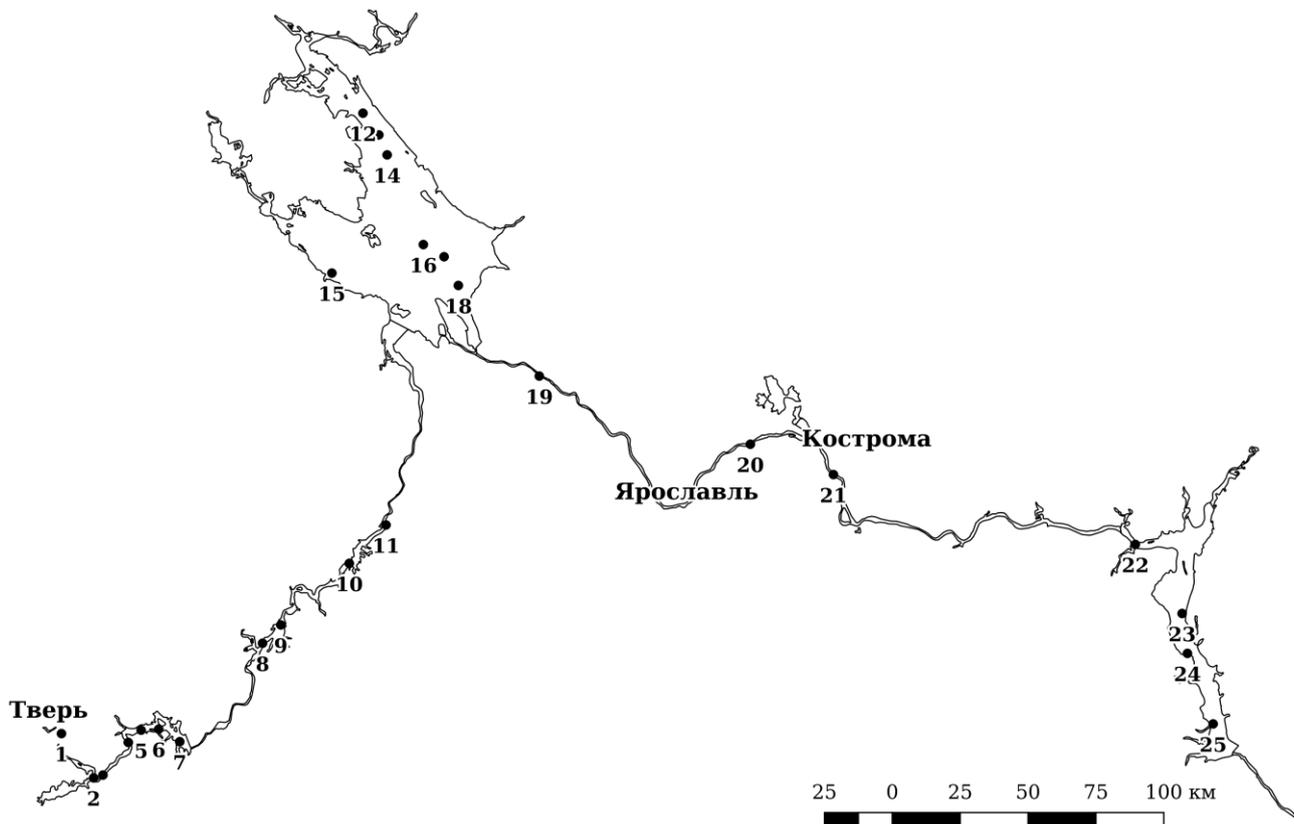


Рис. 1. Схема расположения станций проведения тралово-акустической съемки на Верхневолжских водохранилищах: 1–7 – Ивановское; 8–11 – Угличское; 12–18 – Рыбинское; 19–25 – Горьковское.

Fig. 1. Trawl-acoustics survey stations on Upper Volga: 1–7 – Ivankovo Reservoir; 8–11 – Uglich Reservoir; 12–18 – Rybinsk Reservoir; 19–25 – Gorky Reservoir.

Траловую съемку проводили экспериментальными разноглубинными тралами: донным (горизонтальное раскрытие – 18 м, вертикальное раскрытие – 2 м, ячея в кутке – 22 мм) и пелагическим (горизонтальное раскрытием – 17 м, вертикальное раскрытие – 1.8 м, ячея в кутке – 4 мм) [Лапшин и др., 2010 (Lapshin et al., 2010)]. Коэффициенты уловистости орудий лова приняты равными 0.4 для пелагического [Лапшин и др., 2010 (Lapshin et al., 2010)] и 0.4–0.6 для донного трала [Сечин, 1990 (Sechin, 1990)]. Лов рыбы пелагическим тралом на горизонтах, определенных по данным эхолота, осуществлялся с использованием поводцов, закрепляемых на траловых досках и пластиковых бочках. Весь улов обрабатывался

на месте согласно общепринятой методике [Правдин, 1966 (Pravdin, 1966)].

Для удобства обсуждения результатов проведенного анализа использовался промысловый термин “частиковая рыба”, служащий для обозначения рыб, лов которых производится частыми, т. е. мелкочейистыми, сетями. К крупному частику относятся: сазан *Cyprinus carpio* L., лещ *Abramis brama* (L.), судак *Sander lucioperca* (L.), щука *Esox lucius* L., сом *Silurus glanis* L., а к мелкому – чехонь *Pelecus cultratus* (L.), синец *Abramis ballerus* (L.), плотва *Rutilus rutilus* (L.), густера *Blicca bjoerkna* (L.), красноперка *Scardinius erythrophthalmus* (L.), карась *Carassius carassius* (L.) и др.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. Промысловые уловы на водохранилищах Волги в 1980-е и 2010-е гг. Из анализа промысловых уловов за указанный период выпадают Угличское и Ивановское водохранилища, поскольку на первом промышленный лов закрыт с 2007 г., а на втором с 2014 г., и в настоящее время ведется только любительский лов.

Современное состояние промысла рыбы на водохранилищах Волги по сравнению с

1980-ми гг. характеризуется снижением годового вылова по всем водохранилищам более чем на 1100 т (табл. 1). Наблюдается уменьшение вылова крупного частика в 1.6 раза (на 2300 т) и крупных хищников (судак, щука, сом) почти в 2 раза (на 850 т) (табл. 2). Отмечено снижение вылова осетровых (в основном стерлядь *Acipenser ruthenus* L.). По данным официальной статистики в 1980-е гг. их улов составлял около 20 т, тогда как в 2010-е гг.

было выловлено менее 1 т. На этом фоне наблюдается значительное увеличение уловов видов рыб из категории мелкого частика (густера, чехонь и др.) более чем на 1700 т (табл. 3). Уловы карася увеличились в почти в 17 раз, красноперки более чем в 10 раз, уве-

личение остальных составило от 1.5 до 4 раз. Относительное увеличение уловов густеры и берша *Sander volgense* (Gmelin), меньше, чем у других видов (менее чем в 1.5 раза), но в натуральном выражении это более 400 т/год.

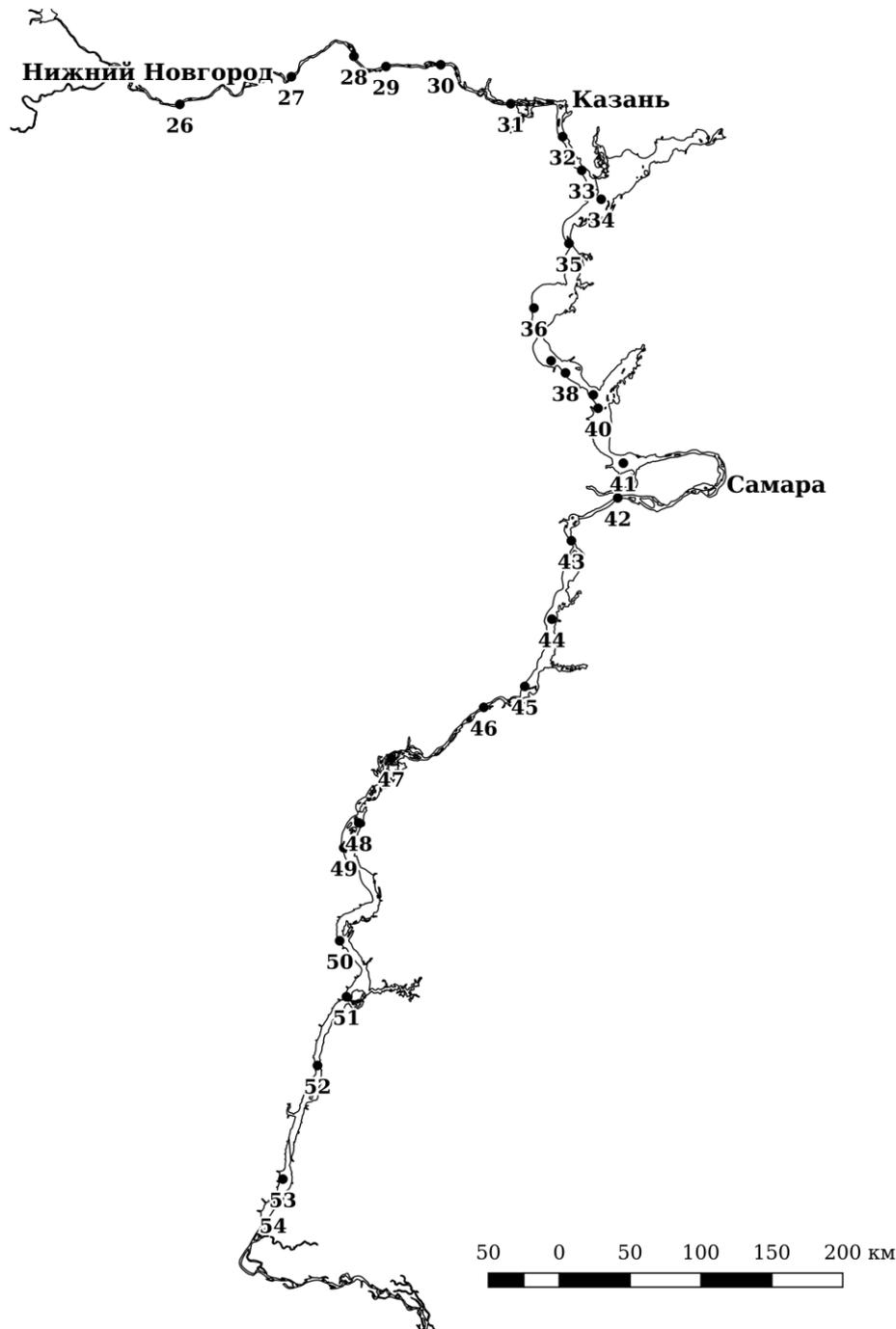


Рис. 2. Схема расположения станций проведения тралово-акустической съемки на Средне- и Нижневолжских водохранилищах: 26–29 – Чебоксарское; 30–41 – Куйбышевское; 42–45 – Саратовское; 46–54 – Волгоградское.

Fig. 2. Trawl-acoustics survey stations on Middle and Lower Volga: 26–29 – Cheboksary Reservoir; 30–41 – Kuybyshev Reservoir; 42–45 – Saratov Reservoir; 46–54 – Volgograd Reservoir.

Исключение составили только те виды мелкого частика, которые в 1980-е гг. являлись традиционными объектами промыслового лова, и их доля в общих промысловых уловах в то время значительно превышала 10% (табл. 2). К ним относятся плотва, синец и на-

лим. Относительное снижение их уловов меньше, чем у видов крупного частика (менее чем в 1.5 раза), но в натуральном выражении это около 600 т/год. Максимальное снижение, более чем в 3 раза отмечено для налима (190 т/год).

Таблица 1. Качественный состав общего суммарного промыслового вылова по всем Волжским водохранилищам в 1980-е и 2010-е гг.

Table 1. Qualitative composition of total commercial catch on Volga reservoirs in the 1980s and 2010s

Промысловые категории улова Categories	Уловы, т Catch, tons		Δ
	1980-е	2010-е	
Общие уловы Total catch	12226	11058	1168
Крупный частик Large-sized species	6172	3872	2300
Мелкий частик Small-sized species	5644	7357	1713
Доля хищников Predators	1810	958	852
Осетровые Sturgeons	17.6	0.8	16.8

Таблица 2. Виды, промысловые уловы которых на Волжских водохранилищах в период с 1980-х по 2010-е гг. снизились

Table 2. Fish species with decreased occurrence in commercial catches in Volga reservoirs in period from 1980s to 2010s

Виды Species	Уловы, т Catches, tons		Δ	Кратность Ratio
	1980-е	2010-е		
Лещ Bream	4267	2685	1582	1.6
Плотва Roach	1948	1547	401	1.2
Синец Blue bream	1088	910	178	1.2
Судак Zander	1127	613	514	1.8
Щука Pike	554	291	263	1.9
Сом European catfish	127	54	73	2.4
Налим Burbot	278	86	192	3.2

Таблица 3. Виды, промысловые уловы которых на Волжских водохранилищах в период с 1980-х по 2010-е гг. увеличились

Table 3. Fish species with increased occurrence in commercial catches in Volga reservoirs in period from 1980s to 2010s

Виды Species	Уловы, т Catches, ton		Δ	Кратность Ratio
	1980-е	2010-е		
Сазан Common carp	58	110	52	1.9
Карась Cucian carp	33	554	521	16.8
Жерех Asp	37	116	79	3.14
Чехонь Sabrefish	284	647	363	2.3
Густера Silver bream	946	1277	331	1.3
Уклейка Bleak	68	100	32	1.5
Красноперка Common rudd	11	122	111	11.1
Окунь Perch	252	1120	868	4.4
Берш Volga pikeperch	408	513	105	1.3

Увеличение в промысловой статистике в 2010-е гг. доли видов мелкого частика сопровождалось и увеличением их видового разнообразия. В промысловых уловах появились такие виды, как голавль *Leuciscus cephalus* (L.) и линь *Tinca tinca* (L.), средний суммарный вылов которых составил около 100 т/год. Значительную долю в уловах на водохранилищах Нижней Волги представили искусственные вселенцы: белый амур *Stenopogaryngodon idella* (Valenciennes), белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes) и рыбец *Vimba vimba* (L.). Их средний суммар-

ный промысловый улов в 2010-е гг. превысил 160 т/год.

Сравнительный анализ промысловых уловов в каждом из водохранилищ показал неоднозначность в их динамике (табл. 4). Из 6 водохранилищ, на которых до настоящего времени производится промысловый лов рыбы, на 3-х (Рыбинское, Куйбышевское и Саратовское) наблюдается снижение уловов от 1.2 до 1.7 раз (на 400–1100 т). На Волгоградском отмечено отсутствие значительной разницы, а на Горьковском и Чебоксарском водохранилищах, наоборот, повышение уловов составило от 1.8 до 2 раз (300 и 600 т).

Таблица 4. Промысловый вылов (т/год) на Волжских водохранилищах в 1980-е и 2010-е гг.

Table 4. Commercial catches (tons/year) in Volga reservoirs in 1980s and 2010s

Годы	Промысловый вылов, т/год Commercial catch, tons/year					
	Р R	Г G	Ч C	К K	С S	В V
1980-е	2776	418	457	4267	1166	3139
2010-е	1650	737	1032	3745	788	3103

Примечание. Водохранилища: Р – Рыбинское; Г – Горьковское; Ч – Чебоксарское; К – Куйбышевское; С – Саратовское; В – Волгоградское.

Note. R – Rybinsk Reservoir, G – Gorky Reservoir, C – Cheboksary Reservoir, K – Kuibyshev Reservoir, S – Saratov Reservoir, V – Volgograd Reservoir.

В 4-х водохранилищах (Рыбинское, Куйбышевское, Саратовское и Волгоградское) отмечено снижение улова крупного частика в среднем более чем на 700 т (от 1.3 до 3 раз)

(табл. 5). В отличие от них на Горьковском отсутствуют значительные различия, а на Чебоксарском наблюдается более чем 2-х кратное увеличение.

Таблица 5. Вылов (т/год) крупного частика на Волжских водохранилищах в 1980-е и 2010-е гг.

Table 5. Commercial catch (tons/year) of large-sized fish species in Volga reservoirs in the 1980s and 2010s

Годы	Промысловый вылов, т/год Commercial catch, tons/year					
	Р R	Г G	Ч C	К K	С S	В V
1980-е	1424	206	154	2274	446	1664
2010-е	489	274	369	1334	341	723

Примечание. Обозначения как в таблице 1.

Note. Notation as in Table 1.

Сходная динамика отмечена и в уловах крупных хищников. Относительно небольшое увеличение их вылова наблюдается только в Горьковском и Чебоксарском водохранилищах

(соответственно, на 60 и 30 т). В остальных водохранилищах уловы видов данной категории снизились более чем в два раза (в среднем на 250 т) (табл. 6).

Таблица 6. Вылов (т/год) хищников из категории крупный частик на Волжских водохранилищах в 1980-е и 2010-е гг.

Table 6. Commercial catch (tons/year) of large-sized predatory fish species in Volga reservoirs in the 1980s and 2010s

Годы	Промысловый вылов, т/год Commercial catch, tons/year					
	Р R	Г G	Ч C	К K	С S	В V
1980-е	477	32	70	584	123	577
2010-е	144	101	108	253	84	263

Примечание. Обозначения как в таблице 1.

Note. Notation as in Table 1.

Еще более значительное снижение наблюдается в уловах осетровых (стерлядь), которые в 1980-е гг. отмечались в промысловой статистике 4-х водохранилищ (Чебоксарское, Куйбышевское, Саратовское и Волгоградское), где в среднем в год вылавливалось от 2.2 до 9.7 т.

Таблица 7. Динамика уловов (т) осетровых на Волжских водохранилищах в 1980-е и 2010-е гг.

Table 7. Dynamics of sturgeons catches (tons) in Volga reservoirs in the 1980s and 2010s

Годы	Промысловый вылов, т/год Commercial catch, tons/year					
	Р R	Г G	Ч C	К K	С S	В V
1980-е	0	0	2.2	9.7	5.1	0.7
2010-е	0	0	0.2	0.5	0.1	0.0

Примечание. Обозначения как в таблице 4.

Note. Notation as in Table 4.

Уловы видов, относящихся к категории мелкого частика, в 4-х водохранилищах (Горьковское, Чебоксарское, Куйбышевское и Волгоградское) увеличились на 250–900 т. В Рыбинском водохранилище достоверные изменения

В настоящее время промысловые уловы стерляди официально отмечаются только в трех водохранилищах (Чебоксарское, Куйбышевское и Саратовское) и в среднем в год вылавливается от 0.1 до 0.5 т (табл. 7).

не отмечены. Только в Саратовском водохранилище, как и в случае с видами крупного частика, произошло снижение их уловов в 1.6 раза (на 250 т) (табл. 8).

Таблица 8. Динамика уловов мелкого частика на Волжских водохранилищах в 1980-е и 2010-е гг.

Table 8. Dynamics of small-sized fish species catches in Volga reservoirs in the 1980s and 2010s

Годы	Промысловый вылов, т/год Commercial catch, tons/year					
	Р R	Г G	Ч C	К K	С S	В V
1980-е	1324	211	300	1910	677	1270
2010-е	1161	463	583	2292	425	2248

Примечание. Обозначения как в таблице 4.

Note. Notation as in Table 4.

Во всех водохранилищах (кроме Куйбышевского) в 2010-е гг. наблюдается увеличение видового разнообразия промысловых уловов на 3–9 видов (табл. 9). В первую очередь, это произошло за счет появления видов мелкого частика (белоглазка *Abramis sapa* (Pallas), уклейка *Alburnus alburnus* (L.), линь, красноперка, карась, берш, ерш *Gymnocephalus cernuus* (L.)). Многие из этих видов, не отмечавшихся в промысловой статистике в 1980-е годы, присутствовали в то время в ихтиофауне водохранилищ, но, составляя незначительную долю в улове, попадали в категорию “прочие”. В 2010-е гг. на фоне снижения уловов крупного частика, промысел частично был переориентирован на увеличение вылова мелкого частика, виды которого стали фигурировать в промысловой статистике. Кроме того, в волжских водохранилищах фиксируется значительное количество новых видов. Их появление обусловлено преднамеренной акклиматизацией хозяйственно ценных видов рыб (белый

толстолобик, белый амур, рыбец, сазан и т.д.). Этот процесс часто сопровождается случайной интродукцией “попутных” видов (ротан *Percottus glenii* Dybowski, пуголовка *Benthophilus stellatus* (Sauvage) и т.д.) [Карabanов и др., 2018 (Karabanov et al., 2018)]. Кроме того, в результате деятельности человека изменяются условия среды и создаются условия для непреднамеренного увеличения ареала некоторых видов, которые в настоящее время регистрируются практически во всех волжских водохранилищах (каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* (Nordmann)), каспийские бычки.

Характерным для современного состояние ресурсной базы рыбного промысла на Волжских водохранилищах, является снижение общей доли в годовом промысловом вылове видов, которые ранее традиционно составляли основу промысла (доля которых в общем улове более 10%) (табл. 10).

Таблица 9. Количество видов в общем промысловом вылове на Волжских водохранилищах в 1980-е и 2010-е гг.**Table 9.** Number of species in total commercial catches in Volga Reservoirs in the 1980s and 2010s

Годы	Количество видов Number of species					
	Р R	Г G	Ч C	К K	С S	В V
1980-е	13	12	14	21	21	21
2010-е	18	20	23	18	24	26

Примечание. Обозначения как в таблице 4.

Note. Notation as in Table 4.

Таблица 10. Количество ресурсообразующих видов (улов 10% и более от общего) и их суммарная доля на волжских водохранилищах в 1980-е и 2010-е гг.**Table 10.** Number of resource-forming species ($\geq 10\%$ of the total catch) and their contribution in total commercial catch in Volga reservoirs in the 1980s and 2010s

Годы	Количество видов (<i>n</i>) и их суммарная доля (%) Number of species (<i>n</i>) and their contribution (%) in total catch											
	Р R		Г G		Ч C		К K		С S		В V	
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
1980-е	5	92 %	2	80 %	3	82.1	3	63 %	3	66 %	5	83 %
2010-е	4	77 %	4	72 %	4	72.6	5	73 %	4	71 %	5	60 %

Примечание. Обозначения как в таблице 4.

Note. Notation as in Table 4.

При этом в составе ресурсообразующих видов происходит замена представителей крупного частика на виды из категории “мелкий частик”. В 1980-е гг. основу промысловых уловов на Рыбинском водохранилище составляли пять видов с долей более 10% (лещ, плотва, судак, щука, налим), среди которых лещ составлял основу промысла. При этом их суммарная доля достигала 92% от общего улова (табл. 10) и три вида из них являлись представителями крупного частика. В 2010-е подобных видов осталось 4 (лещ, плотва, синец, окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) с суммарной долей 77% и только один вид из них относится к крупному частику, а на первое место вышел синец [Герасимов и др., 2010 (Gerasimov et al., 2010)]. Доли судака, щуки и налима, составлявшие у каждого вида в 1980-е гг. около 10%, сократились более чем в 2 раза. На третье место в промысле вышли плотва и окунь (соответственно, 18 и 12%).

В Горьковском водохранилище к основным промысловым видам – лещу и плотве (41 и 39%), доминировавшим в промысловых уловах в 1980-е гг., в 2010-е гг. на фоне снижения их долей (24 и 23%) добавился окунь (18%). В Чебоксарском водохранилище изменения оказались менее значимыми, но и здесь в 2010-е гг. из промысловой статистики исчезли осетровые. В Куйбышевском водохранилище в 1980-е гг. доминировали в уловах лещ, плотва и судак (38, 17 и 9%) и 0.2% составляли осетровые. В 2010-е гг. доминирование леща и плотвы сохранилось (32 и 11%), но значительно возросли доли

синца, густеры и чехони (12, 10 и 9%), при этом почти в два раза сократились уловы судака и исчезли осетровые. В Саратовском водохранилище в 1980-е гг. доминировали лещ, синец и плотва (27, 20 и 19%), 6% составляла сельдь и 0.4% осетровые. В 2010-е гг. сохранилось доминирование леща и плотвы (33 и 16%), но выросли уловы густеры и окуня (13 и 12%), сельдь (вид в промысловой статистике не указан) и осетровые исчезли из уловов. В Волгоградском водохранилище в 1980-е гг. основу уловов составляли лещ, густера, судак (36, 16 и 14% соответственно), очень незначительную долю в уловах имели сельдь и осетровые (0.6 и 0.02%). В 2010-е гг. основная доля в уловах уже приходится на густеру (18%), на втором месте оказались лещ, окунь, плотва и карась (12.12, 11 и 11%), причем доля карася в 1980-е гг. не превышала 0.2%. Доля судака уменьшилась в 4 раза. Сельдь и осетровые в 2010-е гг. в промысловой статистике не значатся.

Из анализа видно, что уловы таких видов, как густера, синец, окунь, карась в 1980-е гг. в большинстве водохранилищ составляли единицы или доли процентов, а в 2010-е гг. они становятся основными промысловыми видами, уловы которых достигают или превышают 10% от общего годового вылова.

Следовательно, общей для практически всех Волжских водохранилищ тенденцией в рыбном промысле в период с 1980-х по 2010-е гг. является снижение годового вылова за счет видов крупного частика и особенно хищников, входящих в

эту категорию. Но, при этом значительно возрастает вылов мелкого частика и количество видов этой категории, составляющих основу промысла. Там, где уловы мелкого частика компенсируют снижение уловов крупного частика (Горьковское и Волгоградское водохранилища) наблюдается увеличение или относительное постоянство общих уловов, в остальных случаях они снижаются или имеют тенденцию к уменьшению. Эти изменения определяют снижение и качественных, с коммерческой точки зрения, показателей промысловых уловов, что обусловлено исчезновением из уловов осетровых и замещением в уловах более ценных видов из категории крупного частика видами мелкого частика.

Исключение составляет Чебоксарское водохранилище, являющееся самым молодым из Волжских водохранилищ (залито в 1982 г.). Интенсификация промысла на нем началась с 1987 г. и связана она была с увеличением промыслового запаса рыб. За период с 1982 г. по 1990 г. промысловые уловы выросли с 82 т до 519 т. Однако начавшиеся затем перемены в стране негативно повлияли на развитие промысла и достоверность рыбопромысловой статистики на этом водохранилище. Это не позволяет с достаточной долей уверенности утверждать, что взятый для сравнения период с 1987 по 1990 гг. объективно отражает состояние рыбного промысла и промысловых запасов рыб на Чебоксарском водохранилище в первое десятилетие его существования.

В целом, изменения в рыбном хозяйстве волжских водохранилищ за период с 1980-х по 2010-е гг. могут быть связаны как с хозяйственной деятельностью человека, так и с влиянием природных факторов, например, явными признаками потепления климата, наблюдаемыми в 1990-е и 2000-е гг. [Литвинов, Законнова, 2011, 2012 (Litvinov, Zakonnova, 2011, 2012)]. Для выяснения причин этого были проанализированы сравнительные данные исследований с использованием тралово-акустической съемки, проведенных на волжских водохранилищах в 1980-е и 2010-е гг.

2. Результаты съемки донным тралом на водохранилищах Волги в 1980-е и 2010-е гг. Анализ данных траловых съемок, выполненных на водохранилищах Волги в 1980-е и 2010-е гг. показал, что и в промысловых и в траловых уловах наблюдаются сходные тенденции. Отмечено снижение среднего улова (экз. за час траления) для каждого водохранилища в 1.6 раза (табл. 11). Наблюдается уменьшение вылова крупного частика в 2 раза, снижение вылова крупных хищников (судак, щука, сом) в 2 раза, снижение вылова осетровых

(стерлядь) более чем в 100 раз и увеличение уловов мелкого частика в 1.6 раза.

Таблица 11. Качественный состав исследовательских уловов в 1980-е и 2010-е гг.

Table 11. Qualitative composition of scientific catches in the 1980s and 2010s

Промысловые категории улова Categories	Улов, экз./час траления Catch, ind. per hour of trawling		Δ
	1980-е	2010-е	
Общие уловы Total catch	340	218	122
Крупный частик Large-sized species	253	119	134
Мелкий частик Small-sized species	57	93	36
Доля хищников Predators	4.7	2.6	2.1
Осетровые Sturgeons	37.8	0.3	37.5

Сравнительный анализ научно-исследовательских уловов в каждом из водохранилищ показал (табл. 12), что в период с 1980-х по 2010-е гг. в 2-х водохранилищах (Угличское и Рыбинское) произошло увеличение средних уловов более чем в 3 раза, недостоверные изменения на Ивановском водохранилище, а на всех остальных (Горьковское, Чебоксарское, Куйбышевское, Саратовское и Волгоградское) снижение вылова от 2 до 17 раз.

Только на Угличском водохранилище наблюдается достоверное увеличение уловов крупного частика более чем в 3 раза. На Рыбинском, Ивановском и Куйбышевском изменения незначительны, а на остальных – достоверное снижение показателей от 5 до 18 раз (Горьковское, Чебоксарское, Саратовское и Волгоградское водохранилища) (табл. 13).

Траловые уловы крупных хищников за час траления в открытых плесах волжских водохранилищах и в 1980-е и в 2010-е гг. составляли и составляют единицы особей. Только в Чебоксарском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах отмечено достоверное снижение их уловов (табл. 14).

Уловы видов, относящиеся к категории мелкого частика, в 4-х водохранилищах (Угличское, Ивановское, Рыбинском и Чебоксарское) увеличились в 2–7 раза, а в остальных (Горьковское, Куйбышевское Саратовском и Волгоградское) уменьшились в 1.3–23 раза (табл. 15).

Таблица 12. Научно-исследовательские траловые уловы на Волжских водохранилищах в 1980-е и 2010-е гг.

Table 12. Scientific trawl catches in Volga reservoirs in 1980s and 2010s

Годы	Улов, экз./час траления							
	Catch, ind. per hour of trawling							
	И	У	Р	Г	Ч	К	С	В
	I	U	R	G	C	K	S	V
1980-е	404	104	144	731	422	209	427	277
2010-е	383	369	556	129	171	98	26	16

Примечание. Водохранилища: И – Ивановское, У – Угличское, Р – Рыбинское; Г – Горьковское; Ч – Чебоксарское; К – Куйбышевское; С – Саратовское; В – Волгоградское.

Note. I – Ivankovo Reservoir, U – Uglich Reservoir, R – Rybinsk Reservoir, G – Gorky Reservoir, C – Cheboksary Reservoir, K – Kuybyshev Reservoir, S – Saratov Reservoir, V – Volgograd Reservoir.

Таблица 13. Научно-исследовательские траловые уловы видов из категории крупного частика на Волжских водохранилищах в 1980-е и 2010-е гг.

Table 13. Large-sized fish species in scientific trawl catches in Volga reservoirs in 1980s and 2010s

Годы	Улов, экз./час траления							
	Catch, ind. per hour of trawling							
	И	У	Р	Г	Ч	К	С	В
	I	U	R	G	C	K	S	V
1980-е	356	93	88	636	303	0.3	337	209
2010-е	304	333	121	108	56	0.2	18	12

Примечание. Обозначения как в таблице 12.

Note. Notation as in Table 12.

Таблица 14. Научно-исследовательские траловые уловы хищников из категории крупного частика на Волжских водохранилищах в 1980-е и 2010-е гг.

Table 14. Large-sized predatory fish species in scientific trawl catches in Volga reservoirs in 1980s and 2010s

Годы	Улов, экз./час траления							
	Catch, ind. per hour of trawling							
	И	У	Р	Г	Ч	К	С	В
	I	U	R	G	C	K	S	V
1980-е	4.7	1.3	4.1	2.2	10.4	3.2	5.5	5.9
2010-е	6.5	1.8	5.5	2.3	1.5	2.8	0.0	0.0

Примечание. Обозначения как в таблице 12.

Note. Notation as in Table 12.

Таблица 15. Научно-исследовательские траловые уловы видов из категории мелкого частика на Волжских водохранилищах в 1980-е и 2010-е гг.

Table 15. Small-sized fish species in scientific trawl catches in Volga reservoirs in 1980s and 2010s

Годы	Улов, экз./час траления							
	Catch, ind. per hour of trawling							
	И	У	Р	Г	Ч	К	С	В
	I	U	R	G	C	K	S	V
1980-е	48	11	56	96	44	60	80	69
2010-е	80	35	435	22	114	49	8	3

Примечание. Обозначения как в таблице 12.

Note. Notation as in Table 12.

Таблица 16. Научно-исследовательские траловые уловы осетровых (стерляди) на Волжских водохранилищах в 1980-е и 2010-е гг.

Table 16. Sturgeons (starlet) in scientific trawl catches in Volga reservoirs in 1980s and 2010s

Годы	Улов, экз./час траления							
	Catch, ind. per hour of trawling							
	И	У	Р	Г	Ч	К	С	В
	I	U	R	G	C	K	S	V
1980-е	–	–	–	–	75	29	9	–
2010-е	–	–	–	–	0.5	0.4	0.2	–

Примечание. Обозначения как в таблице 12.

Note. Notation as in Table 12.

Уловы осетровых в 1980-е гг. в Чебоксарском водохранилище достигали 75, в Куйбышевском – 29, в Саратовском – 9 экз. за час траления, а в 2010-е в этих водохранилищах их попадания в трал были единичными (табл. 16).

Как и в случае с промысловым выловом, при научно-исследовательском траловом лове общей для большинства волжских водохранилищ тенденцией было снижение общих уловов. На этом фоне уменьшаются уловы осетровых, крупного частика и крупных хищников, входящих в эту категорию.

С траловыми уловами мелкого частика все не так однозначно, как с их промысловым выловом. Обусловлено это тем, что практически все массовые виды из этой категории, за исключением синца, предпочитают пойменные участки водохранилищ [Герасимов, Поддубный, 1999 (Gerasimov, Poddubny, 1999)], где траления донным тралом имеют определённые ограничения из-за малых глубин и остатков древесной растительности.

Основным видом промысла в настоящее время является лов ставными сетями, который ведется большей частью на пойменных участках водохранилищ, поэтому, факт увеличения в рыбном населении водохранилищ доли видов из категории мелкого частика более очевиден при анализе промысловых уловов. Еще одной причиной этого может быть переориентация промысла на эти виды в связи со снижением запасов крупного частика.

Иная ситуация наблюдается на Рыбинском водохранилище, где научно-исследовательские траловые уловы мелкого

частика выросли в первую очередь за счет синца – вида, предпочитающего русловые участки водохранилищ. Они компенсируют снижение уловов крупного частика, в результате на этом водохранилище и происходит увеличение общих траловых уловов.

Исключением являются только Ивановское и Угличское водохранилища. На Ивановском негативные изменения оказались менее выраженными, чем на других водохранилищах, а на Угличском наблюдается значительное увеличение всех рассмотренных показателей. Причиной этого является то, что на указанных водоемах прекращен промышленный вылов рыбы, а различия обусловлены тем, что на Угличском водохранилище запрет промысла введен раньше (с 2007 г.), чем на Ивановском (с 2014 г.).

Изменения в видовом разнообразии в научно-исследовательских траловых уловах в Волжских водохранилищах неоднозначно. Его увеличение отмечено в Ивановском и Угличском водохранилищах. В Куйбышевском водохранилище увеличение количества видов произошло за счет появления вселенцев, которые в 1980-е годы здесь не встречались: бычка-головача *Neogobius iljini* Vasil'eva, Vasil'ev, пуголовки и тюльки. В Верхневолжских водохранилищах в траловых уловах в 2010-е гг. стали отмечаться берш, окунь, чехонь, плотва, синец и карась, в водохранилищах Средней и Нижней Волги – карась, жерех *Aspius aspius* (L.), берш и чехонь. При этом, перестали встречаться такие виды, как щука, налим, язь *Leuciscus idus* (L.), окунь и сом.

Таблица 17. Количество видов в научно-исследовательских траловых уловах на Волжских водохранилищах в 1980-е и 2010-е гг.

Table 17. Number of species in scientific trawl catches in Volga Reservoirs in the 1980s and 2010s

Годы	Количество видов Number of species							
	И I	У U	Р R	Г G	Ч C	К K	С S	В V
1980-е	8	5	15	14	13	13	12	10
2010-е	9	9	14	9	10	16	6	4

Примечание. Обозначения как в таблице 12.

Note. Notation as in Table 12.

Как и в промысловых уловах, в научно-исследовательских траловых уловах в период с 1980-х по 2010-е гг. произошло снижение доли видов крупного частика (лещ, судак) и осетровых (табл. 18), в промысловых уловах так же снизилась доля щуки и сома. Отсутствие данных по этим видам в научно-исследовательских уловах обусловлены тем, что траловый лов проводился в открытых пле-

сах водохранилища на русловых участках р. Волги, а основные местообитания данных видов находятся на пойменных участках. Поэтому на фоне снижения общей численности этих видов, их встречаемость в траловых уловах стала единичной, а доля в общих уловах составляет в настоящее время лишь сотые и тысячные доли процента. Это же относится и к виду из категории мелкого частика – окуню.

Таблица 18. Доля (%) видов из категории крупного частика в промысловых уловах и научно-исследовательских траловых уловах на Волжских водохранилищах в 1980-е и 2010-е гг.

Table 18. Contribution (%) of large-sized fish species in commercial and scientific trawl catches in Volga reservoirs in the 1980s and 2010s

Годы	Лещ Bream		Судак Zander		Щука Pike		Сом European catfish		Осетровые Sturgeons	
	П С	Н-и S	П С	Н-и S	П С	Н-и S	П С	Н-и S	П С	Н-и S
1980-е	35	74	8	1.4	4	–	0.9	–	0.2	6
2010-е	24	63	6	0.9	3	–	0.5	–	0	0.3

Примечание. П – промысловый лов, Н-и – научно-исследовательский лов

Note. С – commercial catch, S – scientific catch.

На фоне снижения уловов крупного частика увеличилась доля видов из категории мелкого частика (табл. 19). В период с 1980-х по 2010-е гг. доля густеры, синца, берша

и чехони возросла как в промысловых, так и в научно исследовательских траловых уловах. Особенно это касается водохранилищ Верхней и Средней Волги.

Таблица 19. Доля (%) видов из категории мелкого частика в промысловых уловах и научно-исследовательских траловых уловах на Волжских водохранилищах в 1980-е и 2010-е гг.

Table 19. Contribution (%) of small-sized fish species in commercial and scientific trawl catches in Volga reservoirs in the 1980s and 2010s

Годы	Плотва Roach		Густера Silver bream		Синец Blue bream		Окунь Perch		Налим Burbot		Чехонь Sabrefish		Берш Volga pikeperch	
	П С	Н-и S	П С	Н-и S	П С	Н-и S	П С	Н-и S	П С	Н-и S	П С	Н-и S	П С	Н-и S
1980-е	20	1.4	8	6	6	6	2	-	2	0.4	2	2	2	1
2010-е	16	0.5	11	15	9	17	12	-	1	0.04	4	6	4	2

Примечание. Обозначения как в табл. 18.

Note. Notation as in Table 18.

Исключением являются только плотва и налим, причем как в промысловых, так и в научно-исследовательских траловых уловах. Снижение их доли в уловах, в отличие от других видов мелкого частика, может быть обусловлено различными факторами. Снижение уловов плотвы произошло на трех Волжских водохранилищах Рыбинское (на 160 т), Куйбышевское (на 340 т) и Саратовское (около 100 т), в остальных водохранилищах вылов не изменился (Горьковское) или увеличился (Чебоксарское и Волгоградское на 100 т в каждом).

Плотва – самый распространённый вид в волжских водохранилищах с момента их заливки. В промысле на всех водохранилищах этот вид всегда занимал 2–3 места, являясь одним из основных ресурсобразующих промысловых объектов. Давние традиции лова этого вида, а также налаженные рынки сбыта обусловили высокую промысловую нагрузку на плотву в 1990-е и 2000-е гг. и, соответственно, привели к ее чрезмерному промысловому изъятию.

Второй причиной снижения промысловых уловов плотвы может быть падение интереса промысла к плотве в последние годы, обусловленное уменьшением её размерных характеристик. Крупные размеры плотвы и,

как следствие, ее коммерческая ценность определяются наличием в популяции моллюскоядной морфы. Численность этой экологической формы определяется запасом в водоеме её основного кормового объекта – двухстворчатого моллюска из рода *Dreissena*. В 2000-е гг. потепление стало фактором, оказавшим существенное негативное влияние на обилие *D. polymorpha* в водохранилищах Верхней Волги, где плотва является одним из основных объектов промысла. Оно привело к ухудшению кислородного режима, результатом чего стало снижение количества моллюсков в этих водохранилищах [Лазарева и др., 2018 (Lazareva et al., 2018)]. Это, в свою очередь, обусловило снижение темпа роста плотвы [Рыбы Рыбинского водохранилища..., 2015 (Ryby Rybinskogo..., 2015)]. Кроме того, исчезновение или снижение обилия дрейссены в открытых плесах водохранилищ привело к перемещению плотвы на мелководные прибрежные участки, что стало причиной уменьшения её доли в уловах донного трала.

Налим, являясь среднечисленным видом, тем не менее, всегда представлял собой коммерчески ценный объект лова. Усилившееся в последние годы давление промысла определя-

ет сходство многолетней динамики промысловых уловов налима и таких видов, как лещ, судак и щука. Кроме этого, в отличие от других промысловых видов Волжских водохранилищ, налим является холодноводным видом и важным фактором, влияние которого в значительной мере сказалось на численности его популяции в 2000-е годы, стало существенное потепление воды, обусловленное началом быстрого потепления климата [Литвинов, Законнова, 2011, 2012 (Litvinov, Zakonnova, 2011, 2012)]. Оба фактора: интенсивный промысел и потепление, в свою очередь привели к резкому снижению численности налима, что отразилось на величине его траловых и промысловых уловов [Рыбы Рыбинского водохранилища..., 2015 (Ryby Rybinskogo..., 2015)].

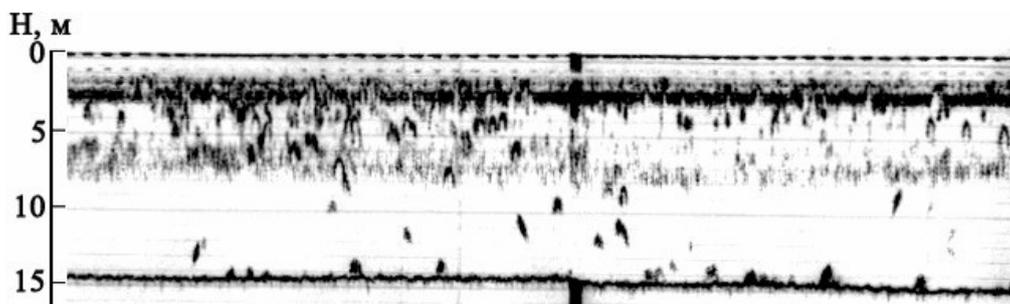
Совпадение данных промысловой статистики и научно-исследовательских траловых уловов указывает на объективность полученных данных. Как и в случае с промысловыми уловами, при научно-исследовательском траловом лове общей для большинства волжских водохранилищ тенденцией является снижение общих уловов. На этом фоне, как и в промысловых уловах, в траловых уловах в период с 1980-х по 2010-е гг. произошло снижение доли видов крупного частика и осетровых, и возрастание доли видов из категории мелкого частика. Сравнение видового состава промысловых уловов и научно-исследовательских траловых уловов на Волжских водохранилищах в 1980-е и 2010-е гг. так же показали сходные тенденции.

3. Результаты съемки пелагическим тралом на водохранилищах Волги в 1980-е и 2010-е гг. Большинство видов рыб в пелагических скоплениях представлены молодью и (или) неполовозрелыми особями. Особи всех возрастных групп встречаются лишь в популяциях мелких пелагических видов: черноморско-каспийской тюльки, европейской ряпушки, европейской корюшки и уклейки.

Первые три вида исторически не входили в состав ихтиофауны Волги и появились в ней только после залития водохранилищ. Из множества вселенцев, появившихся в волжских водохранилищах в разное время, наиболее многочисленные и устойчивые популяции смогли сформировать только европейская ко-

рюшка и черноморско-каспийская тюлька. Европейская корюшка, вселившаяся в Рыбинское водохранилище из Белого озера в середине 1940-х гг., к концу десятилетия стала промысловым видом [Рыбы Рыбинского водохранилища..., 2015] и распространилась в выше (Иваньковское, Угличское) и ниже лежащие (Горьковское, Куйбышевское) водохранилища. Однако доминирующим пелагическим видом она стала только в Рыбинском водохранилище, где в 1993–1994 гг. средние уловы корюшки составляли более 2000 экз./10 мин траления учетным пелагическим тралом. На остальных водохранилищах в пелагиали преобладали иные виды: молодь леща (Иваньковское, Угличское и Саратовское водохранилища), молодь плотвы (Горьковское водохранилище), разновозрастная чехонь (Чебоксарское водохранилище). Для примера, визуальные данные гидроакустической съемки на Иваньковском водохранилище (рис. 3) демонстрируют различия в структуре пелагических скоплений в 1980-е и 2010 гг. В 1980-гг. скопления разновидовой молодежи были сосредоточены в слое от 5 до 10 м и по всей толще распределялись более крупные особи. В 2010-е гг. в слое 3–5 м наблюдаются только плотные округлые скопления тюльки, другие виды занимают горизонт ниже 5 м. На Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах, также как и сейчас, доминировала тюлька, хотя и в несколько меньшей степени (доля в общей численности – 80%). Визуальные данные гидроакустической съемки на Куйбышевском водохранилище демонстрируют определенное сходство в структуре пелагических скоплений в этих водохранилищах в 1980-е и 2010 гг. (рис. 4) Наиболее плотные скопления тюльки наблюдаются в слое 6–8 м.

Во второй половине 1990-х гг. из-за изменения климатических условий (потепления) корюшка резко сократила свою численность до единичной встречаемости в уловах. В период с 1996 по 2000 гг. пелагические скопления водохранилищ Верхней Волги состояли исключительно из молодежи карповых и окуневых, а корюшка единично встречалась только в Рыбинском водохранилище.



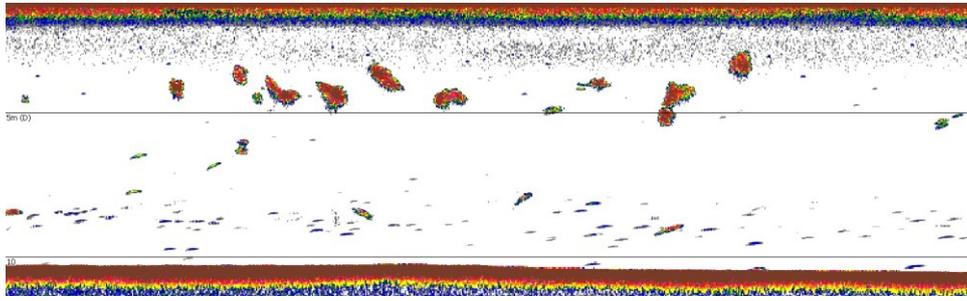


Рис. 3. Плотные скопления рыб в верхней части толщи воды в приплотинном плесе Иваньковского водохранилища. Верхняя эхограмма – многовидовые скопления молоди рыб на глубине 5–8 м в 1982 г.; нижняя эхограмма – округлые скопления тюльки на глубине 3–6 м в 2016 г.

Fig. 3. Dense fish schools in upper water layer near the dam of Ivankovo Reservoir. Upper echogram – multispecies fish fry schools at depths 5–8 m in 1982; lower echogram – circular schools of kilka at depths 3–6 m in 2016.

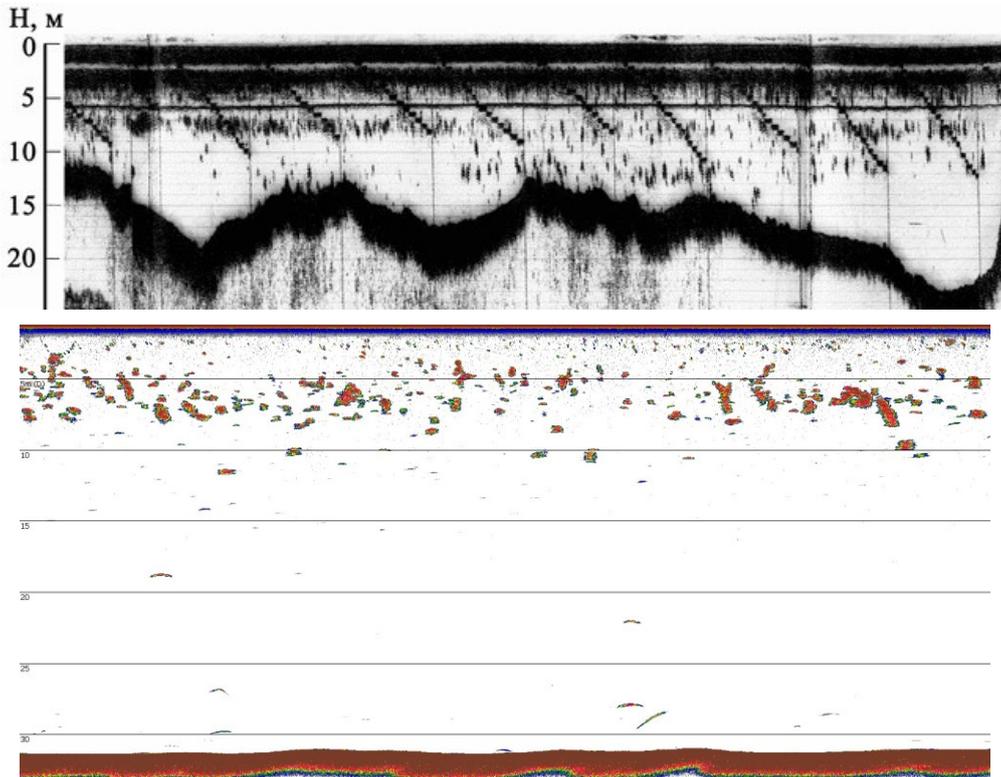


Рис. 4. Скопления тюльки в верхней части толщи воды в Куйбышевском водохранилище. Верхняя эхограмма – на глубине 5–14 м в 1982 г.; нижняя эхограмма – на глубине 3–11 м в 2015 г.

Fig. 4. Kilka schools in upper water layer in Kuibyshev Reservoir. Upper echogram – at depths 5–14 m in 1982; lower echogram – at depths 3–11 m in 2015.

В 1990-е и 2000-е гг. черноморско-каспийская тюлька проникла в водохранилища Средней и Верхней Волги и стала доминирующим пелагическим видом. В водохранилищах Верхней Волги она заняла бывшие “корюшковые” биотопы, включившись как значимый элемент в пищевую цепь рыб-планктофагов и практически всех хищных рыб [Рыбы Рыбинского водохранилища..., 2015 (Ryby Rybinskogo..., 2015)]. В 2010 гг. на всех исследованных участках волжских водохранилищ в составе пелагического комплекса видов рыб отмечается крайняя степень преобладания тюльки, на долю которой сейчас приходится 95–100% от общего числа рыб в пелагиали.

Сравнительный анализ научно-исследовательских уловов пелагического трала за период с 1980-х по 2010-е гг. показал, что в каждом из волжских водохранилищ за этот период произошло значительное их увеличение (табл. 20). Снижение отмечено только в Рыбинском и Волгоградском водохранилищах. В Рыбинском водохранилище существовавшие в 1980-е гг. мощные скопления корюшки превосходили по плотности современные скопления тюльки. В Волгоградском водохранилище, где и в 1980-е и в 2010-е гг. в пелагических скоплениях доминирует тюлька, эти изменения, очевидно, обусловлены значительными межгодовыми колебаниями численности, свойственными любому короткоцикловому виду.

Таблица 20. Научно-исследовательские уловы пелагическим тралом на Волжских водохранилищах в 1980-е и 2010-е гг.

Table 20. Scientific pelagic trawl catches in Volga reservoirs in 1980s and 2010s

Годы	Улов, экз./час траления Catch, ind. per hour of trawling							
	И I	У U	Р R	Г G	Ч C	К K	С S	В V
1980-е	637	162	47105	1375	159	727	56	2232
2010-е	19858	31300	12048	6532	2940	7518	6581	1603

Примечание. Обозначения как в таблице 12.

Note. Notation as in Table 12.

Во всех без исключения водохранилищах количество других видов (т.е. без учета численности в них доминирующих видов: корюшки в 1980-е и тюльки в 2010-е гг.) в уловах пелагического трала за исследуемых период значительно снизилась (табл. 21).

Исследования, проведенные в Рыбинском водохранилище, показали [Рыбы Рыбинского водохранилища..., 2015], что в пелагических скоплениях при относительной численности тюльки от 300 до 700 экз./10 мин траления примесь молоди других видов была еди-

ничной (6 ± 3 экз. на 100 экз. тюльки), тогда как в период доминирования корюшки столь низкая численность молоди других видов наблюдалась лишь при плотности скоплений доминанта свыше 900 экз./10 мин траления. Следовательно, снижение численности других видов в пелагических скоплениях обусловлено более высокой конкурентной способностью тюльки по сравнению с корюшкой.

Снижение численности отмечено как для молоди крупного, так и мелкого частика (табл. 22 и 23).

Таблица 21. Научно-исследовательские уловы пелагическим тралом на Волжских водохранилищах в 1980-е и 2010-е гг. без учета численности корюшки в 1980-е и тюльки в 2010-е гг.

Table 21. Scientific pelagic trawl catches without smelt (in 1980s) and kilka (in 2010s) in Volga reservoirs in 1980s and 2010s

Годы	Улов, экз./час траления Catch, ind. per hour of trawling							
	И I	У U	Р R	Г G	Ч C	К K	С S	В V
1980-е	637	162	15733	1375	159	727	44	93
2010-е	66	21	470	24	16	16	18	20

Примечание. Обозначения как в таблице 12.

Note. Notation as in Table 12.

Таблица 22. Научно-исследовательские траловые уловы молоди видов из категории крупного частика на Волжских водохранилищах в 1980-е и 2010-е гг.

Table 22. Fish fry of large-sized species in scientific trawl catches in Volga reservoirs in 1980s and 2010s

Годы	Улов, экз./час траления Catch, ind. per hour of trawling							
	И I	У U	Р R	Г G	Ч C	К K	С S	В V
1980-е	537	39	5001	237	37	34	28	27
2010-е	55	17	164	3	1	2	5	9

Примечание. Обозначения как в таблице 12.

Note. Notation as in Table 12.

Таблица 23. Научно-исследовательские траловые уловы молоди видов из категории мелкого частика на Волжских водохранилищах в 1980-е и 2010-е гг.

Table 23. Fish fry of small-sized species in scientific trawl catches in Volga reservoirs in 1980s and 2010s

Годы	Улов, экз./час траления Catch, ind. per hour of trawling							
	И I	У U	Р R	Г G	Ч C	К K	С S	В V
1980-е	100	123	10732	1137	121	170	16	134
2010-е	10	4	296	20	1	14	12	11

Примечание. Обозначения как в таблице 12.

Note. Notation as in Table 12.

Видовое разнообразие уловов пелагического трала в водохранилищах Верхней и Средней Волги в 2010-е гг. увеличилось (табл. 24), но не за счет новых видов, а в результате увеличившийся частоты встречаемости в пелагиали молоди видов из категории мелкого частика (берш, синец, жерех, ерш, уклейка и др.).

Таблица 24. Количество видов в научно-исследовательских уловах пелагического трала на Волжских водохранилищах в 1980-е и 2010-е гг.

Table 24. Number of species in scientific pelagic trawl catches in Volga Reservoirs in the 1980s and 2010s

Годы	Количество видов Number of species							
	И I	У U	Р R	Г G	Ч C	К K	С S	В V
1980-е	9	6	9	9	4	13	5	8
2010-е	13	9	13	12	6	9	4	4

Примечание. Обозначения как в таблице 12.

Note. Notation as in Table 12.

Сравнение научно-исследовательских уловов пелагического трала на Волжских водохранилищах в 1980-е и 2010-е гг. показало, что их увеличение произошло только за счет вселения в волжские водохранилища черноморско-каспийской тюльки, ставшей доминантом в пелагических скоплениях рыб. На её долю в настоящее время приходится 95–100% от общего числа рыб в пелагиали. Доля в уловах пелагического трала рыб других видов, из категорий как крупного, так и мелкого частика, в 2010-е гг. значительно снизилась. Основной причиной этого стала высокая конкурентная способность тюльки, позволившая ей лимитировать численность других видов, представленных в основном молодью карповых и окуневых рыб. Скорее всего, это является основной причиной сокращения их численности и не связано со снижением естественного воспроизводства популяций этих видов, поскольку это касается не только видов крупного частика, но и мелкого, популяционная численность которого, по данным анализа их промысловых и научно-исследовательских траловых уловов, увеличивается.

4. Ихтиомасса в водохранилищах Волги по данным акустической съемки в 1980-е и 2010-е гг. Гидроакустическая съемка, проводимая параллельно с траловой, показала, что ихтиомасса в пелагиали всех волжских водо-

В Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах снижение видового разнообразия произошло в первую очередь за счет исчезновения из уловов таких холодноводных видов, как ряпушка и корюшка. Кроме того, в Саратовском и Волгоградском водохранилищах в уловах пелагического трала перестала встречаться молодь леща.

хранилищ в 2010-е гг. снизилась многократно (рис. 5). Различия с данными съемки пелагическим тралом обусловлены тем, что тралом облавливаются определенный горизонт, где наблюдаются повышенные концентрации рыбы, тогда как эхолот регистрирует рыбу во всей толще. Это позволяет сделать вывод о том, что в 2010-е гг. увеличилась плотность пелагических скоплений в поверхностных слоях, избираемых пелагическими рыбами для нагула, тогда как средние показатели ихтиомассы в расчете на всю водную толщу снизились в несколько раз. Съемка в слое распространения бати-пелагических рыб показала сходство с данными уловов научно-исследовательским донным тралом. Только в Угличском и Ивановском водохранилищах, где в 2000-е гг. был запрещен рыбный промысел, наблюдается повышение численности придонных рыб (рис. 6). В Рыбинском водохранилище это происходит за счет многократного увеличения численности синца, предпочитающего, в отличие от других видов мелкого частика, русловые участки водохранилища. Это подтверждается составом уловов научно-исследовательского донного трала, в которых доля синца увеличилась в 6 раз (рис. 7). В открытых плесах остальных водохранилищ ихтиомасса бати-пелагических рыб снизилась многократно.

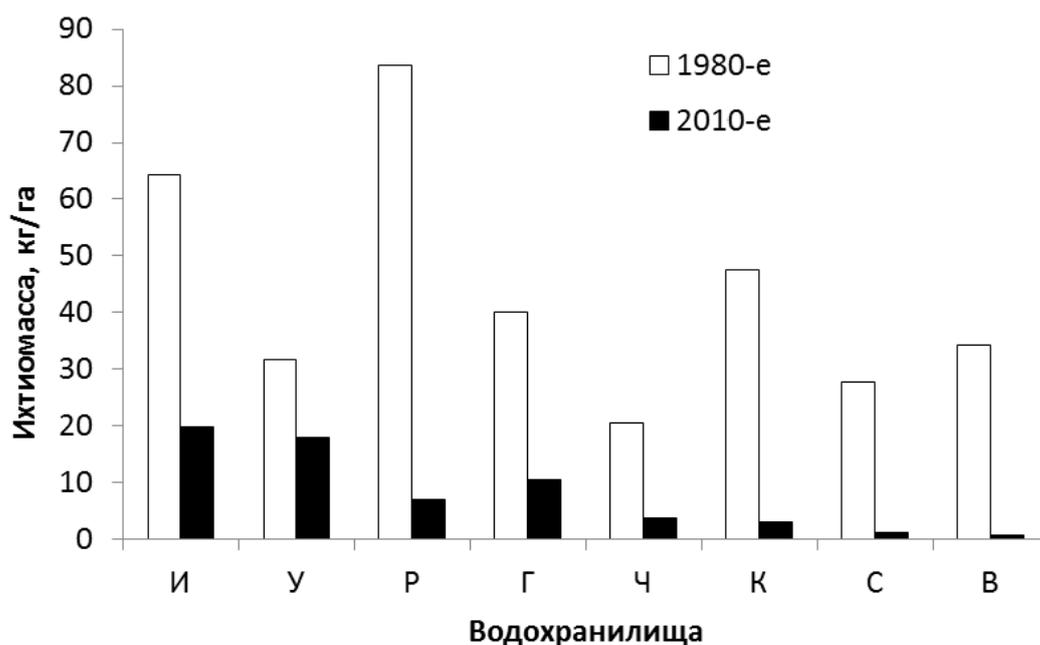


Рис. 5. Плотность распределения рыб в пелагиали водохранилищ Волги по данным гидроакустических съемок в 1980-е и 2010-е гг.

Fig. 5. Density of fish distribution in pelagic waters of Volga reservoirs in the 1980s and 2010s (hydroacoustic surveys results).

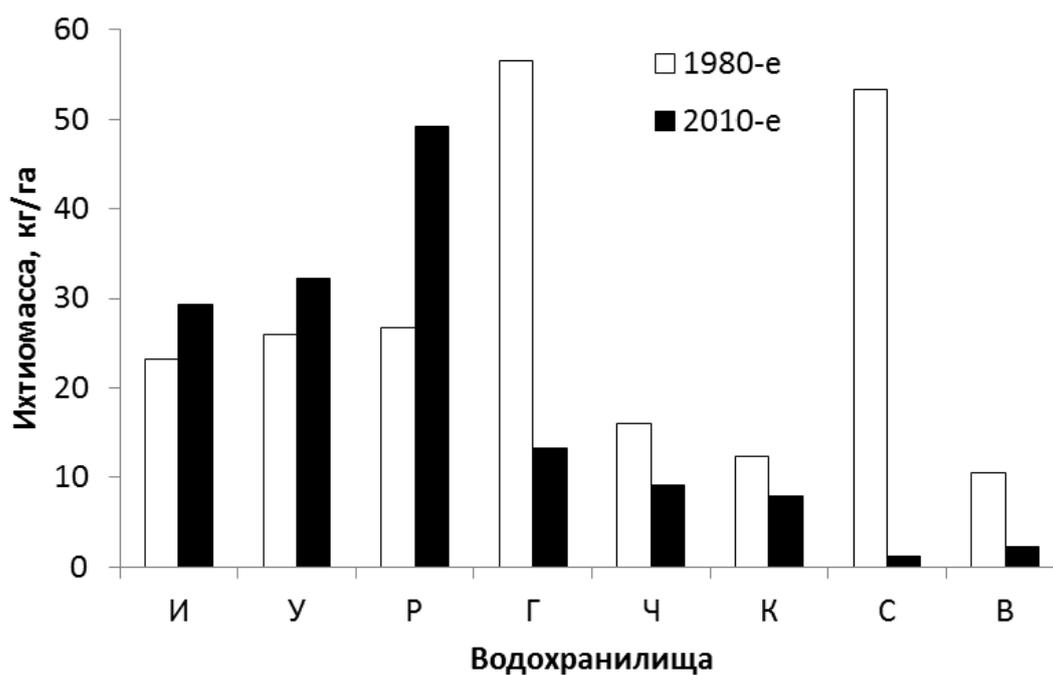


Рис. 6. Плотность распределения рыб в батиали водохранилищ Волги по данным гидроакустических съемок в 1980-е и 2010-е гг.

Fig. 6. Density of demersal fish distribution in Volga reservoirs in the 1980s and 2010s (hydroacoustic surveys results).

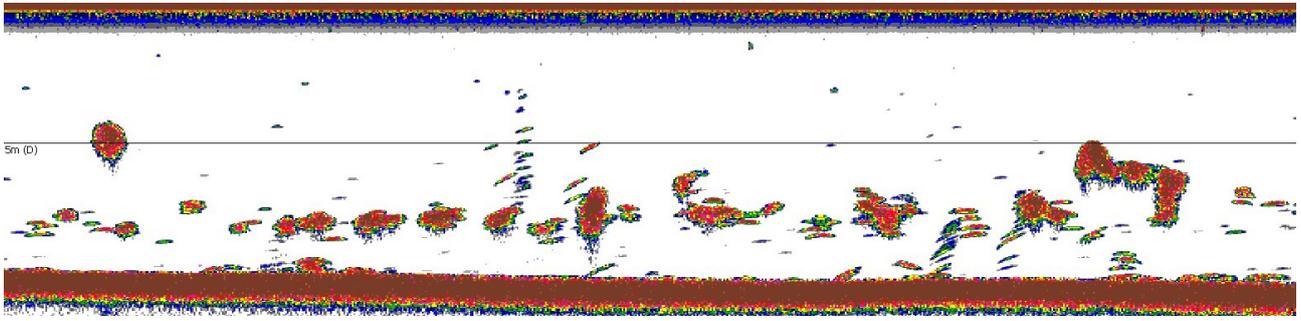


Рис. 7. Скопления синца в придонном горизонте в Рыбинском водохранилище. «Стопки» эхоотметок расположенные под углом – всплывающие пузыри газа (CO_2), выделяющиеся из донного грунта.

Fig. 7. Blue bream schools in near-bottom water layer in Rybinsk Reservoir. “Stacks” of marks are gas bubbles (CO_2), rising from the bottom.

Сходные результаты получены и при анализе распределения ихтиомассы по продольной оси русловых водохранилищ (Углич-

ское, Иваньковское, Чебоксарское, Горьковское, Куйбышевское, Саратовское и Волгоградское) (рис. 8 и 9).

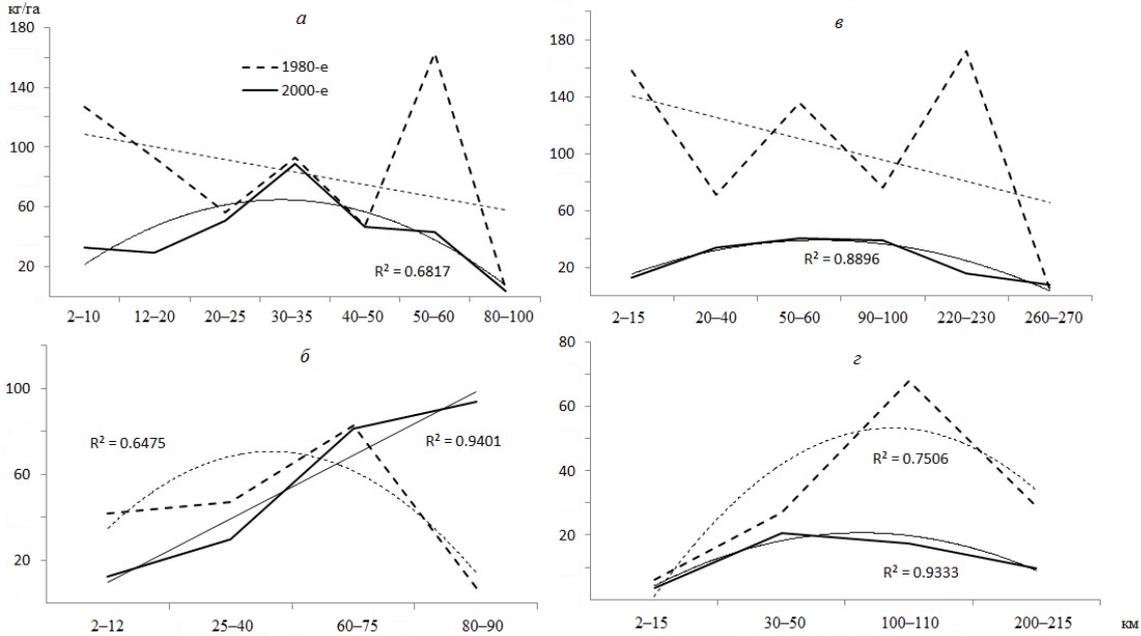


Рис. 8. Распределение ихтиомассы по продольной оси русловых водохранилищ (в зависимости от расстояния до плотины ГЭС) по данным тралово-акустических съемок в 1980-е и 2010-е гг. *a* – Иваньковское, *б* – Угличское, *в* – Горьковское, *г* – Чебоксарское.

Fig. 8. Ichthyomass distribution along reservoirs (distance form the dam to upstream is given) – performed in the 1980s and 2010s trawl-acoustics surveys results. *a* – Ivankovo Reservoir, *б* – Uglich Reservoir, *в* – Gorkiy Reservoir, *г* – Cheboksary Reservoir.

Только в Угличском и Иваньковском водохранилищах кривые распределения за 1980-е и 2010-е гг. перекрывают друг друга, т.е. на всех исследованных участках этих водоемов различия в ихтиомассе за указанный период оказались значительно меньше, чем на остальных. На других водохранилищах в 2010-е гг. на фоне снижения ихтиомассы произошло более равномерное её распределение с более или менее выраженным максимумом в центральной части. На 5-ти водохранилищах (Угличское, Иваньковское, Горьковское, Куйбышевское и Волгоградское) самые большие различия между ихтиомассой в 1980-е и 2010-е гг. наблюдаются на участках, расположенных

ближе к плотине. Исключением являются Чебоксарское и Саратовское водохранилища, где ихтиомасса на их приплотинных участках была минимальной и в 1980-е гг.

В настоящее время на всех Волжских водохранилищах минимальные ихтиомассы, кроме приплотинных участков, наблюдаются и в верховьях – на речных участках водохранилищ, а максимальные – в средней части. Подтверждением этого являются визуальные данные гидроакустической съемки, например, эхограммы с указанных трех участков Горьковского (рис. 10–12) и Куйбышевского (рис. 13–15) водохранилищ.

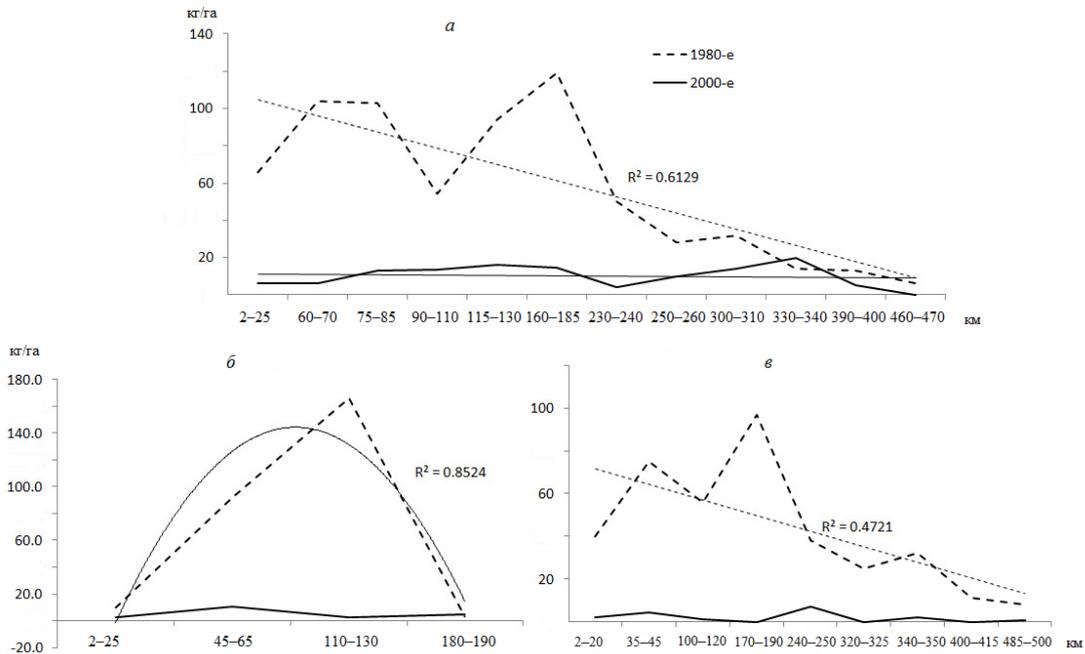


Рис. 9. Распределение ихтиомассы по продольной оси русловых водохранилищ (в зависимости от расстояния до плотины ГЭС) по данным тралово-акустических съемок в 1980-е и 2010-е гг. *а* – Куйбышевское, *б* – Саратовское, *в* – Волгоградское.

Fig. 9. Ichthyomass distribution along reservoirs (distance form the dam to upstream is given) – performed in the 1980s and 2010s trawl-acoustics surveys results. *a* – Kuybyshev Reservoir, *б* – Saratov Reservoir, *в* – Volgograd Reservoir.

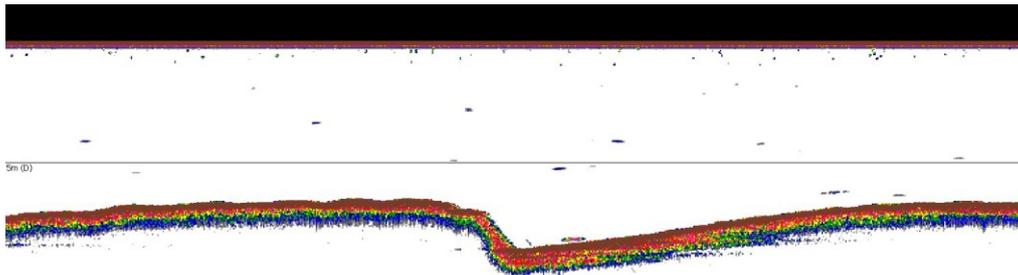


Рис. 10. Речной участок Горьковского водохранилища 390–400 км от плотины по руслу Волги. Плотность распределения рыб 3.1 кг/га.

Fig. 10. River stretch of Gorkiy Reservoir, 390–400 km upstream from the dam. Fish distribution density is 3.1 kg/ha.

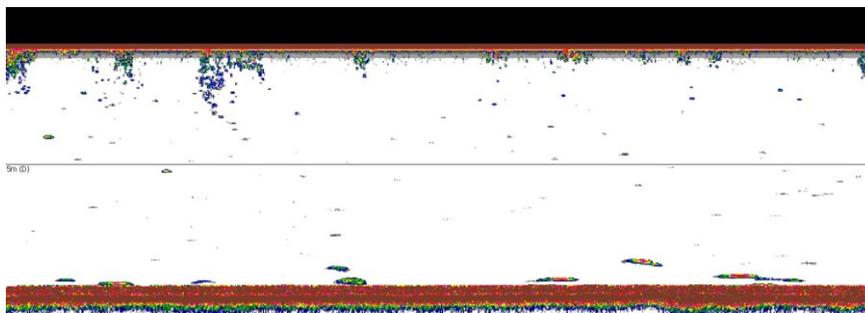


Рис. 11. Средний участок Горьковского водохранилища 90–100 км от плотины по руслу Волги. Плотность распределения рыб 21.3 кг/га.

Fig. 11. Middle part of Gorkiy Reservoir, 90–100 km upstream from the dam. Fish distribution density is 21.3 kg/ha.

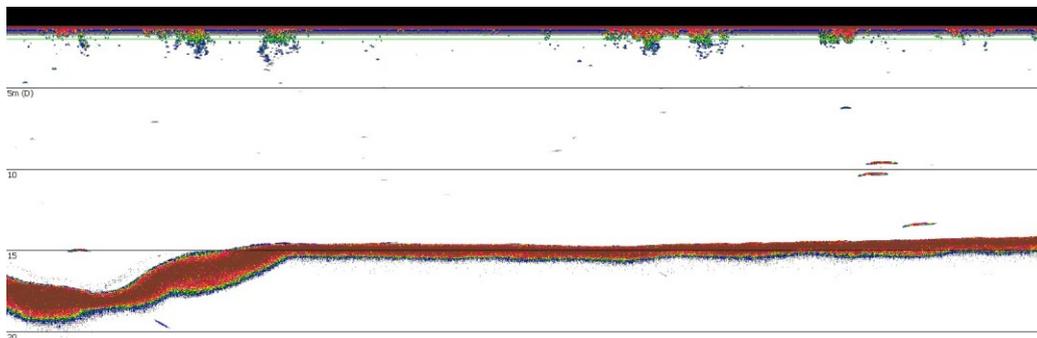


Рис. 12. Приплотинный участок Горьковского водохранилища 2–15 км от плотины по руслу Волги. Плотность распределения рыб 6.3 кг/га.

Fig. 12. Lake-like stretch of Gorkiy Reservoir, 2–15 km upstream from the dam. Fish distribution density is 6.3 kg/ha.

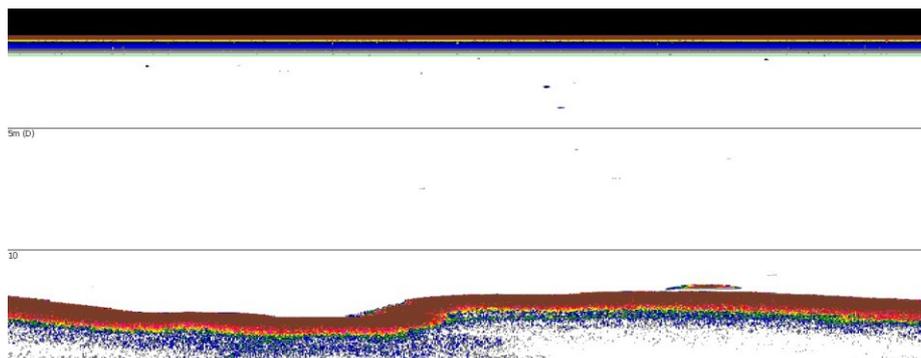


Рис. 13. Речной участок Куйбышевского водохранилища 390–400 км от плотины по руслу Волги. Плотность распределения рыб 0.3 кг/га.

Fig. 13. River stretch of Kuybyshev Reservoir, 390–400 km upstream from the dam. Fish distribution density is 0.3 kg/ha.

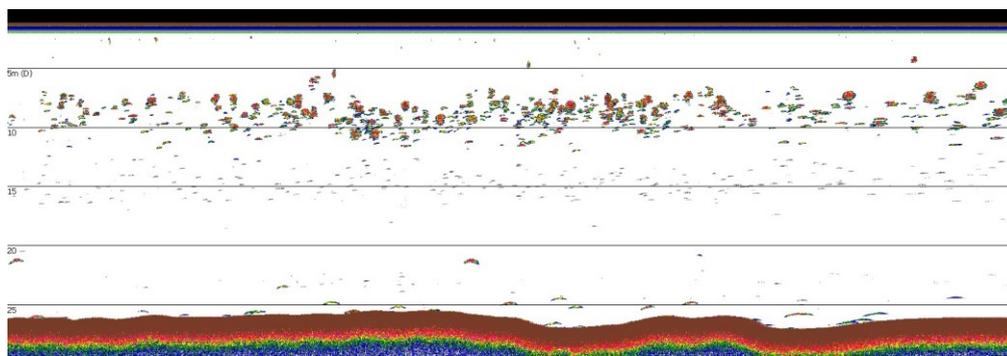


Рис. 14. Средний участок Куйбышевского водохранилища 160–185 км от плотины по руслу Волги. Плотность распределения рыб 12.2 кг/га.

Fig. 14. Middle part of Kuybyshev Reservoir, 160–185 km upstream from the dam. Fish distribution density is 12.2 kg/ha.



Рис. 15. Приплотинный участок Куйбышевского водохранилища 2–25 км от плотины по руслу Волги. Плотность распределения рыб 4.8 кг/га.

Fig. 15. Lake-like stretch of Kuybyshev Reservoir, 2–25 km upstream from the dam. Fish distribution density is 4.8 kg/ha.

Причиной подобного пространственного распределения рыб может быть неблагоприятные условия обитания на приплотинных и речных участках водохранилищ. Верховья речных участков отличаются относительно высокими скоростями стоковых течений, низкопродуктивным донным субстратом (песок) и относительно узкой литоралью, а приплотинные участки – большими глубинами с развивающейся в летние месяцы температурной

стратификацией (рис. 16) и активной гидродинамикой, обусловленной работой ГЭС и ветрами. Кроме того, в 2000-е и 2010-е гг. на глубоких участках водохранилищ на фоне потепления климата стали наблюдаться летне-осенние заморные явления (рис. 17, 18), что особенно характерно для Верхне-Волжских водохранилищ [Лазарева и др., 2018 (Lazareva et al., 2018)].

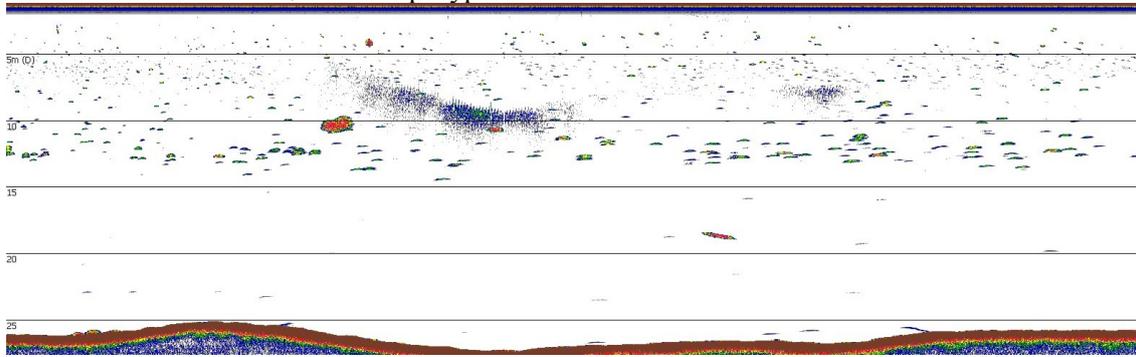


Рис. 16. Термоклин на глубине 15 м в приплотинном участке Саратовского водохранилища. Глубже 15 м рыба практически отсутствует.

Fig. 16. Thermocline at 15 m in near-dam part of Saratov Reservoir. The fish is absent deeper than 15 m.

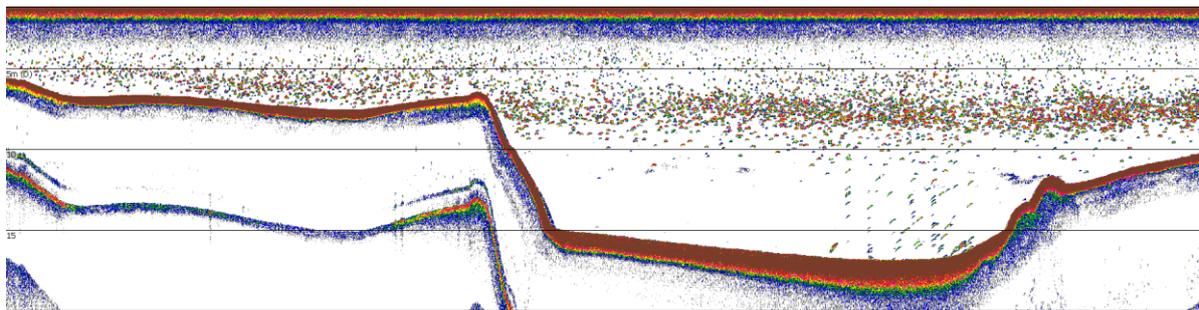


Рис. 17. Бескислородная зона глубже 10 м в приплотинном участке Иваньковского водохранилища в августе 2016 г. Глубже 10 м рыба отсутствует. Эхоотметки, расположенные глубже 10 м под углом к поверхности – всплывающие пузыри газа (CO_2), выделяющиеся из донного грунта.

Fig. 17. Dissolved oxygen deficit deeper 10 m in near-dam part of Ivankovo Reservoir in August 2016. The fish is absent deeper than 10 m. Marks deeper 10m are gas bubbles (CO_2), rising from the bottom.

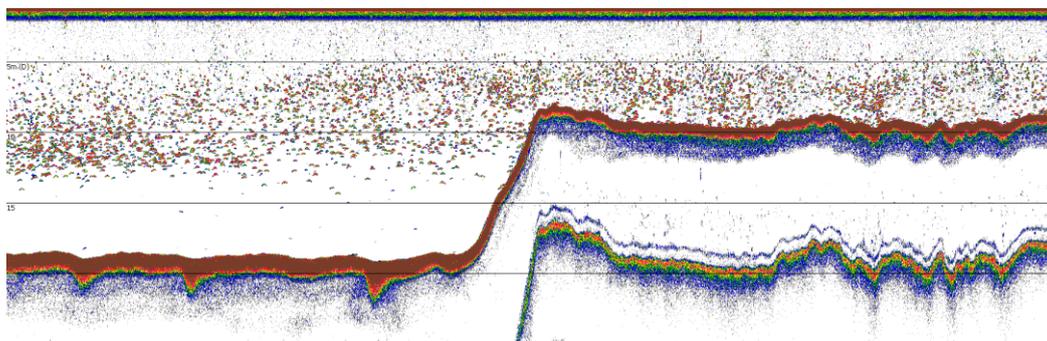


Рис. 18. Бескислородная зона глубже 15 м в приплотинном участке Горьковского водохранилища в августе 2016 г. Глубже 15 м рыба отсутствует.

Fig. 18. Dissolved oxygen deficit deeper 15 m in near-dam part of Gorkiy Reservoir in August 2016. The fish is absent deeper than 15 m.

Учитывая, что водохранилища в основном населены озерными или озерно-речными тепловодными видами рыб, условия обитания на указанных участках являются для них неблагоприятными по ряду параметров.

В 1980-е гг. при высоких ихтиомассах часть рыб в результате конкурентных отношений вынуждена была осваивать и эти участки. В 2010-е гг., в ре-

зультате многократного снижения ихтиомассы, ёмкость участков с благоприятными условиями обитания, расположенных в средней

части водохранилищ, позволяет основной массе рыб концентрироваться на них.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведенного исследования показали, что общей для волжских водохранилищ тенденцией в рыбном промысле является снижение годового вылова за счет уменьшения уловов осетровых, крупного частика и хищников, входящих в эту категорию. Но, при этом, возросли объемы добычи мелкого частика. Там, где уловы мелкого частика компенсируют снижение вылова крупного частика, наблюдается увеличение или относительное постоянство общих уловов, в остальных случаях они имеют тенденцию к снижению. Эти изменения определяют снижение и качественных, с коммерческой точки зрения, показателей промысла, что обусловлено исчезновением из уловов осетровых и замещением в них более ценных видов из категории крупного частика видами мелкого частика.

Сходные тенденции наблюдаются и в структуре научно-исследовательских траловых уловов. В них наблюдаются сходные тенденции снижения общего вылова за счет снижения доли осетровых, крупного частика и уловов хищников, входящих в эту категорию. Однако, не все так однозначно с траловыми уловами мелкого частика. Обусловлено это тем, что практически все массовые виды из этой категории предпочитают пойменные участки водохранилищ, где траления донным тралом имеют определённые ограничения из-за малых глубин и остатков древесной растительности.

Факт увеличения в рыбном населении водохранилищ доли видов из категории мелкого частика более очевиден при анализе промысловых уловов, поскольку основным в настоящее время видом промысла является лов ставными сетями. Сетной лов приурочен в основном к пойменным участкам водохранилищ, которые и предпочитают видами из мелкого частика. Еще одной причиной этого может быть переориентация промысла на эти виды в связи со снижением запасов видов из категории крупного частика.

Совпадение данных промысловой статистики и научно-исследовательских траловых уловов указывает на объективность полученных данных.

Сравнение видового состава научно-исследовательских уловов пелагического трала на Волжских водохранилищах в 1980-е и 2010-е гг. показали, что их возрастание в пелагиали произошло только за счет вселения в волжские водохранилища черноморско-каспийской тюльки, ставшей доминантным видом в пела-

гических скоплениях рыб. На её долю в настоящее время приходится 95–100% от общего числа рыб в пелагиали. Доля в уловах пелагического трала рыб других видов, как крупного, так и мелкого частика в 2010-е гг. значительно снизилась. Основной причиной этого является высокая конкурентная способность тюльки, позволяющая ей лимитировать численность других видов, представленных в основном молодью карповых и окуневых рыб, и не связано со снижением естественного воспроизводства популяций этих видов.

Гидроакустические исследования показали, что ихтиомасса в пелагиали всех волжских водохранилищ в 2010-е гг. снизилась многократно. Различия с данными съёмки пелагическим тралом обусловлены тем, что тралом облавливаются определённый горизонт, где наблюдаются повышенные концентрации рыбы, тогда как эхолот регистрирует рыбу во всей толще. Это позволяет сделать вывод о том, что в 2010-е гг. средние показатели ихтиомассы в расчёте на всю водную толщу снизились в несколько раз.

Гидроакустические исследования в слое распространения бати-пелагических рыб показали сходство с результатами уловов научно-исследовательским донным тралом. Только в Угличском и Ивановском водохранилищах, где в 2000-е гг. был запрещен рыбный промысел, наблюдается повышение численности придонных рыб. В открытых плесах остальных водохранилищ ихтиомасса бати-пелагических рыб снизилась многократно.

На фоне снижения общей ихтиомассы в период 1980-х и 2010-х гг. произошли изменения и в пространственном распределении рыб. В настоящее время на всех Волжских водохранилищах минимальные ихтиомассы наблюдаются в приплотинных участках и верховьях речных участков, где условия для озерных и озерно-речных теплолюбивых видов рыб, составляющих основу рыбного населения волжских водохранилищ, менее благоприятные. В 1980-е гг., при высоких ихтиомассах, часть рыб в результате конкурентных отношений вынуждена была осваивать и эти участки. В 2010-е гг., в результате многократного снижения ихтиомассы, ёмкость участков в средней части водохранилищ с более благоприятными условиями позволяют основной массе рыб концентрироваться на них.

Положительные тенденции, наблюдаемые в Ивановском и Угличском водохрани-

лищах, которые заключаются в увеличении численности и ихтиомассы рыбного населения, указывают на то, что снижение этих показателей в остальных Волжских водохранилищах обусловлены чрезмерным промысловым изъятием рыбы в 1990-е – 2000-е гг., и в первую очередь наиболее ценных в коммерческом отношении видов. Что, в свою очередь, стало следствием менее эффективного регулирования и контроля за промыслом в 2010-е гг. по сравнению с 1980-ми.

Естественные причины, основной из которых в исследуемый период стало потепление климата, оказали менее значимое воздействие на состояния рыбного населения Волжских

водохранилищ. Негативное воздействие потепления климата критически сказалось только на численности холодноводных и оксифильных видов, что особенно заметно в Верхневолжских водохранилищах, где доля таких видов рыб значительно выше, чем в водохранилищах Средней и Нижней Волги. Потепление способствовало быстрому расселению в 1990-е и 2000-е гг. в водохранилищах Средней и Верхней Волги черноморско-каспийской тюльки, её вселение и последующее доминирование способствовало существенному изменению структуры и трофических связей в пелагических скоплениях рыб волжских водохранилищ.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (тема № АААА-А18-118012690102-9).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авакян А.Б., Асарин А.Е. Опыт экологизации уровня режима водохранилищ (на примере Ивановского) // Пространственная структура и динамика распределения рыб во внутренних водоемах. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 1998. С. 71-84.
- Герасимов Ю.В., Поддубный С.А. Роль гидрологического режима в формировании скоплений рыб на мелководьях равнинных водохранилищ. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 1999. 171 с.
- Герасимов Ю.В., Бражник С.Ю., Стрельников А.С. Динамика структурных показателей популяции леща *Abramis brama* (Cyprinidae) Рыбинского водохранилища за период 1954–2007 гг. // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50. № 4. С. 515-525.
- Княшко В.И., Малинин Л.К., Поддубный А.Г., Стрельников А.С. Распределение и видовое разнообразие рыб в открытых плёсах водохранилищ Волги и Дона // Вод. ресурсы. 1985. № 3. С. 92-101.
- Лазарева В.И., Минеева Н.М. Жданова С.М. Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы с различными термическими условиями // Поволжский экол. журнал. 2012. № 4. С. 399–412.
- Лазарева В.И., Степанова И.Э., Цветков А.И., Пряничникова Е.Г., Перова С.Н. Изменение кислородного режима водохранилищ Волги и Камы в период потепления климата: последствия для зоопланктона и зообентоса. // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Разнообразие, распределение и обилие гидробионтов в водохранилищах Волжского каскада. 2018. Вып. 82(85). С. 28–52.
- Лапшин О.М., Герасимов Ю.В., Малин М.И., Базаров М.И., Павлов Д.Д., Татарников В.А., Рой И.В. Определение коэффициента уловистости учетного трала на основе использования поведенческой модели процесса уловистости // Поведение рыб: Материалы докладов IV Всероссийской конференции с международным участием. Борок, 2010. С. 203-208.
- Литвинов А.С., Законнова А.В. Гидрологические условия в Рыбинском водохранилище в период потепления климата // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Пермь: Пермский гос. ун-т, 2011. Т. 1. С. 101.
- Литвинов А.С., Законнова А.В. Термический режим Рыбинского водохранилища при глобальном потеплении // Метеорология и гидрология. 2012. № 9. С. 91-96.
- Поддубный А.Г., Малинин Л.К., Терещенко В.Г. О точности оценки абсолютной численности рыб во внутренних водоемах // Оценка погрешности методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Труды ИБВВ АН СССР. Рыбинск, 1982. Вып. 49 (52). С. 83-103.
- Поддубный А.Г. Современное состояние и перспективы рыбохозяйственного использования водохранилищ // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27. № 5. С. 729-743.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ред.: Ю.В. Герасимов. Ярославль: Филлигрань, 2015. 418 с.
- Сечин Ю.Т. Методические указания по оценке численности рыб в пресноводных водоемах. М.: ВНИИПРХ, 1990. 51 с.
- Юданов К.И., Калихман И.Л., Теслер В.Д. Руководство по проведению гидроакустических съемок. М.: ВНИРО, 1984. 124 с.
- Karabanov D. P., Pavlov D. D., Bazarov M. I. et al. Alien species of fish in the littoral of Volga and Kama Reservoirs (results of complex expeditions of IBIW RAS in 2005–2017) // Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences. Diversity, Distribution and Abundance of Hydrobionts in the Volga Cascade Reservoirs. 2018. Issue 82(85). S. 67–82.

- Parker-Stetter S.L., Rudstam L.G., Sullivan P.J., Warner D.M. Standard operating procedures for fisheries acoustic surveys in the Great Lakes. Great Lakes Fish. Comm. 2009. Spec. Pub. 09-01. 170 p.
- Simmonds J., MacLennan D. Fisheries Acoustics: Theory and Practice. Second edition, Blackwell Science, 2005. Fish and Aquatic Resources Series 10. 437 p.

REFERENCES

- Avakyan A.B., Asarin A.E. 1998. Opyt ekologizatsii urovennogo rezhima vodokhranilishch (na primere Ivankovskogo) [An experience of reservoirs water level conditions ecologization (on Ivankovo Reservoir example)] // Prostranstvennaya struktura i dinamika raspredeleniya ryb vo vnutrennikh vodoyomakh. Yaroslavl: Isd-vo YGTU. S. 71-84. [In Russian]
- Gerasimov Y.V., Poddubnyi S.A. 1999. Rol' gidrologicheskogo rezhima v formirovani skopleniy ryb na melkovodyakh ravninnykh vodokhranilishch [The role of hydrological conditions in fish concentrations forming on shallow waters of flatland reservoirs]. Yaroslavl: Isd-vo YGTU. 171 s. [In Russian]
- Gerasimov Y.V., Brazhnik S.Y., Strel'nikov A.S. 2010. Dinamika strukturnykh pokazatelei populyatsii leshcha *Abramis brama* (Cyprinidae) Rybinskogo vodokhranilishcha za period 1954-2007 gg. [The dynamics of bream *Abramis brama* (Cyprinids) population structural features in Rybinsk reservoir during the period 1954-2007] // Voprosy ikhtiologii. T. 50. № 4. S. 515-525. [In Russian]
- Karabanov D. P., Pavlov D. D., Bazarov M. I. et al. Alien species of fish in the littoral of Volga and Kama Reservoirs (results of complex expeditions of IBIW RAS in 2005–2017) // Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences. Diversity, Distribution and Abundance of Hydrobionts in the Volga Cascade Reservoirs. 2018. Issue 82(85). S. 67–82.
- Kiyashko V.I., Malinin L.K., Poddubnyi A.G., Strel'nikov A.S. 1985. Raspredelenie i vidovoe raznoobrazie ryb v otkrytykh plyosakh vodokhranilishch Volgi i Dona [Fish distribution and species diversity in open-water stretches of Volga and Don reservoirs] // Vodnye resursy. № 3. S. 92–101. [In Russian]
- Lazareva V.I., Mineeva N.M., Zhdanova S.M. 2012. Prostarnstvennoe raspredelenie planktona v vodokhranilishchakh Verkhnei i Srednei Volgi v gody s razlichnymi termicheskimi usloviyami [Plankton spatial distribution in Upper and Middle Volga reservoirs over the years with different thermal conditions] // Povolzhskiy ekologicheskii zhurnal. № 4. S. 399-412. [In Russian]
- Lazareva V.I., Stepanova I.E., Tsvetkov A.I., Pryanichnikova E.G., Perova S.N. 2018. Izmenenie kislorodnogo rezhima vodokhranilishch Volgi i Kamy v period potepleniya klimata: posledstviya dlya zooplanktona i zoobentosa [Dissolved oxygen conditions of Volga and Kama reservoirs changes during the climate warming period: effect on zooplankton and zoobenthos] // Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences. Diversity, Distribution and Abundance of Hydrobionts in the Volga Cascade Reservoirs. 2018. Issue 82(85). S. 28–52. [In Russian]
- Lapshin O.M., Gerasimov Y.V., Malin M.I., Bazarov M.I., Pavlov D.D., Tatarnikov V.A., Roy I.V. 2010. Opreделение koefitsienta ulovistosti uchyotnogo trala na osnove ispolzovaniya povedencheskoy modeli ulovistosti [Survey trawl catchability coefficient determination based on catchability behavioral model] // Povedenie ryb: Materialy dokladov IV Vserossiyskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem. Borok. S. 203-208. [In Russian]
- Litvinov A.S., Zakonnova A.V. 2011. Gidrologicheskie usloviya v Rybinskom vodokhranilishche v period potepleniya klimata [Hydrological conditions in Rybinsk reservoir during the climate warming period] // Sovremennye problemy vodokhranilishch i ikh vodosborov. Perm: Permskiy gos. un-t. T. 1. S. 101. [In Russian]
- Litvinov A.S., Zakonnova A.V. 2012. Termicheskii rezhim Rybinskogo vodokhranilishcha pri global'nom poteplenii [Rybinsk reservoir thermal conditions over global warming] // Meteorologiya i gidrologiya. № 9. S. 91-96. [In Russian]
- Poddubnyi A.G., Malinin L.K., Tereshchenko V.G. 1982. O tochnosti otsenki absolyutnoy chislennosti ryb vo vnutrennikh vodoyomakh [Precision of fish absolute abundance estimation in inland water bodies] // Otsenka pogreshnosti metodov gidrobiologicheskikh i ikhtiologicheskikh issledovaniy. Trudy IBVV AN SSSR. Rybinsk. Vyp. 49 (52). S. 83-103. [In Russian]
- Poddubnyi A.G. 1987. Sovremennoe sostoyanie i perspektivy rybokhozyaistvennogo ispol'zovaniya vodokhranilishch [Current state and perspectives of reservoir fisheries] // Voprosy ikhtiologii. T. 27. № 5. S. 729-743.
- Pravdin I.F. 1966. Rukovodstvo po izucheniyu ryb (preimushchestvenno presnovodnykh) [Guide to the fish study (mostly freshwater)]. M.: Pishchevaya promyshlennost'. 376 s. [In Russian]
- Ryby Rybinskogo vodokhranilishcha: populyatsionnaya dinamika i ekologiya [Fishes of the Rybinsk reservoir: population dynamics and ecology]. Red.: Y.V. Gerasimov. Yaroslavl: Filigran', 2015. 418 s. [In Russian]
- Sechin Y.T. 1990. Metodicheskie ukazaniya po otsenke chislennosti ryb v presnovodnykh vodoyomakh [Guidelines on fish abundance estimation in freshwater bodies]. M.: VNIIPRKH. 51 s. [In Russian]
- Yudanov K.I., Kalikhman I.L., Tesler V.D. 1984. Rukovodstvo po provedeniyu gidroakusticheskikh syomok [Manual of hydroacoustic surveying]. M.: VNIRO. 124 s. [In Russian]
- Parker-Stetter S.L., Rudstam L.G., Sullivan P.J., Warner D.M. 2009. Standard operating procedures for fisheries acoustic surveys in the Great Lakes. Great Lakes Fish. Comm. Spec. Pub. 09-01. 170 p.
- Simmonds J., MacLennan D. 2005. Fisheries Acoustics: Theory and Practice. Second edition, Blackwell Science. Fish and Aquatic Resources Series 10. 437 p.

DISTRIBUTION AND STRUCTURE OF FISH POPULATION IN VOLGA RESERVOIRS IN THE 1980S AND 2010S.

Y. V. Gerasimov¹, M. I. Malin¹, Y. I. Solomatin¹, M. I. Bazarov¹, S. Y. Brazhnik²

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences
152742 Borok, Russia, e-mail: gu@ibiw.yaroslavl.ru*

²*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography
107140 Moscow, Verkhnyaya Krasnoselskaya st. 17, e-mail: svetlana_sh@vniro.ru*

This study presents the results of comparative analysis of the status of fish population in Volga reservoirs in the 1980s and 2010s. Commercial fisheries statistics and trawl-acoustics survey data obtained from the river stretch downstream from Ivankovo to Volgograd reservoirs in 1982, 1985, 2015 and 2016 are compared. It is shown that changes in qualitative and quantitative characteristics of both commercial and scientific catches have similar trends confirmed by acoustic surveys. During the study period, annual commercial catch has decreased in most reservoirs of the Volga River, reduced yields of commercially valuable large fish species has been reported and sturgeons have totally vanished. On the other hand, the proportion of smaller commercial fish species in the total catch, which accounted for only a few percents in the 1980s, has increased. Due to this, the species composition of catches has changed correspondingly. The same tendencies are observed in the scientific catches with the exception of Ivankovo and Uglich reservoirs where commercial fishing was banned in 2014 and 2007 respectively and now only recreational fishing is allowed. Positive trends in fish population and ichthyomass growth recorded in Ivankovo and Uglich reservoirs suggest that the decline of fish stocks in other reservoirs on the Volga River in the 1990s and 2000s is the result of commercial overfishing (especially commercially valuable species). Natural factors, including the main one – global warming, impact fish population to a lesser extent. Only some cold-water and oxyphilic species such as smelt *Osmerus eperlanus* (L.), vendace *Coregonus albula* (L.) and burbot *Lota lota* (L.) have been negatively affected by climate change. Global warming has led to a decrease in their abundance especially in the Upper Volga reservoirs where the proportion of these species is significantly higher than in reservoirs of the Middle and Lower Volga. Climate warming favors the rapid distribution of kilka *Clupeonella cultriventris* (Nordmann) in the Middle and Upper Volga reservoirs. Establishment of this species has already caused considerable changes of structure and trophic links in pelagic fish assemblages.

Keywords: Volga reservoirs, fish, commercial catch, trawl-acoustic survey, species diversity, ichthyomass

ОЦЕНКА КАЧЕСТВА ВОДЫ И ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ КАСКАДА ВОДОХРАНИЛИЩ РЕКИ ВОЛГА ПО ПОКАЗАТЕЛЯМ ТОКСИЧНОСТИ И ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА

И. И. Томилина, М. В. Гапеева, Р. А. Ложкина

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова Российской академии наук,
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: i_tomilina@mail.ru*

Дана оценка качества воды и донных отложений каскада водохранилищ р. Волга с использованием методов биотестирования. Определены уровни содержания тяжелых металлов и редкоземельных элементов в воде и донных отложениях. Проведён анализ зависимости между параметрами токсичности и показателями химического состава.

Ключевые слова: р. Волга, вода, донные отложения, биотестирование, токсичность, тяжелые металлы, редкоземельные элементы.

DOI: 10.24411/0320-3557-2018-1-0015

ВВЕДЕНИЕ

Обобщающие работы, в которых вся Волга рассматривалась бы как единая экологическая система, в настоящее время практически отсутствуют. Единственные исследования современного экологического состояния и гидрохимического режима всей реки Волга и ее водохранилищ были выполнены Институтом водных проблем РАН совместно с Институтом океанологии РАН в 2009 и 2011 гг. Было показано, что от истока к устью происходит значительная трансформация химического состава воды [Дебольский и др., 2011a (Debol'skij et al., 2011a)].

Географическая зональность в волжском каскаде проявляется в снижении цветности, перманганатной окисляемости, увеличении минерализации воды, общей жёсткости. Повышенные значения БПК₅ свидетельствуют о высокой органической нагрузке реки [Дебольский и др., 2011b (Debol'skij et al., 2011b)]. Монотонность изменений нарушается на участке Средней Волги, принимающем воды крупнейших притоков – Оки и Камы – и испытывающем по мнению ряда авторов наибольшее антропогенное воздействие [Минеева, 2007 (Mineeva, 2007); Левин, 2014 (Levin, 2014)].

Для полноценного эколого-токсикологического мониторинга речь должна идти не только о качестве воды, но и об оценке степени токсической загрязненности всей водной экосистемы в целом с учетом ее подразделения на три взаимосвязанных подсистемы: воды, донных отложений (ДО) и гидробионтов. Т.е. эколого-токсикологическое состояние водоема определяется тремя взаимно обусловленными процессами: 1) масштабами и составом поступающих в него загрязнений; 2) взаимодействием воды и грунтов; 3) миграцией и трансформацией токсикантов в сообществах водоема,

включая процессы накопления в гидробионтах [Брагинский, 1985 (Braginskij, 1985)]. Поэтому оценка качества элементов экосистемы водоема имеет важное значение как для гидробионтов, так и для человека.

Важность контроля токсичности ДО признана специалистами и природоохранными службами во всем мире. В нашей стране оценка качества ДО, как правило, ограничивается определением уровня содержания загрязняющих веществ. Вместе с тем необходимость использования биологических методов для экспрессного обнаружения изменений состояний пресноводной среды возрастает. Определение интегральной токсичности компонентов окружающей среды методами биотестирования является неотъемлемой частью оценки состояния природных и антропогенно трансформированных систем [Гуревич, 2002 (Gurevich, 2002)]. Сочетание данных химического анализа и исследования ответных реакции живых организмов позволяет глубже охарактеризовать территорию: установить причинно-следственные связи между антропогенным воздействием и наблюдаемыми откликами, определить устойчивость экосистемы, прогнозировать дальнейшее развитие и состояние района исследования [Олькова, 2014 (Ol'kova, 2014)]. Результаты биотестирования позволяют учесть не только токсичность смеси веществ, накопленных в ДО, но и отражают концентрации биологически доступных форм соединений.

Ранее оценку токсичности воды и донных отложений на отдельных участках водохранилищ реки Волги методами биотестирования проводили на Рыбинском [Баканов и др., 2000 (Bacanov et al., 2000); Флеров и др., 2000 (Flerov et al., 2000); Томилина и др., 2011 (Tomilina et al., 2011)], Горьковском [Марчен-

ко, 2016 (Marchenko, 2016)] и Куйбышевском [Степанова и др., 2004 а, б (Stepanova et al., 2004 а, б); Латыпова и др., 2002 (Latypova et al., 2002)] водохранилищах.

Цель настоящей работы – определить уровни содержания тяжелых металлов и ред-

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Пробы воды и ДО отбирали в ходе комплексной экспедиции в период с августа по сентябрь 2015 года на Иваньковском, Угличском, Рыбинском, Горьковском, Чебоксарском, Куйбышевском и Саратовском водохранилищах. Всего было отобрано 73 пробы воды и 72 – ДО. Станции наблюдений в основном были приурочены к затопленному руслу Волги, устьям рек, впадающих в водохранилище и городам с различной антропогенной нагрузкой.

Интегральные пробы воды отбирали батометром Рутнера. Воду фильтровали через обеззоленные фильтры белая лента. Для определения концентраций тяжелых металлов (ТМ) 50 мл отфильтрованной воды помещали в центрифужные пробирки и подкисляли до 0.1 н по азотной кислоте. Для проведения биотестирования отфильтрованную воду наливали в пищевые пластиковые бутылки объемом 0.5 л под плотно завинчивающуюся крышку для исключения попадания кислорода и до начала биотестирования хранили в холодильнике при температуре +2–+4°C.

Для отбора проб ДО использовали модифицированный дночерпатель Экмана-Берджи (ДАК-250) с площадью захвата 1/40 м². Поверхностный слой ДО отбирали в 3-х повторностях. Высота колонки составляла 7–10 см. Затем интегральную пробу тщательно перемешивали, убрали крупную гальку, растительные остатки, живую и мертвую дрейссену и хранили в холодильнике в герметичных пластиковых пакетах при температуре +2–+4°C.

Для определения общих форм ТМ ДО сушили на воздухе, пересыпали в бюксы и просушивали в сушильном шкафу в течение 2–3-х часов при температуре 105°C до постоянной массы. Навеску 0.3–0.5 г помещали в тефлоновые автоклавы и подвергали мокрому озолению с использованием 3 мл 65% азотной кислоты (Merck осч) и 3 мл 30% перекиси водорода (осч) в микроволновой печи Speed Wave MWS-3+ согласно рекомендуемой программе: экспозиция 45 минут при температуре 140°C. Затем фильтровали и доводили до метки 25 мл водой, очищенной в установке Distillacid. Концентрации ТМ и РЗЭ определя-

ли на приборе ICP MS ELAN DRC-e Perkin Elmer SCIEX с использованием внутреннего стандарта In [Taylor, 2001]. Для сравнения многолетней динамики содержания ТМ в ДО определяли их концентрации в коллекционных образцах ДО, отобранных в разные годы по всему каскаду водохранилищ, на атомно-абсорбционном спектрофотометре ААС-3.

Для приготовления водной вытяжки донных отложений (ВВДО) 100 г ДО заливали 400 мл отстоянной водопроводной водой и полученный раствор активно аэрировали в течение 3 ч. Затем его отстаивали, центрифугировали при 2000 об/мин и фильтровали через обеззоленные фильтры белая лента для дальнейшего определения ТМ и биотестирования [Щербань, 1994 (Shcherban', 1994)]. Концентрации ТМ на момент постановки опыта измеряли на масс-спектрометре с индуктивно связанной плазмой.

Биотестирование проб воды и ВВДО проводили на лабораторной культуре *Ceriodaphnia dubia* Richard, 1894 (*C. affinis*, Lillijeborg, 1862) [Определитель зоопланктона..., 2010 (Opredelitel' zooplanktona..., 2010)] в соответствии со стандартной методикой [Методика определения токсичности..., 2007 (Metodika opredeleniya toksichnosti..., 2007)]. Генетически однородных рачков в первые сутки от рождения рассаживали в стаканчики с 15 мл исследуемой воды по 1 экз. в каждый и наблюдали до вымета 3-х пометов на одну самку. В ходе эксперимента животных кормили раз в два дня зелеными водорослями *Chlorella vulgaris* Beij., 1890 в концентрации 250–300 тыс. кл/мл в момент смены среды [Методика определения токсичности..., 2007 (Metodika opredeleniya toksichnosti..., 2007)]. Поддерживали оптимальные условия среды: температуру воды – 21±3°C, pH 7.5–8.0, растворенный кислород – на уровне насыщения, световой режим при освещении лампами дневного света – 16 ч свет: 8 ч ночь. Контрольную группу тест-животных содержали в аналогичных условиях в отстоянной водопроводной воде. Учитывали гибель в течение 48 ч. и на момент завершения эксперимента, среднее число пометов и новорожденных особей на 1 самку. Гибель рачков более 20% за время

эксперимента, достоверное снижение плодovitости по сравнению с контролем, а также ее увеличение более чем на 30% рассматривали как проявление хронического токсического действия.

В качестве тест-организма при биотестировании цельных ДО использовали лабораторную культуру комара-звонца *Chironomus riparius* Meigen, 1804 [Ingersoll, Nelson, 1990]. Опыты проводили в двух повторностях в чашках Петри без смены среды. В каждую чашку помещали 30 г ДО и 30 личинок длиной 3-5 мм из одновозрастной популяции. Токсичность ДО оценивали по изменению смертности, линейных размеров личинок *Ch. riparius* после 20-суточной экспозиции. Величина 20% была

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Уровень загрязнения воды может быстро изменяться в зависимости от режима источников загрязнения и гидродинамических процессов. ДО более инертны по своим характеристикам, что позволяет исследовать долговременные процессы аккумуляции, трансформации и перераспределения загрязняющих веществ в них. Химический состав ДО несет информацию о природной и техногенной составляющей загрязнения за длительный период времени [Бакаева и др., 2009 (Bakaeva et al., 2009)]. Благодаря своей способности аккумулялировать многие неорганические и органические соединения ДО представляют собой одновременно мощный фактор самоочищения и вторичного загрязнения водоема [Степанова, 2014 (Stepanova, 2014)]. Уровень загрязнения ДО является одной из наиболее объективных и надежных характеристик состояния водоема. Процесс накопления ТМ в ДО и их удаление – важный механизм регулирования содержания этих элементов в водной среде, влияющий на продуктивность водных экосистем и качество воды в них [Nakanson, 1980].

Первые детальные исследования химического состава водохранилищ реки Волги с определением содержания приоритетных загрязнителей были проведены сотрудниками ИБВВ РАН в 1975 г. В таблице 1 представлены данные по содержанию общих форм ТМ в ДО по каскаду водохранилищ за период исследований с 1975 по 2015 гг.

Современная практика экологического контроля базируется в значительной степени на нормативном подходе, предусматривающем сопоставление измеряемых показателей с соответствующим допустимым значением. В настоящее время в Российской Федерации отсут-

принята за естественный отход животных, гибель > 20% считали проявлением токсического эффекта [Константинов, 1958 (Konstantinov, 1958)]. В ходе опытов поддерживали оптимальные условия среды: температуру $20 \pm 2^{\circ}\text{C}$, рН 7.8–8.0, содержание кислорода 6.0–7.5 мг/л. Животных кормили суспензией кормовых дрожжей. Фоновым контролем служили ДО устья р. Сутки, притока Рыбинского водохранилища.

Данные представляли в виде средних значений и их ошибок ($x \pm \text{SE}$). Достоверность различий оценивали методом дисперсионного анализа (ANOVA, LSD-тест) при уровне значимости $p \leq 0.05$ [Sokal, Rohlf, 1995].

ствуют утвержденные нормативы содержания загрязняющих веществ в ДО. Их роль не учитывается при разработке ПДК, хотя неоднократно предпринимались попытки установить методические основы нормирования загрязнения ДО [Нормативы и критерии оценки..., 1996 (Normativy i kriterii ocenki..., 2006; Временное методическое руководство..., 2002 (Vremennoe metodicheskoe rukovodstvo..., 2002)]. Поэтому для сравнения установленных концентраций металлов в ДО водохранилищ Волги с допустимыми применяли нормативы, принятые в некоторых странах [MacDonald et al., 2000, Deckere et al., 2000], фоновые концентрации [Тихомирова, Марков, 2009 (Tihomirova, Markov, 2009); Chapman et al., 1998] и региональный норматив для водных объектов г. Санкт-Петербург [Нормативы и критерии оценки..., 1996 (Normativy i kriterii ocenki..., 1996)].

При сравнении установленных концентраций с допустимыми уровнями обнаружено их превышение за все года наблюдений для Ni, Cu, Zn, Cr по всему каскаду водохранилищ (табл. 1). Самые высокие концентрации наиболее значимых в экологическом отношении ТМ, за исключением марганца и никеля, были обнаружены в ДО Иваньковского водохранилища, марганца и никеля – Куйбышевском. Для Саратовского водохранилища зарегистрированы самые низкие средние концентрации общих форм всех перечисленных выше ТМ. Несмотря на влияние ряда организованных источников поступления загрязняющих веществ установлено, что за последние 30 лет содержание общих форм ТМ в ДО вниз по течению р. Волги имеет общую тенденцию к снижению, что особенно заметно для Cd (в 7.3, 5 и 16 раз в

Иваньковском, Угличском и Рыбинском водохранилищах соответственно), Cu (6.2 в Иваньковском), Zn (3.7, 4.6 и 5.3 раз в Рыбинском, Угличском и Иваньковском). Содержание Pb снизилось в 4.4–4.8 раз в Горьковском и Саратовском водохранилищах (табл. 1). Такое изменение может быть связано как с внутриводоемными процессами (самоочищение), так и с уменьшением антропогенного влияния: снижением промышленного производства и объемов сброса сточных вод. Известно, что темпы спада производства в 2008 г. составили по отношению к 1991 г. – 38%, 1993 – 73%, 1996 – 51 % [Болгов и др., 2008 (Bolgov et al., 2008)].

В 2015 г. наибольшие концентрации, превышающие нормативы, принятые в Бельгии, зарегистрированы для Cr, Ni, Cu и Zn на станциях Иваньковского водохранилища: оз. Видогощь, Свердлово, и от станции Корчева к приплотинному участку вниз по течению. Для остальных водохранилищ отмечено превышение по Cr и Ni. В Рыбинском водохранилище это станции Всехсвятское, Волково, Коприно, Каменники, Горьковском – от г. Плес до приплотинного участка, за исключением станции Юрьеvec, Куйбышевском – участок от Камского устья до Новоульяновска включительно, Саратовском – станция разлив у Приволжья.

Максимальные средние концентрации суммы РЗЭ в ДО отмечены для Иваньковского водохранилища, при этом максимальное значение суммы зарегистрировано в Куйбышевском, минимальное – Саратовском водохранилищах (табл. 1).

Сравнивая загрязнение водохранилищ ТМ в 2015 г. с уровнями, рекомендованными ЕРА, США (табл. 2), можно заключить, что по содержанию хрома в ДО, Иваньковское, Угличское, Рыбинское и Саратовское водохранилища относятся к относительно загрязненным, Горьковское, Чебоксарское и Куйбышевское – сильно загрязненным. По уровню загрязнения ДО цинком Иваньковское водохранилище относится к сильно загрязненным, остальные – к относительно загрязненным, за исключением Саратовского. По содержанию кадмия и свинца в ДО все исследованные водохранилища можно считать незагрязненными, за исключением Pb в Угличском водохранилище по данным 2014 г. [Гапеева, Законнов, 2016 (Gapeeva, Zakonnov, 2016)].

Анализ данных показал, что средние концентрации ТМ в ВВДО водохранилищ изменяются в небольшом диапазоне и между собой практически не различаются. В Иваньков-

ском водохранилище зарегистрированы как максимальные концентрации Cu и Zn, так и самые высокие средние значения этих металлов (табл. 3).

Уровни содержания общих растворенных форм металлов в воде Волжских водохранилищ не превышали санитарно-гигиенические нормы для водоемов хозяйственно-питьевого и культурно-бытового водопользования (табл. 4.). Рыбохозяйственные ПДК металлов в воде превышены для V, Cu, Zn, Sr и Mo. Превышение по содержанию ванадия в воде зафиксировано в Чебоксарском водохранилище на станциях: устье р. Ока, р. Ветлуга, Ильинка и Верхний бьеф ЧГЭС. В Куйбышевском и Саратовском водохранилище зафиксировано превышение данного показателя на всех исследуемых станциях.

Средние концентрации меди в воде всех водохранилищ за 2015 г. превышали значения рыбохозяйственных ПДК (табл. 4). Максимальное содержание Cu наблюдали в воде Рыбинского водохранилища, превышение в 50 раз. В воде большинства волжских водохранилищ отмечено и превышение ПДК_{р/х} по цинку, максимальное превышение в 3.4 раз отмечено для Горьковского водохранилища. Многими авторами неоднократно отмечалось, что приоритетными показателями качества воды р. Волги являются медь, цинк, железо, нефтепродукты и летучие фенолы в различных соотношениях [Болгов и др., 2008 (Bolgov et al., 2008); Дебольский и др., 2009 (Debol'skij et al., 2009)]. Ранее было установлено, что концентрации меди в воде во всех волжских водохранилищах превышали ПДК: в Иваньковском – в 5–10 раз, Угличском – 7, Горьковском до 21 ПДК, Куйбышевском до 30 ПДК, Саратовском – 13 ПДК [Светашова, 2007 (Svetashova, 2007)].

В многолетних наблюдениях ОГСН (Общегосударственная служба наблюдений) в 448 пунктах бассейна р. Волги зарегистрированы концентрации, превышающие ПДК_{р/х} по меди, в большинстве пунктов было превышено ПДК по цинку. Превышение содержания Zn не наблюдали на следующих станциях: Мышкин, Еремейцево, Крутец, устье р. Ока, Ветлуга, ниже Звенигово, ниже Свияжска, р. Кама против Атабаево, Ширяево, о. Тушенский, 1780 и 1825 км, ниже Сызрани, Приволжье и Балаково. Превышение содержания по Sr наблюдали от Чебоксарского водохранилища вниз по течению, при этом на станциях ниже Городец и Ветлуга превышение не было зафиксировано.

Существует много оценок того, что природные концентрации меди и цинка повсеместно намного выше установленных ПДК, сле-

довательно, официальные оценки загрязненности воды могут быть завышены [Болгов и др., 2008 (Bolgov et al., 2008)].

Необходимо отметить, что в России по сравнению с другими странами (Канада, США, страны ЕС) неоправданно низкие нормативы для Cu, V, Mn и других элементов, тогда как для Cd, As, Pb и Al они завышены [Моисеенко и др., 2006 (Moiseenko et al., 2006)]. Уровень содержания Cu в природных водах, как правило, выше нормируемого значения, т.к. этот металл находится преимущественно в связанной с органическими лигандами форме. Установленный порог токсичности действия Cu на водные организмы 1.5 мкг/л [Lither, 1989]. То же и для Zn – установленный порог токсического действия этого элемента 15 мкг/л, что выше отечественных ПДК_{р/х}. Норматив концентрации цинка в пресной воде для Канады и некоторых стран ЕС составляет 30 мкг/л [Моисеенко и др., 2006 (Moiseenko et al., 2006)].

Сравнивая полученные результаты с критериями оценки степени загрязнения воды пресноводных водоемов ТМ, принятыми в Норвегии (табл. 5), можно заключить, что все исследованные водохранилища по степени загрязнения медью относятся к “очень сильно загрязненным”, цинком – “умеренно загрязненным”, на отдельных участках Рыбинского, Горьковского и Саратовского водохранилищ – “заметно загрязненным”.

Следует отметить, что не зарегистрировано географических закономерностей в загрязнении воды, ВВДО и ДО водохранилищ Волги в исследованный период. Наблюдали тенденцию к увеличению концентраций натрия, стронция и молибдена в воде с севера на юг (табл. 4). Формирование качества воды и ДО зависит от множества факторов, среди которых географическая зональность не всегда является главным. Ранее отмечалось значительное увеличение с севера на юг в воде волжских водохранилищ концентраций хлоридов, сульфатов, натрия и калия [Дебольский и др., 2011a (Debol'skij et al., 2011a)].

Система контроля загрязнения водных объектов, основанная на определении химическими аналитическими методами отдельных токсических веществ, существующая в настоящее время, не обеспечивает сохранения экологического благополучия водных объектов. Это обусловлено рядом причин: отсутствием количественных аналитических методов определения всех токсических соединений, разнородным характером взаимодействия отдельных компонентов в смеси, вторично обра-

зуемыми соединениями, которые могут быть более токсичными, чем первоначальные. Т.е. химический анализ — это лишь констатация факта существования или отсутствия каких-либо химических элементов в пробе, он не отражает «поведение» химических элементов в природной среде, влияния на живые объекты, как прямого, так и косвенного [Бакаева и др., 2009 (Bakaeva et al., 2009)].

Очевидна необходимость биологического тестирования, отражающего реакцию живых объектов на антропогенное воздействие. В этом случае особое значение приобретает применение интегральных методов оценки токсичности природных сред, к которым относится биотестирование [Олькова, 2014 (Ol'kova, 2014)].

Токсичность ДО для гидробионтов обусловлена присутствием в них химических соединений, которые могут быть как водорастворимыми, так и прочно связанными с грунтами. К первым относятся ионы ТМ, водорастворимые пестициды, некоторые полиароматические углеводороды (ПАУ) и др., ко вторым – полихлорированные бифенилы (ПХБ) и хлорорганические пестициды (ХОП), относящиеся к группе СОЗ, а также большая часть ПАУ и др.

В отличие от органических загрязняющих веществ, металлы практически вечны, так как они не разрушаются при воздействии природных факторов. Все ТМ обладают одним общим свойством: они могут быть биологически активными. Вследствие этого, попадая в результате антропогенной деятельности в окружающую среду в миграционно-активном состоянии, они включаются в той или иной степени в биологический круговорот, и при определенных биогеохимических условиях и концентрациях ТМ начинают оказывать токсическое действие на живые организмы [Никаноров и др., 1985 (Nikanorov et al., 1985)].

Анализ токсичности только водной вытяжки дает одностороннее представление о токсичности донных отложений, в частности, только растворимых фракций загрязняющих веществ. Следует обязательно изучать непосредственное влияние нативных (неизмененных) донных отложений на живые организмы.

Для этих целей необходим поиск экологически адекватных тест-объектов. С одной стороны, это должны быть обитатели различных биотопов: представители эпи- и эндобентоса, с другой – организмы различных трофических уровней: животные-детритфаги и фотосинтетики-макрофиты, укореняющиеся в донных отложениях.

Таблица 1. Средние концентрации общих форм ТМ (мкг/г сухой массы) в ДО каскада водохранилищ р. Волга за период наблюдений 1975–2015 гг.

Table 1. The average concentrations of heavy metals total forms ($\mu\text{g/g}$ dry weight) in sediments in reservoirs of the Volga river during 1975–2015 years

Водохранилище Reservoirs	Год year	Ni	Cu	Zn	Cd	Pb	Al	Cr	Mn	Co	sumREE	Tl
Иваньковское Ivankovskoe	1975	<u>23</u>	<u>154</u>	<u>617</u>	<u>2.2</u>	<u>25</u>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
	(156)	<u>47</u>	<u>1725</u>	<u>3108</u>	<u>5</u>	<u>225</u>						
	1990	<u>24</u>	<u>82</u>	<u>476</u>	<u>1.2</u>	<u>19</u>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
	(226)	<u>49</u>	<u>692</u>	<u>2828</u>	<u>2.8</u>	<u>69</u>						
1992	(175)*	34.4	80.6	415.7	5.3	19.6	н.д.	119.3	790	н.д.	н.д.	н.д.
	2015	<u>13.5</u>	<u>24.7</u>	<u>117.2</u>	<u>0.3</u>	<u>9.0</u>	<u>4865.4</u>	<u>32.6</u>	<u>910.8</u>	<u>6.3</u>	<u>116.3</u>	<u>0.1</u>
	(11)	<u>26.6</u>	<u>63.5</u>	<u>285.3</u>	<u>0.8</u>	<u>16.5</u>	<u>16299.6</u>	<u>68.0</u>	<u>2338.5</u>	<u>12.0</u>	<u>154.6</u>	<u>0.2</u>
Угличское Uglichskoe	1977	<u>31</u>	<u>55</u>	<u>306</u>	<u>1.2</u>	<u>19</u>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
	(84)	<u>49</u>	<u>144</u>	<u>80</u>	<u>3</u>	<u>48</u>						
	1992	48.4	39.2	239.8	2.0	29.3	н.д.	94.1	1500	46.6	н.д.	н.д.
	(149)*	2014	<u>21.2</u>	<u>15.56</u>	<u>66.7</u>	<u>0.24</u>	<u>9.4</u>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
	(140)	<u>38.77</u>	<u>33.9</u>	<u>147.5</u>	<u>0.64</u>	<u>19.6</u>						
Рыбинское Rybinskoe	1988	<u>15</u>	<u>13</u>	<u>136</u>	<u>1.6</u>	<u>16</u>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
	(112)	<u>40</u>	<u>66</u>	<u>744</u>	<u>4.6</u>	<u>89</u>						
	1992	34.9	22.7	119.5	1.9	13.4	н.д.	н.д.	1000	н.д.	н.д.	н.д.
	(52)*	2015	<u>16.1</u>	<u>10.4</u>	<u>36.7</u>	<u>0.1</u>	<u>7.6</u>	<u>1267.9</u>	<u>31.8</u>	<u>929.1</u>	<u>6.1</u>	<u>73.0</u>
	(14)	<u>25.9</u>	<u>16.6</u>	<u>61.3</u>	<u>0.2</u>	<u>13.3</u>	<u>7036.1</u>	<u>49.8</u>	<u>1694.9</u>	<u>9.4</u>	<u>145.9</u>	<u>0.2</u>
Горьковское Gorkovskoe	1980	<u>49</u>	<u>43</u>	<u>136</u>	<u>2.6</u>	<u>38</u>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
	(87)	<u>87</u>	<u>92</u>	<u>273</u>	<u>7</u>	<u>68</u>						
	1992	48.6	31.4	140.1	3.2	42.5	н.д.	н.д.	800	н.д.	н.д.	н.д.
	(75)	2015	<u>18.4</u>	<u>11.7</u>	<u>48.0</u>	<u>0.3</u>	<u>8.7</u>	<u>2635.7</u>	<u>39.1</u>	<u>829.7</u>	<u>7.3</u>	<u>64.3</u>
	(15)	<u>52.1</u>	<u>29.0</u>	<u>105.0</u>	<u>0.8</u>	<u>22.2</u>	<u>10481.0</u>	<u>100.3</u>	<u>2105.7</u>	<u>16.5</u>	<u>125.8</u>	<u>0.2</u>
Чебоксарское Cheboksarskoe	1981	<u>35</u>	<u>18</u>	<u>51</u>	<u>1.6</u>	<u>17</u>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
	(63)	<u>144</u>	<u>61</u>	<u>119</u>	<u>4</u>	<u>42</u>						
	2015	<u>13.2</u>	<u>7.4</u>	<u>28.2</u>	<u>0.2</u>	<u>5.8</u>	<u>3607.6</u>	<u>28.8</u>	<u>801.1</u>	<u>5.5</u>	<u>49.6</u>	<u>0.1</u>
	(9)	<u>63.0</u>	<u>24.7</u>	<u>90.3</u>	<u>0.6</u>	<u>19.1</u>	<u>16358.2</u>	<u>115.7</u>	<u>3120.9</u>	<u>18.3</u>	<u>156.4</u>	<u>0.2</u>
Куйбышевское Kuyshevskoe	1988	<u>70</u>	<u>31</u>	<u>97</u>	<u>3.1</u>	<u>31</u>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
	(78)	<u>81</u>	<u>39</u>	<u>115</u>	<u>5.5</u>	<u>45</u>						
	2015	<u>35.7</u>	<u>15.4</u>	<u>41.2</u>	<u>0.2</u>	<u>10.3</u>	<u>1781.0</u>	<u>59.1</u>	<u>1008.3</u>	<u>10.0</u>	<u>94.8</u>	<u>0.2</u>
	(13)	<u>73.4</u>	<u>35.1</u>	<u>97.0</u>	<u>0.7</u>	<u>27.9</u>	<u>9271.1</u>	<u>117.2</u>	<u>3030.5</u>	<u>19.7</u>	<u>184.8</u>	<u>0.3</u>
Саратовское Saratovskoe	1985	<u>53</u>	<u>28</u>	<u>79</u>	<u>1.8</u>	<u>23</u>	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
	(50)	<u>78</u>	<u>47</u>	<u>110</u>	<u>3</u>	<u>32</u>						
	2015	<u>7.7</u>	<u>5.8</u>	<u>16.8</u>	<u>0.1</u>	<u>4.8</u>	<u>4681.1</u>	<u>21.6</u>	<u>649.9</u>	<u>4.7</u>	<u>40.1</u>	<u>0.1</u>
	(6)	<u>30.4</u>	<u>11.6</u>	<u>32.7</u>	<u>0.2</u>	<u>9.5</u>	<u>10173.1</u>	<u>43.6</u>	<u>1424.8</u>	<u>8.2</u>	<u>61.2</u>	<u>0.1</u>
Нормативы ТЕС, США ¹ Standards ТЕС, USA ¹		22.7	31.6	121.0	0.99	35.8	н.д.	43.4	н.д.	100	н.д.	н.д.
Нормативы Бельгии ² Belgium standards ²		11.0	8.0	67.0	0.38	14.0	н.д.	17.0	н.д.	–	н.д.	н.д.
Региональный норматив для водных объектов г.Санкт-Петербург ³ Regional standard for water bodies of St.-Petersburg town ³		35	35	140	0.8	85	–	100	–	–	–	–
Фоновые концентрации в ДО бассейна Верхней Волги ⁴ Background concentration of contaminants in sedi-		15.3	31.5	27.0	0.1	15.0	–	25.5	437.0	6.4	–	–

ments of the basin of the Upper Volga ⁴											
Фоновые концентрации, США ⁵	12.0–51.0	10.0–53.0	33.0–140.0	0.1–0.5	9.0–35.0	–	20.0–100.0	700.0	–	–	–
Background concentration, USA ⁵											

Примечание: в скобках указана выборка по годам исследования, числитель – среднее значение, знаменатель – максимальное значение, н.д. – нет данных. Жирным шрифтом выделены показатели, превышающие хотя бы один норматив, принятый в разных странах.

¹–MacDonald et al., 2000, ²–Deckere et al., 2000, ³–Нормы и критерии оценки загрязненности донных отложений в водных объектах Санкт-Петербурга. Региональный норматив. 1996 (Normativy i kriterii ocenki..., 1996);

⁴–Тихомирова, Марков, 2009 (Tichomirova, Markov, 2009); ⁵–Chapman et al., 1998.

Личинки хирономид наиболее адекватно отражают состояние цельного грунта и успешно применяются при оценке его токсичности как в эстуарных, так и в пресных экосистемах. Выбор хирономид определен их приуроченностью к донному местообитанию, способностью активно зарываться в ил и потреблять осадочные частицы вместе с пищей.

Токсичность нативных донных отложений. При биотестировании ДО Иваньковского водохранилища гибель хирономид, превышающая допустимый методикой 20% уровень, установлена для станций озеро Видогощь, выше р. Шоша, Свердлово, устье р. Созь и Уходово. ДО, отобранные на станциях Городня, оз. Видогощь, выше р. Шоша, Свердлово, Шошинский и Мошковичский заливы, влияли на линейные размеры личинок хирономид: угнетая или стимулируя их рост (табл. 6).

При биотестировании ДО Угличского водохранилища гибель более 20% и снижение линейных размеров тела личинок хирономид установлены практически для всех исследуемых станций. Несмотря на отсутствие гибели личинок, при экспонировании их на ДО, отобранных на ст. Белый городок, зафиксировано достоверное уменьшение их линейных размеров. Наибольшим токсическим эффектом обладали ДО ст. Грехов ручей, где отмечена самая высокая гибель 62% и достоверное снижение линейных размеров тела.

Для ДО Рыбинского водохранилища гибель более 20% личинок обнаружена для всех исследуемых станций за исключением станции

Каменники. Достоверное снижение линейных размеров тела личинок зафиксировано на станциях: Мышкин, Крутец, Еремейцево, Все-хвятское, Милушино, Волково, Треугольник и Каменники.

Гибель личинок хирономид при биотестировании нативных ДО, отобранных на станциях Толга и Чкаловск Горьковского водохранилища, не отмечена. ДО остальных станций вызывали смертность личинок от 22 до 100% (ст. Пучеж). Статистически достоверное угнетение линейных размеров тест-объекта по сравнению с контролем зафиксировано для станций: Толга, ниже г. Кострома, Волгореченск, Юрьево и Чкаловск.

Хроническим токсическим действием обладали ДО, отобранные на станции Васильсурск Чебоксарского водохранилища и станциях, расположенных от Козьмодемьянска вниз по течению до приплотинного участка водохранилища: отмечена 25–60% гибель личинок и достоверное снижение их линейных размеров тела.

При биотестировании ДО Куйбышевского водохранилища гибель более 20% личинок хирономид зафиксирована практически для всех исследуемых станций, за исключением ниже Звенигово, ниже Свияжска и р. Кама против Атабаево. Угнетающее действие ДО на рост личинок установлено практически для всех станций, за исключением Тольятти, где обнаружен недостоверный стимулирующий эффект данного показателя по сравнению с контролем.

Таблица 2. Минимальные и максимальные концентрации металлов (мкг/г сухой массы) в ДО водохранилищ Волги в 2015 г. и рекомендованные уровни содержания некоторых ТМ в ДО (EPA, США)

Table 2. Minimum and maximum metal concentrations ($\mu\text{g/g}$ dry weight) in sediment of the Volga reservoirs in 2015 year and recommended levels of heavy metals concentrations in sediments (EPA, USA)

Металл Metals	Уровень загрязнения ДО Sediments contamination level [MacDonald et al., 2000]			Концентрации металла в ДО, мкг/г сухой массы Metal concentrations in sediments, $\mu\text{g/g}$ dry weight						
	незагрязненные unpolluted	относительно загрязненные relatively polluted	сильно загрязненные strong polluted	Иваньковское Ivankovskoe	Угличское* Uglichskoe	Рыбинское Rybinskoe	Горьковское Gorkovskoe	Чебоксарское Cheboksarskoe	Куйбышевское Kuybishevskoe	Саратовское Saratovskoe
Cr	< 5	25–75	> 75	4.0–68.05	68.2	1.56–49.77	2.57–100.34	1.36–115.72	2.03–117.18	4.68–43.61
Cd	< 1	1– 5	> 6	0.02–0.77	0.64	0.003–0.212	0.01–0.77	0.007–0.57	0.01–0.69	0.02–0.21
Cu	< 5	25–50	>50	1.57–63.55	14.02	0.70–16.57	1.09–29.02	0.62–24.68	0.52–35.09	1.37–11.59
Pb	< 40	40–60	> 60	2.38–16.48	196	0.69–13.26	0.84–22.25	0.56–19.08	0.68–27.89	1.47–9.49
Zn	< 90	90	>200	7.42–285.35	147.5	2.27–61.29	4.39–105.04	2.56–90.28	3.07–96.98	4.59–32.66

Примечание. “*” – максимальные концентрации металлов в ДО Угличского водохранилища в 2014 г. [Гапеева, Законнов, 2016 (Gapeeva, Zakonnov, 2016)]

Таблица 3. Средние (числитель) и максимальные (знаменатель) концентрации ТМ (мкг/л) в ВВДО каскада водохранилищ р. Волга в 2015 г.

Table 3. Average (numerator) and maximum (denominator) concentrations of heavy metals ($\mu\text{g/l}$) in the elutriate of sediments of the Volga river reservoirs in 2015 year.

Водохранилище (n) Reservoirs (n)	Концентрации металлов, мкг/л Concentrations of heavy metals, $\mu\text{g/l}$											
	Mg	Al	Cr	Mn	Co	Ni	Cu	Zn	Sb	Pb	W	sumREE
Иваньковское (11) Ivankovskoe	<u>19.06</u> 25.14	<u>1.63</u> 4.70	<u>0.012</u> 0.025	<u>1.65</u> 2.89	<u>0.002</u> 0.007	<u>0.004</u> 0.011	<u>0.22</u> 0.38	<u>0.28</u> 0.73	<u>0.0004</u> 0.0008	<u>0.01</u> 0.031	<u>0.0001</u> 0.0002	<u>0.03</u> 0.09
Угличское (8) Uglichskoe	<u>19.93</u> 23.04	<u>1.80</u> 5.71	<u>0.012</u> 0.033	<u>2.68</u> 6.50	<u>0.003</u> 0.011	<u>0.005</u> 0.014	<u>0.18</u> 0.26	<u>0.20</u> 0.67	<u>0.0005</u> 0.009	<u>0.006</u> 0.02	<u>0.0003</u> 0.0006	<u>0.03</u> 0.13
Рыбинское (14) Rybinskoe	<u>18.62</u> 24.78	<u>0.76</u> 4.62	<u>0.005</u> 0.012	<u>2.32</u> 9.14	<u>0.001</u> 0.003	<u>0.001</u> 0.006	<u>0.16</u> 0.29	<u>0.13</u> 0.32	<u>0.0005</u> 0.0009	<u>0.003</u> 0.009	<u>0.0002</u> 0.0011	<u>0.01</u> 0.04
Горьковское (14) Gorkovskoe	<u>21.92</u> 25.22	<u>0.31</u> 1.32	<u>0.008</u> 0.017	<u>1.86</u> 3.61	<u>0.001</u> 0.002	<u>0.000</u> 0.000	<u>0.18</u> 0.38	<u>0.14</u> 0.27	<u>0.0003</u> 0.0005	<u>0.003</u> 0.005	<u>0.0002</u> 0.0003	<u>0.00</u> 0.01
Чебоксарское (8) Cheboksarskoe	<u>20.18</u> 25.13	<u>0.47</u> 1.17	<u>0.004</u> 0.013	<u>3.52</u> 5.28	<u>0.002</u> 0.004	<u>0.001</u> 0.004	<u>0.13</u> 0.22	<u>0.20</u> 0.52	<u>0.0004</u> 0.0006	<u>0.004</u> 0.007	<u>0.0016</u> 0.0048	<u>0.01</u> 0.01
Куйбышевское (12) Kuyshevskoe	<u>19.34</u> 27.87	<u>0.03</u> 0.16	<u>0.004</u> 0.008	<u>2.70</u> 6.50	<u>0.001</u> 0.002	<u>0.001</u> 0.002	<u>0.10</u> 0.18	<u>0.13</u> 0.35	<u>0.0005</u> 0.0012	<u>0.002</u> 0.003	<u>0.0007</u> 0.0017	<u>0.00</u> 0.00
Саратовское (5) Saratovskoe	<u>17.80</u> 19.59	<u>0.05</u> 0.20	<u>0.004</u> 0.005	<u>2.14</u> 5.17	<u>0.001</u> 0.002	<u>0.002</u> 0.004	<u>0.10</u> 0.11	<u>0.05</u> 0.09	<u>0.0006</u> 0.0011	<u>0.001</u> 0.003	<u>0.0007</u> 0.0013	<u>0.00</u> 0.00

Примечание: (n) – число проб.

Таблица 4. Средние (числитель) и максимальные (знаменатель) концентрации металлов (мкг/л) в воде водохранилищ Волги в 2015 г.

Table 4. Average (numerator) and maximum (denominator) metal concentrations (µg/l) in water of Volga reservoirs in 2015 year

Водохранилище (n) Reservoirs (n)	Концентрации металлов, мкг/л Concentrations of metals, µg/l																	
	Li	Na	Mg	Si	K	Ca	V	Cr	Co	Ni	Cu	Zn	Rb	Sr	Mo	Sb	Ba	W
Иваньковское (11) Ivankovskoe	<u>0.72</u>	<u>2492</u>	<u>6802</u>	<u>1364</u>	<u>997</u>	<u>34311</u>	<u>0.18</u>	<u>1.97</u>	<u>0.02</u>	<u>0.05</u>	<u>12.51</u>	<u>5.98</u>	<u>0.61</u>	<u>73.51</u>	<u>0.23</u>	<u>0.04</u>	<u>24.64</u>	<u>0.03</u>
Угличское (9) Uglichskoe	<u>1.42</u>	<u>3037</u>	<u>7170</u>	<u>1405</u>	<u>1137</u>	<u>34654</u>	<u>0.27</u>	<u>1.6</u>	<u>0.03</u>	<u>0.03</u>	<u>12.35</u>	<u>6.29</u>	<u>0.6</u>	<u>73.26</u>	<u>0.21</u>	<u>0.04</u>	<u>20.87</u>	<u>0.03</u>
Рыбинское (14) Rybinskoe	<u>1.64</u>	<u>2228</u>	<u>4591</u>	<u>838</u>	<u>501</u>	<u>14954</u>	<u>0.3</u>	<u>0.84</u>	нпо	<u>0.15</u>	<u>30.2</u>	<u>17.85</u>	<u>0.81</u>	<u>107.66</u>	<u>0.3</u>	<u>0.06</u>	<u>25.15</u>	<u>0.01</u>
Горьковское (13) Gorkovskoe	<u>2.04</u>	<u>2828</u>	<u>4417</u>	<u>392</u>	<u>416</u>	<u>11786</u>	<u>0.44</u>	<u>0.48</u>	нпо	<u>0.13</u>	<u>26.29</u>	<u>19.0</u>	<u>0.97</u>	<u>138.31</u>	<u>0.37</u>	<u>0.06</u>	<u>27.86</u>	<u>0.01</u>
Чебоксарское (9) Cheboksarskoe	<u>4.41</u>	<u>5265</u>	<u>4827</u>	<u>983</u>	<u>590</u>	<u>16202</u>	<u>0.91</u>	<u>0.54</u>	<u>0.03</u>	<u>0.64</u>	<u>21.15</u>	<u>12.42</u>	<u>0.99</u>	<u>501.16</u>	<u>0.76</u>	<u>0.09</u>	<u>25.13</u>	<u>0.05</u>
Куйбышевское (12) Kuymbishevskoe	<u>3.69</u>	<u>5439</u>	<u>3827</u>	<u>1681</u>	<u>568</u>	<u>14276</u>	<u>1.61</u>	<u>0.93</u>	нпо	<u>0.55</u>	<u>18.25</u>	<u>12.3</u>	<u>0.49</u>	<u>479.47</u>	<u>0.78</u>	<u>0.08</u>	<u>24.1</u>	<u>0.03</u>
Саратовское (11) Saratovskoe	<u>2.98</u>	<u>7507</u>	<u>3520</u>	<u>2017</u>	<u>625</u>	<u>14086</u>	<u>1.73</u>	<u>0.55</u>	нпо	<u>0.51</u>	<u>16.78</u>	<u>11.08</u>	<u>0.39</u>	<u>462.13</u>	<u>0.69</u>	<u>0.07</u>	<u>25.85</u>	<u>0.02</u>
ПДК _{р/х} , мкг/л* Maximum permissible concentrations, µg/l	80	120000	40000	н.д.	50000	180000	1	70	10	10	1	10	100	400	1	н.д.	740	0.8
ПДК в воде водных объектов, мкг/л** Maximum permissible concentrations in water of water bodies, µg/l	30	200000	50000	1000 0	н.д.	н.д.	100	500	100	20	1000	1000	н.д.	7000	250	5	700	50
среднее содержание р. Волга, мкг/л (верхнее и среднее течение)*** The average content of p. Volga, mg/l (upper and middle course)***	1.94	3470	6600	860	760	33400	1.1	0.74	0.22	2.07	3.7	4.03	1.38	169	0.46	0.05	28.43	< 0.02

Примечание: (n) – число проб, НПО – ниже предела обнаружения, жирным шрифтом выделены показатели, превышающие ПДКр/х

*Приказ Росрыболовства от 18.01.2010 № 20 "Об утверждении нормативов качества воды, водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения". **Предельно допустимые концентрации (ПДК) химических веществ в воде водных объектов хозяйственно-питьевого и культурно-бытового водопользования. ГН 2.1.5.1315-03" от 30 апреля 2003. ***Моисеенко и др., 2006 (Moiseenko et al., 2006)

Таблица 5. Критерии оценки степени загрязнения воды тяжелыми металлами (мкг/л) пресноводных водоемов, принятые в Норвегии (Norwegian Pollution Control Authority)

Table 5. Criteria for assessing of water pollution of freshwater reservoirs by heavy metals ($\mu\text{g/l}$), adopted in Norway (Norwegian Pollution Control Authority)

Металл Metals	Норвежские критерии [Norwegian Environment Agency, 2016. http://www.environment.no] Norwegian criteria				
	фоновое background	умеренное moderate	заметное notable	сильное strong	очень сильное very strong
Cu	< 0.6	0.6–1.5	1.5–3.0	3–6	> 6
Zn	< 5	5–20	20–50	50–100	>100
Cd	< 0.04	0.04–0.1	0.1–0.2	0.2–0.4	> 0.4
Pb	< 0.5	0.5–1.2	1.2–2.5	2.5–5	> 5
As	< 0.5	0.5–2.5	2.5–5	5–10	> 10

При биотестировании ДО Саратовского водохранилища гибель более 20% обнаружена практически на всех исследуемых станциях, за исключением станций разлив у Приволжья и выше Хвалынского. Снижение линейных показателей личинок хирономид зафиксировано на станциях ниже Сызрани, о. Тушинский, разлив у Приволжья и Балаково.

Полученные результаты биотестирования трудно соотнести с силой воздействия какого-либо конкретного фактора. Данный вопрос возможно разрешить методами математического анализа, в частности, корреляционного. Результаты анализа корреляционной зависимости дают основания утверждать, что концентрации загрязняющих веществ в ДО в большей степени влияют на изменение размеров тела личинок хирономид, чем на их выживаемость (табл. 7).

Положительные корреляционные связи гибели личинок с некоторыми химическими элементами прослеживаются при биотестировании ДО Рыбинского, Горьковского и Саратовского водохранилищ. Для Рыбинского и Куйбышевского водохранилища обнаружены отрицательные корреляционные связи между линейными размерами личинок хирономид и концентрациями ТП. В Чебоксарском водохранилище корреляционных связей между содержанием химических элементов и биологическими параметрами личинок не наблюдали. Отмечены достоверные корреляции изменения длины личинок хирономид в зависимости от содержания растительных пигментов, которое можно рассматривать как остаточное количество новообразованного органического вещества в ДО. Т.е. росту личинок хирономид в гипертрофном Иваньковском водохранилище

способствует присутствие каротиноидов в ДО, в эвтрофном Горьковском – присутствие фео-пигментов, в мезотрофном Чебоксарском присутствие каротиноидов замедляет рост личинок. В экспериментальных работах на личинках хирономид *Chironomus girardii* установлено, что наличие токсикантов в ДО в невысоких концентрациях не оказывало прямого негативного воздействия на личинок. А их темпы роста в большей степени зависели от количества пищи [De Haas et al., 2002; De Haas et al., 2005]. Кроме того, присутствие в тестируемой пробе органического вещества может снижать токсичность тяжелых металлов для гидробионтов.

Токсичность водной вытяжки донных отложений. Токсичность донных отложений можно косвенно оценить по токсическому воздействию их водных вытяжек на те же тест-организмы, которые были использованы для биотестирования воды водного объекта. При биотестировании ВВДО Иваньковского водохранилища зарегистрирована хроническая токсичность на ст. Шошинский залив, выраженная в снижении плодовитости цериодафний, на ст. Свердлово, устье р. Созь, Корчева – в ее повышении (табл.6).

При биотестировании ВВДО всех станций Угличского водохранилища плодовитость рачков как по среднему числу пометов, так и по количеству молоди на одну самку была достоверно ниже контрольных значений.

ВВДО на станциях Мышкин, Крутец, Еремейцево, Коприно, Наволок, Милушино, Волково, Треугольник и Молога Рыбинского водохранилища, обладали хроническим токсическим действием по показателям плодовитости цериодафний.

Таблица 6. Показатели биотестирования различных сред водохранилищ Волги, август 2015

Table 6. Indicators of biotesting in different media of the Volga river reservoirs, august 2015 year

№	Станция Station	Вода Water				ВВДО Elutriate				ДО Whole sediment	
		Гибель %, 48 ч Mortality, %, 48 h	Гибель %, 8 сут Mortality, %, 8 days	Среднее число пометов на 1 самку, экз Mean number of broods per female	Среднее количество молоди на 1 самку, экз Mean number of young per female	Гибель %, 48 ч Mortality, %, 48 h	Гибель %, 8 сут Mortality, %, 8 days	Среднее число пометов на 1 самку, экз Mean number of broods per female	Среднее количество молоди на 1 самку, экз Mean number of young per fe- male	Гибель %, 14 сут Mortality, %, 14 days	Линейные размеры, мм Length, mm

Иваньковское водохранилище

Ivankovskoe

1	Лисицы	0	0	2.3	30.0±2.95	0	0	3.0	34.1±1.87	15	8.7±0.30
2	Городня	0	10	2.1	23.1±2.84	—	—	—	—	0	6.7±0.17*
3	оз. Видогощь	0	0	3.0	20.5±2.42	0	0	3.0	35.5±1.11**	30	7.2±0.27*
4	Выше р. Шоша	0	10	2.9	21.3±2.1	0	0	3.0	30.3±1.01	38	5.6±0.17*
5	Шошинский залив	0	0	2.0	30.9±2.31**	0	0	3.0	24.1±1.16*	22	6.2±0.21*
6	Свердлово	0	0	2.8	17.3±1.75*	0	0	3.0	47.1±1.03**	25	7.1±0.3*
7	Устье р. Созь	0	0	3.0	20.9±1.19	0	0	3.0	41.9±2.19**	53	8.6±0.35
8	Мошковичский залив	0	0	2.2	32.0±2.52**	0	0	3.3	35.8±1.62**	0	10.0±0.16**
9	Корчева	0	0	3.0	18.4±1.56*	0	10	2.5	37.2±3.17**	12	8.2±0.23
10	Уходово	0	0	2.7	22.0±1.73	0	0	3.3	27.9±0.99	42	9.7±0.43**
11	Липня	0	0	2.7	23.5±1.67	0	0	3.0	29.4±1.08	5	9.5±0.07**
	Контроль	0	10	3.0	24.9±1.99	0	0	3.2	29.5±0.54	0	8.3±0.17

Угличское водохранилище

Uglichskoe

12	Устье р. Дубна	0	10	2.7	25.7±2.45	0	0	1.9	22.3±1.68*	27	6.2±0.33*
13	Кимры	0	0	2.2	32.6±1.98**	0	0	2.0	22.8±1.69*	38	5.5±0.25*
14	Белый городок	0	0	2.9	23.2±1.73	0	0	1.8	15.9±1.99*	0	7.6±0.19*
15	Устье р. Медведица	0	0	2.9	19.6±1.52	0	10	1.8	21.33±1.73*	53	6.6±0.42*

16	Устье р. Нерль	0	0	2.8	19.6±1.4	0	20	2.4	25.63±1.08*	57	6.7±0.26*
17	Устье р. Кашинка	0	0	2.5	29.1±2.66	0	0	2.0	19.4±1.64*	58	6.0±0.24*
18	Калязин	0	0	3.0	22.2±1.59	0	0	2.0	21±1.16*	20	5.3±0.24*
19	Ниже.с. Прилуки	0	0	2.8	19.33±2.0	0	0	2.0	11.3±1.25*	32	7.2±0.37
20	Устье Грехова ручья	0	10	2.3	24.0±3.92	0	0	2.0	12.4±0.48*	62	6.7±0.32*
Контроль		0	10	3.0	24.9±1.99	0	0	3.3	33.5±1.0	0	8.3±0.17

Рыбинское водохранилище

Rybinskoe

21	Мышкин	0	0	2.2	24.2±2.91	0	0	1.4	7.5±3.4*	37	7.6±0.23*
22	Крутец	0	0	2.4	31.2±2.46**	0	0	2.0	23.8±0.89*	47	6.3±0.25*
23	Еремейцево	0	0	2.4	26.5±1.7	0	0	2.0	28.1±1.05*	57	7.04±0.37*
24	Коприно	0	0	3.0	39.7±3.61**	0	0	2.4	19.5±1.59*	63.5	13.0±0.38
25	Брейтово	0	0	2.9	41.3±3.34**	0	0	2.9	30.8±0.84	44.4	8.7±0.3
26	Средний Двор	0	0	2.3	13.9±1.89*	0	0	3.0	29.7±0.98	73.0	10.5±0.3**
27	Измайлово	0	0	3.0	37.9±2.82**	0	0	3.0	38.9±1.97**	26.9	9.4±0.36
28	Наволоч	0	0	3.0	33.1±2.7**	0	0	2.9	24.2±1.48*	41.3	12.7±0.17
29	Всехсвятское	10	10	3.1	37.67±5.75**	10	10	3.0	40.3±2.58**	25.4	8.2±0.27*
30	Милюшино	0	0	3.1	38.2±4.22**	0	0	2.2	19.2±1.58*	92.1	5.0±0.32*
31	Волково	0	0	2.9	39.0±3.29**	0	0	2.5	23.9±2.15*	68.3	6.5±0.23*
32	Треугольник	0	0	3.6	44.6±1.31**	0	0	3.0	26.6±0.9*	58.7	6.5±0.25*
33	Молога	0	0	3.0	36.5±1.8**	0	0	2.6	17.9±1.1*	71.4	13.2±0.34
34	Каменники	0	0	3.0	37.9±1.16**	0	0	3.0	29.8±0.53	20.6	7.2±0.17*
Контроль		0	0	3.0	21.7±1.77	0	0.5	3.0	32.5±1.03	0	9.1±0.12

Горьковское водохранилище

Gorkovskoe

35	Рыбинск	0	0	2.5	13.3±2.16*	0	0	2.6	26.9±2.98**	25.4	9.9±0.39
36	Толга	0	10	2.2	7.6±1.97*	0	0	2.6	15.9±2.0	12.7	9.0±0.23*
37	Туношна	0	0	3.2	24.2±2.93	0	0	2.7	20.7±1.95**	30.2	9.8±0.32
38	Красный Профинтерн	0	10	2.3	17.5±3.51*	0	0	2.9	25.2±1.79**	23.8	10.4±0.33
39	р. Сизема	0	0	3.2	22.8±2.67	–	–	–	–	–	–
40	Костромское расширение, русло	0	0	3.2	22.8±3.09	0	0	2.5	23.9±2.45**	23.8	9.5±0.28
41	Костромское расширение, левый берег	–	–	–	–	0	0	2.9	21.0±3.06**	49.2	9.9±0.3

42	Ниже г. Кострома	0	0	3.0	23.9±2.49	0	0	2.8	26.0±2.13**	22.2	8.3±0.22*
43	Волгореченск	0	0	2.8	32.11±2.36**	0	0	2.6	24.78±1.61**	17.5	8.1±0.23*
44	Ниже г. Плес	0	0	3.8	37.5±2.28**	0	0	2.3	25.0±1.73**	65.1	10.5±0.44
45	Наволоки	–	–	–	–	0	0	2.3	21.2±1.65**	46.0	10.3±0.32
46	Ниже г. Кинешма	0	0	3.9	29.5±2.25	0	0	2.2	19.2±1.36	69.8	9.32±0.47
47	Юрьеvec	0	0	4.0	29.7±2.49	0	10	2.3	18.7±2.12	84.1	7.9±0.38*
48	Пучеж	0	0	3.9	35.2±2.42**	0	10	1.1	5.0±0.79*	100	–
49	Чкаловск	0	0	3.6	22.6±2.02	10	10	2.7	15.7±1.67	9.5	8.8±0.13*
Контроль		0	0	3.3	23.4±2.98	0	0	2.3	14.2±1.21	0	10.0±0.06

Чебоксарское водохранилище

Cheboksarskoe

50	Ниже Городца	0	0	3.9	35.0±2.6	–	–	–	–	–	–
51	Устье р. Ока	0	20	2.9	31.25±4.7*	–	–	–	–	–	–
52	Ниже г. Кстово	0	0	3.9	36.8±1.9	0	0	2.2	26.3±2.43*	15.9	9.6±0.18
53	Лысково–Макарьев	0	0	4.0	43.9±2.1	0	0	2.4	23.8±0.99*	11.1	10.2±0.1
54	Барьино	–	–	–	–	0	0	2.0	20.6±1.83*	20.6	10.7±0.15**
55	Васильсурск	10	10	3.2	46.1±2.6	0	0	2.0	16.2±1.49*	15.9	7.5±0.3*
56	р. Ветлуга	0	10	3.3	49.2±5.4	0	0	2.8	22.3±2.21*	60.3	9.9±0.42
57	Козьмодемьянск	0	40	2.6	32.9±5.8*	0	0	2.3	20.3±2.22*	25.4	6.5±0.24*
58	Ильинка	10	20	3.4	41.6±4.6	–	–	–	–	38.1	7.8±0.49*
59	В/бьеф Чеб. ГЭС	0	0	3.3	49.8±3.6	0	10	2.5	21.9±2.74*	28.6	9.2±0.2*
60	В/бьеф ЧебГЭС (ил)	–	–	–	–	0	0	2.9	28.0±2.53	14.3	8.6±0.2*
Контроль		0	10	3.2	45.1±3.7	0	0	3.0	34.0±2.81	0	10.0±0.06

Куйбышевское водохранилище

Kuibishevskoe

61	Новочебоксарск	0	0	2.8	28.1±2.81*	0	60	1.7	6.9±1.18*	–	–
62	Ниже Звенигово	0	10	3.0	15.4±2.27*	0	0	3.0	27.3±1.55*	20.6	7.4±0.23*
63	Ниже Свияжска	10	10	1.9	14.9±1.87*	0	0	2.9	31.0±2.13	0	8.1±0.12*
64	Шеланга	10	10	1.7	21.6±2.77*	10	20	1.1	2.9±0.48*	38.1	6.8±0.18*
65	Выше п. Камское устье	0	0	2.4	24.0±5.66*	0	0	3.0	34.2±1.24	38.1	8.4±0.15*
66	Устье р. Кама	–	–	–	–	0	10	2.6	29.9±2.45	49.2	6.6±0.27*
67	р. Кама против Ата- баево	30	30	2.0	27.9±3.65*	0	0	2.6	23.8±2.22*	11.1	6.6±0.18*

68	Затон им. Куйбышева	–	–	–	–	0	0	2.8	21.3±1.86*	39.7	6.3±0.21*
69	Выше п. Тетюши	0	0	2.8	29.2±1.87*	0	0	2.9	17.6±2.95*	42.9	7.5±0.34*
70	Против с. Кременки	10	10	3.0	33.67±1.3	0	0	3.0	29.2±1.79	28.6	7.7±0.19*
71	Ниже Новоульянов- ска	0	0	3.5	40.8±2.54	0	0	2.9	17.2±1.74*	47.6	6.2±0.17*
72	Против р. Б. Черешан	0	0	4.0	37.4±2.45	10	10	2.7	28.2±1.44	44.4	9.4±0.26*
73	Против р. Уса	0	0	4.0	43.3±2.04	–	–	–	–	–	–
74	Тольятти	0	0	4.0	50.7±1.86*	–	–	–	–	76.2	11.5±0.62
Контроль		0	0	3.8	38.1±2.58	0	0	3.0	33.2±0.99	0	10.0±0.06

Саратовское водохранилище

Saratovskoe

75	Н/б Самарской ГЭС	0	0	3.0	22.8±1.24	–	–	–	–	–	–
76	Выше Ширяево	0	0	3.0	19.3±1.37*	–	–	–	–	–	–
77	Ермаково (ниже г. Самары)	0	0	2.7	19.0±1.87*	–	–	–	–	–	–
78	Выше г. Сызрани	0	0	2.9	24.2±2.44	–	–	–	–	–	–
79	Ниже Сызрани	10	10	2.7	31.0±1.84	0	0	2.9	24.3±1.99*	36.5	8.1±0.18*
80	о. Тушинский (1749 км)	0	0	2.9	33.9±2.02**	–	–	–	–	44.4	8.6±0.33*
81	Ниже с. Лбище, ниже устья р. Чапаевка (1780 км)	0	0	2.9	29.8±3.52	–	–	–	–	–	–
82	Нижнепечерское (1825 км)	0	0	3.0	38.3±2.01**	0	0	2.5	25.9±2.16*	57.1	10.0±0.23
83	Разлив у Приволжья	0	0	2.9	22.3±1.23	0	0	2.2	27.2±1.14*	7.9	6.6±0.17*
84	Выше Хвалынска	0	0	2.7	26.8±1.51	0	0	2.8	27.5±1.33*	20.6	11.6±0.22**
85	В/б Саратовской ГЭС (Балаково)	0	0	3.0	30.0±1.37	0	0	2.9	25.2±3.33*	30.2	9.2±0.27*
контроль		0	0	3.0	27.4±1.9	0	0	3.0	34.0±2.81	0	10.0±0.06

Примечание: “*” – значения, достоверно ниже контрольных, ** – значения, достоверно выше контрольных при уровне значимости $p=0.05$.

Таблица 7. Корреляционные связи между содержанием химических элементов и биологическими параметрами *Chironomus riparius* при биотестировании ДО

Table 7. Correlations between the concentrations of chemical elements and biological parameters of *Chironomus riparius* during biotesting whole sediments

Водохранилище Reservoirs	Коэффициент корреляции по Спирмену, $p < 0.5$ Coefficient of correlation by Spearman, $p < 0.5$	Уравнения регрессии Regression equations
Иваньковское Ivankovskoe	длина, мм – $E_{480}/1.7E_{665k}$ * (0.6364)	длина, мм = $-0.753 + 7.537E_{480}/1.7E_{665k}$, $r = 0.689$
Рыбинское Rybinskoe	длина, % – Mo (-0.644), Tl (-0.613) смертность – Cr (-0.538)	длина, % = $121.20 - 183.5Mo$, $r = -0.608$ длина, % = $117.77 - 216.8Tl$, $r = -0.5598$ смертность = $64.227 - 0.3873Cr$, $r = -0.3067$
Горьковское Gorkovskoe	смертность – Mn (0.594), Co (0.546), Zn (0.559), длина, мм – феопигменты**, % (0.6685)	смертность = $15.78 + 0.03Mn$, $r = 0.716$ смертность = $16.21 + 3.25Co$, $r = 0.680$ смертность = $16.78 + 0.48Zn$, $r = 0.629$ длина, мм = $2.778 + 0.8168$ феопигменты, $r = 0.604$
Чебоксарское Cheboksarskoe	длина, мм – $E_{480}/1.7E_{665k}$ (-0.9429)	длина, мм = $12.039 - 2.778E_{480}/1.7E_{665k}$, $r = -0.934$
Куйбышевское Kuybishevskoe	длина, мм – Mn (0.636), Co (-0.643) Zn (0.601), sum REE (-0.510), Tl (-0.643), Pb (-0.678)	длина, мм = $9.06 - 0.148Co$, $r = -0.509$ длина, мм = $9.10 - 0.038Zn$, $r = -0.542$ длина, мм = $8.97 - 8.998Tl$, $r = -0.599$ длина, мм = $9.07 - 0.154Pb$, $r = -0.561$
Саратовское Saratovskoe	смертность: Cr (-0.829), Mn (-0.943), Co (-0.829), Cu (-0.829), Zn (-0.829), Sr (-0.829), Mo (-0.886), Cd (-0.942), La (-0.943), sum REE (-0.943), Tl (-0.829), Pb (-0.943)	смертность = $59.46 - 5.688Co$, $r = -0.877$ смертность = $53.63 - 3.588Cu$, $r = -0.888$ смертность = $55.07 - 1.323Zn$, $r = -0.892$ смертность = $51.196 - 0.524Sr$, $r = -0.885$ Смертность = $56.62 - 147.5Mo$, $r = -0.893$, смертность = $77.41 - 1.11$ sum REE, $r = -0.966$ смертность = $51.83 - 344.5Tl$, $r = -0.899$ смертность = $56.17 - 4.881Pb$, $r = -0.916$

* – $E_{480}/1.7E_{665k}$ показатель состояния пигментного комплекса – соотношение между концентрациями желтых и зеленых пигментов, ** – продукт распада хлорофилла *a* [Сigareва, Тимофеева, 2018 (Sigareva, Timofeeva, 2018)]

По среднему количеству молодежи ВВДО практически все станции Горьковского водохранилища обладали хроническим токсическим действием по стимуляции данного показателя за исключением станции: Толга, ниже г. Кинешма, Юрьеvec и Чкаловск.

По среднему числу пометов и количеству молодежи при биотестировании ВВДО все станции Чебоксарского водохранилища обладали хроническим токсическим воздействием, за исключением верхнего бьефа Чебоксарской ГЭС в прибрежной его части.

По показателю выживаемости ВВДО на станции Ночевосарск Куйбышевского водохранилища на момент завершения экспозиции вызывала 60% гибель тест-организмов. По репродуктивным показателям ВВДО 7 из 12 исследованных станций обладали хроническим токсическим действием.

По среднему количеству молодежи при биотестировании ВВДО все станции Саратовского водохранилища обладали хроническим токсическим воздействием.

Следует отметить, что не всегда наблюдается корреляция между уровнем химического загрязнения и результатами биотестирования ВВДО, что может свидетельствовать как об отсутствии токсического эффекта некоторых веществ, так и о нерастворимости ряда токсических компонентов. Известно, что самую достоверную информацию о загрязнении несут легкоподвижные формы металлов, содержание которых повышается в результате антропогенного загрязнения. При экстрагировании ДО отстаиванной водопроводной водой в водную фракцию переходит лишь малая часть содержащихся водорастворимых легкоподвижных форм ТМ.

Статистические корреляционные связи между содержанием химических элементов и биологическими параметрами *S. dubia* при биотестировании ВВДО, а также уравнения регрессии приведены в табл. 8. При биотестировании ВВДО Иваньковского и Горьковского водохранилища металлы влияли в основном на среднее количество молодежи *S. dubia*, Рыбин-

ского, Куйбышевского и Саратовского – на среднее число помётов (табл. 8). Вместе с тем, в большинстве случаев водные вытяжки загрязнённых ДО оказывали хроническое токсическое действие на *C. dubia*, что указывает на потенциальную возможность вторичного загрязнения водоема.

Одновременное проведение биотестирования на ВВДО и цельных грунтах позволяет оценить вклад в общую токсичность водорастворимых и нерастворимых соединений. Отсутствие острой и хронической токсичности ВВДО для цериодафний свидетельствует о том, что водорастворимые вещества присутствуют в ДО в количествах ниже уровней, способных оказать токсическое действие на водные организмы. Токсичность цельного грунта свидетельствует о наличии в ДО водонерастворимых соединений в количествах, вызывающих токсические эффекты у бентосных организмов [Томила и др., 2011 (Tomilina et al., 2011)].

Таблица 8. Корреляции между содержанием химических элементов и биологическими параметрами *Ceriodaphnia dubia* при биотестировании ВВДО

Table 8. The correlation between the concentrations of chemical elements and biological parameters of *Ceriodaphnia dubia* for biotesting sediment elutriate

Водохранилище Reservoirs	Коэффициент корреляции по Спирмену, $p < 0.5$ Coefficient of correlation by Spearman, $p < 0.5$	Уравнения регрессии Regression equations
Иваньковское Ivankovskoe	среднее количество молоди – Cr (0.697), Co (0.673), Cu (0.673), La (0.673), Ce (0.673), Pb (0.673), sum REE (0.673)	среднее кол-во молоди= $26.462+632.73Cr$, $r=0.731$ среднее кол-во молоди= $29.546+1885.0Co$, $r=0.633$ среднее кол-во молоди= $19.215+64.987Cu$, $r=0.835$ среднее кол-во молоди= $29.04+343.82Ce$, $r=0.674$ среднее кол-во молоди= $29.363+152.74sumREE$, $r=0.660$
Угличское Uglichskoe	смертность – Cd (0.756)	среднее кол-во молоди= $30.07+407.96Pb$, $r=0.528$ смертность = $1.429+11.1 \times 10^4 Cd$, $r=-0.883$
Рыбинское Rybinskoe	среднее число помётов – Mn (-0.595)	среднее число помётов= $3.79-0.021Ca$, $r=0.707$
Горьковское Gorkovskoe	среднее количество молоди – Mn (-0.662), Co(-0.756)	среднее количество молоди= $2.812-0.187Mn$, $r=-0.544$ среднее количество молоди= $2.932-429.0Co$, $r=0.710$
Чебоксарское Cheboksarskoe	–	–
Куйбышевское Kuymbishevskoe	смертность – Cd (0.674), La (0.616), Ce (0.578), sum REE (0.578) среднее число помётов – Co (-0.604)	смертность= $0.909+78754.0Cd$, $r=0.674$ смертность = $0.536+10588.0La$, $r=0.485$ смертность = $0.17+3684.2Ce$, $r=0.572$ смертность = $0.407+1939.0sumREE$, $r=0.512$
Саратовское Saratovskoe	среднее количество молоди – Mo (0.900)	среднее число помётов = $-0.945+2020.6Co$, $r=-0.335$ среднее число молоди= $24.74+175.49Mo$, $r=0.744$

Для Угличского водохранилища значения среднего числа помётов на 1 самку при биотестировании проб воды станций Кимры и устье Грехова ручья было ниже контрольных

Токсичность воды. Токсичность воды природных водоемов непостоянна и носит импульсный характер. Острое токсическое действие по показателю выживаемость во всех исследуемых пробах воды водохранилищ р. Волга отсутствовало (табл. 6). Среднее число помётов на 1 самку при биотестировании воды, отобранной на станциях Лисицы, Городня, Шошинский и Мошковичский заливы Иваньковского водохранилища было ниже контрольных значений. При этом вода, отобранная в Мошковичском и Шошинском заливах, стимулировала плодовитость рачков за счет увеличения количества молоди в помете: в среднем 14.5–15.5 особей на 1 помет соответственно, в контроле – 8.3. Вода ст. Свердлово и Корчева оказывала хроническое токсическое действие, подавляя плодовитость цериодафний на 30%.

значений. Достоверного снижения числа молоди на 1 самку не зафиксировано ни на одной из станций. Отмечено достоверное увеличение количества новорожденных особей более чем

на 30% для ст. Кимры, что считали проявлением токсического эффекта.

Значения среднего числа пометов на 1 самку в пробах воды станций Волжского участка Рыбинского водохранилища и станции Средний Двор были ниже контрольных на 35%. Вода практически всех станций обладала хроническим токсическим действием, оказывая стимулирующий эффект на среднее число молоди в помете, за исключением Волжского участка (станции Мышкин и Еремейцево).

По репродуктивным показателям рачков вода, отобранная на станциях Горьковского водохранилища Рыбинск, Толга, Красный Профинтерн, оказывала хроническое токсическое действие, подавляя их размножение на 25–70%, на станциях Волгореченск, ниже г. Плес и Пучеж – стимулируя на 50–60% (табл. 6).

Биотестирование воды, отобранной на станциях устье р. Ока и Козьмодемьянск Чебоксарского водохранилища выявило ее хроническую токсичность, выраженную в гибели рачков выше допустимого методикой 20% уровня за 8 суток экспозиции (только для ст. Козьмодемьянск) и достоверном уменьшении количества молоди, отрожденной 1 самкой за этот период.

В Куйбышевском водохранилище вода, отобранная на станции р. Кама, напротив Атабаево оказывала хроническое токсическое действие по показателю «выживаемость». По показателю «плодовитость» хроническое токсическое действие выявлено на станциях от верхнего участка до станции Тетюши, а также на приплотинном участке. Установлено хроническое токсическое действие воды, выраженное в подавлении размножения рачков на 30% на станциях выше Ширяево, Ермаково и стимулировании его на 33–40% на станциях о. Тушинский и Нижнепечерское Саратовского водохранилища.

Установлены корреляционные связи между содержанием химических элементов в воде и биологическими параметрами *S. dubia* (табл. 9).

При биотестировании воды отмечено влияние металлов на выживаемость цериодафний, среднее число пометов и количество молоди на 1 самку (табл. 9). Результаты корреляционного анализа дают основания утверждать, что марганец, кобальт, медь во всех случаях отрицательно коррелируют с репродуктивными показателями тест-объектов, т.е. при повышении количества данных веществ в пробах воды плодовитость угнетается. Молибден при

повышении концентрации, наоборот, способен вызывать стимулирующий эффект. Цинк и стронций оказывали как угнетающий, так и стимулирующий эффекты. На гибель рачков влияли свинец, медь, стронций и цинк.

Природные воды являются весьма специфической средой, в которой состояние загрязняющих веществ и проявление их химических свойств и биологической активности существенно отличается от простых экспериментальных растворов. Нормальная жизнедеятельность гидробионтов, а, следовательно, и уровень их устойчивости к различным токсическим веществам, а также степень токсичности различных веществ в значительной степени определяются абиотическими факторами водной среды: минерализация, жесткость, pH, соотношение ионов, содержание кислорода, температура и т.д. [Брагинский и др., 1989 (Braginskij et al., 1989)].

Биотестирование проходит в лабораторных «идеальных» условиях, которые не соответствуют природным условиям существования популяций, результаты оцениваются относительно лабораторной популяции организмов. Одним из главных критериев благополучия, с точки зрения популяции, является соотношение между рождаемостью и смертностью. Популяционный смысл критерия выживаемости состоит в том, что любая популяция неоднородна в отношении чувствительности к токсиканту, в ней есть особи резистентные и толерантные, и токсикант в плане дальнейшей судьбы популяции действует как фактор отбора [Филенко, 2011 (Filenko, 2011)].

При тестировании по критериям выживаемости тест-объектов контрольные повторности, по сути, служат для того, чтобы можно было удостовериться в правильности поставленного опыта. Плодовитость же оценивается относительно контрольной группы. Исследования на лабораторной культуре в разные сезоны года дают основание утверждать, что такой показатель, как плодовитость, находится в зависимости от времени года и степени токсичности воды, выживаемость же от времени года не зависит, а имеет прямую связь с качеством воды [Александрова, 2013 (Aleksandrova, 2013)].

Стимуляцию плодовитости тест-организмов, по сравнению с ее угнетением, можно рассматривать как менее опасную фазу интоксикации. В частности, итог воздействия токсиканта на организм зависит от одновременно протекающих процессов – компенсаторного и деструктивного. При воздействии

токсических веществ в малых концентрациях, что характерно для поверхностных вод, деструктивные процессы могут быть не только полностью компенсированы, но функция может временно перейти в состояние повышенной активности [Филенко, Исакова, 1983 (Filenko, Isakova, 1983); Филенко, 2011 (Filenko, 2011)]. Избыточное реагирование организма на воздействие может сопровождаться стимуляцией его функций и, в большинстве случаев, стимуляция свидетельствует о переходе биологических систем из одного состояния в другое [Лазарева, 1985 (Lazareva, 1985); Филенко и др., 1985 (Filenko et al., 1985)].

При длительном токсическом воздействии этот переход сводится к преобладанию деструктивных процессов над компенсаторными, что может приводить к нарушению биохимических и физиологических процессов. В свою очередь, это может отразиться как на репродуктивных функциях организма, так и его выживаемости [Филенко, Исакова, 1983 (Filenko, Isakova, 1983)].

Рассматривая значения доли станций, на которых была зарегистрирована хроническая токсичность, следует отметить, что токсичность донных отложений для всех водохранилищ выше, чем для природной воды (табл. 10).

Таблица 9. Корреляции между содержанием химических элементов и биологическими параметрами *Ceriodaphnia dubia* при биотестировании воды водохранилищ р. Волги

Table 9. The correlation between the concentrations of chemical elements and biological parameters of *Ceriodaphnia dubia* for biotesting of water reservoirs of the Volga river

Водохранилище Reservoirs	Коэффициент корреляции по Спирмену, $p < 0.5$ Coefficient of correlation by Spearman, $p < 0.5$	Уравнения регрессии Regression equations
Иваньковское Ivankovskoe	–	–
Угличское Uglichskoe	смертность – Pb (-0.73)	–
Рыбинское Rybinskoe	среднее число пометов – Mn (-0.621), Co (-0.637), Mo (0.790) среднее количество молоди – Co (-0.57), Mn (-0.573), Zn (0.678)	среднее число пометов = $2.969 - 0.288Mn$, $r = -0.655$ среднее количество молоди = $36.12 - 4.17Mn$, $r = -0.451$ среднее количество молоди = $36.13 - 455.7Co$, $r = -0.438$ среднее количество молоди = $24.57 + 0.551Zn$, $r = 0.549$
Горьковское Gorkovskoe	среднее число пометов – Cu (-0.570) Sr (0.769), Mo (0.758) среднее количество молоди – Sr (0.663)	среднее число пометов = $2.42 + 0.030Cu$, $r = 0.313$ среднее число пометов = $-7.807 + 0.0796Sr$, $r = 0.771$ среднее количество молоди = $-117.7 + 1.029Sr$, $r = 0.731$
Чебоксарское Cheboksarskoe	смертность – Sr (0.764) среднее количество молоди – Sr (-0.698)	смертность = $1.34 + 0.0195Sr$, $r = 0.404$ среднее количество молоди = $45.74 - 0.010Sr$, $r = -0.402$
Куйбышевское Kuibishevskoe	смертность – Cu (-0.601), Zn (-0.726) среднее число пометов – Sr (-0.608) среднее количество молоди – Zn (0.629), Sr (-0.692)	смертность = $1.34 + 0.0195Sr$, $r = 0.404$ смертность = $24.82 - 1.544Zn$, $r = -0.756$ среднее количество молоди = $10.638 + 1.622Zn$, $r = 0.646$ среднее количество молоди = $132.58 - 0.213Sr$, $r = -0.710$
Саратовское Saratovskoe	–	–

Причем доля станций с выявленной токсичностью цельного грунта выше, чем с токсичностью ВВДО, за исключением Саратовского водохранилища.

Наибольшее число станций, на которых зарегистрирована хроническая токсичность воды, отмечено для Рыбинского водохранилища. В район исследований не вошли стан-

ции, находящиеся в зоне влияния Чероповецкого промышленного узла. На всех станциях отмечена стимуляция плодовитости ветвистых рачков (табл. 6).

Объективно оценить уровень токсического загрязнения водных экосистем в условиях антропогенной нагрузки можно только при комплексном сочетании химического и биоло-

гического методов исследования. Первый – позволяет идентифицировать и количественно определить элементы загрязнения водной среды, второй – степень общей опасности среды и суммарный эффект воздействия загрязняющих веществ на функционирование гидробионтов.

Результаты биотестирования и химико-аналитические данные указывают, что для водохранилищ р. Волги в исследуемый период зафиксировано в той или иной степени загрязнение воды и донных отложений. Необходимо отметить, что каждый из подходов к оценке качества среды обладает недостатками. Использование химического анализа не позволяет учесть синергические и антагонистические взаимодействия между загрязняющими веществами и оценить опасность загрязнения для гидробионтов. Лабораторные эксперименты с использованием одного или нескольких тест-объектов делают проблематичной экстраполяцию полученных результатов на природные водоемы.

Таблица 10. Доля станций (%) с хронической токсичностью воды, ВВДО и ДО для тест-объектов

Table 10. Proportion of stations (%) with chronic toxicity of water, sediment elutriate and whole sediments for test-objects

Водохранилища Reservoirs	Доля станций, % Proportion of stations (%)		
	Вода Water	ВВДО Elutriate	ДО Whole sediment
Иваньковское Ivankovskoe	36.4	36.4	72.7
Угличское Uglichskoe	11.1	100	100
Рыбинское Rybinskoe	85.7	64.3	92.9
Горьковское Gorkovskoe	40	66.7	73.3
Чебоксарское Cheboksarskoe	18.2	63.6	63.6
Куйбышевское Kuibishevskoe	57.1	70	100
Саратовское Saratovskoe	36.4	100	83.3

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенная комплексная оценка эколого-токсикологического состояния воды и донных отложений Волжских водохранилищ с использованием методов биотестирования и химического анализа показала, что загрязнение воды и донных отложений носит локальный характер. Уменьшение содержания общих форм металлов в ДО свидетельствует о постепенном очищении реки Волги за последние 20-30 лет. Несмотря на это, токсическая нагрузка на экосистемы водохранилищ Волги, в целом, сохраняется. Токсичность воды и донных от-

При оценке экологического благополучия водоемов возникает множество трудностей, связанных с их многокомпонентностью, сложностью взаимодействия отдельных элементов, разнообразием протекающих процессов, значительной изменчивостью состава воды и донных отложений под влиянием естественных факторов и антропогенных нагрузок и т. д. Одновременное использование при оценке качества водной среды химического анализа, биоиндикации и биотестирования позволяет получить наиболее полную и объективную информацию об уровне загрязнения водного объекта.

Результаты биотестирования указывают на повышенное загрязнение цельного грунта Рыбинского, Угличского и Куйбышевского водохранилищ, доля станций с выявленной хронической токсичностью для личинок хирономид составила 92.9–100% (табл. 10).

Авторы выражают благодарность В.В. Законнову за предоставленные коллекции образцов донных отложений, О.Л. Цельмович за их химический анализ, В.В. Соловьевой за отбор проб воды.

Работа выполнена в рамках государственного задания «Физиолого-биохимические и иммунологические реакции гидробионтов под действием биотических и абиотических факторов окружающей среды» № г/р АААА-А18-118012690123 и при частичной поддержке Программы РАН «Биоразнообразии природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В.В. Биотестирование как современный метод оценки токсичности природных и сточных вод. Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. гос. ун-та, 2013. 119 с.
- Бакаева Е.Н., Никаноров А.М., Игнатова Н.А. Место биотестирования донных отложений в мониторинге поверхностных вод суши // Вестн. Юж. науч. центра. 2009. Т.5. № 2. С.86–92.
- Баканов А.И., Гапеева М.В., Гребенюк Л.П. и др. Оценка качества донных отложений Верхней Волги в пределах Ярославской области // Биология внутр. вод. 2000. № 4. С. 163–174.
- Болгов М.В. Кочарян А.Г., Лебедева И.П., Шашков С.Н. Качество природных вод в каскаде Волжских водохранилищ // Аридные экосистемы. 2008. Т. 14. № 35–36. С. 68–81.
- Брагинский Л.П. Некоторые принципы классификации пресноводных экосистем по уровням токсической загрязненности // Гидробиол. журн. 1985. Т. 21. № 6. С. 65–74.
- Брагинский Л.П., Комаровский Ф.Я., Щербань Э.П. и др. Эколого-токсикологическая ситуация в водной среде // Гидробиол. ж. 1989. Т. 25. № 6. С. 91–101.
- Гапеева М.В., Законнов В.В. Геохимическая характеристика экосистемы Угличского водохранилища // Гидролого-гидрохимические исследования водоемов бассейна Волги. Труды Инст. биологии внутренних вод РАН. Вып. 75 (78). Ярославль: Филигрань, 2016. С. 41–47.
- Гуревич В.И. Современный седиментогенез и геоэкология Западно-Арктического шельфа Евразии. М.: Научный мир, 2002. 135 с.
- Дебольский В.К., Григорьева И.Л., Комиссаров А.Б. Изменение химического состава воды в Волге от истока к устью в летнюю межень 2009 года // Охрана окружающей среды и природопользование. 2011. № 3. С.68–73.
- Дебольский В.К., Григорьева И.Л., Комиссаров А.Б. и др. Современная гидрохимическая характеристика водохранилищ Волжского каскада в период летней межени // Матер. конф. «Экология, вода и климат в бассейнах великих рек в XXI веке. Нижний Новгород, 18-21 мая 2010 г. Нижегородский государственный архитектурно-строительный университет, 2011. С. 61–64.
- Константинов А.С. Биология хирономид и их разведение // Тр. Саратов. Отд. Всесоюз. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Саратов, 1958. Т. 5. 362 с.
- Лазарева Л.П. Изменения биологических параметров при хроническом воздействии низких концентраций меди и никеля на *Daphnia magna* Straus // Гидробиол. журн. 1985. Т. 21. Вып. 5. С. 53–56.
- Латыпова В.З., Селивановская С.Ю., Степанова Н.Ю., Винокурова Р.И. Региональное нормирование антропогенных нагрузок на природные среды. Казань: Изд-во Фэн, 2002. 345 с.
- Левин Ю.Ю. Динамика современного состояния воды Чебоксарского водохранилища на территории Нижегородской области // Успехи современного естествознания. 2014. № 9. С. 94–100.
- Марченко Т. А., Извекова Т. В., Гуцин А. А. и др. Качество воды в притоках р. Волга в акватории Горьковского водохранилища // Известия высших учебных заведений. Серия: химия и химическая технология. 2016. Т. 59. № 5. С. 89–94.
- Методика определения токсичности воды и водных вытяжек из почв, осадков сточных вод, отходов по смертности и изменению плодовитости цериодафний. Федеральный реестр (ФР). ФР.1.39.2007.03221. М.: АКВА-РОС, 2007. 56 с.
- Минеева Н.М. Водоохранилища как среда обитания гидробионтов // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Труды межд. научно-практ. конф. Т. II. 2007, Пермь. С. 254–259.
- Моисеенко Т.И., Кудрявцева Л.П., Гашкина Н.А. Рассеянные элементы в поверхностных водах суши. М.: Наука, 2006. 61 с.
- Никаноров А.Т., Жулидов А.В., Покаржевский А.Д. Биомониторинг тяжёлых металлов в пресноводных экосистемах. Л. Наука, 1985. 312 с.
- Нормативы и критерии оценки загрязнения донных отложений в водных объектах Санкт-Петербурга. Региональный норматив. СПб., 1996. 20 с.
- Олькова А.С. Особенности и проблемы биотестирования водных сред по аттестованным методикам // Вода, химия и экология. 2014. №10. С. 87–94.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т.1. Зоопланктон. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 495 с.

- Предельно допустимые концентрации (ПДК) химических веществ в воде водных объектов хозяйственно-питьевого и культурно-бытового водопользования. ГН 2.1.5.1315-03" от 30 апреля 2003
- Приказ Росрыболовства от 18.01.2010 № 20 "Об утверждении нормативов качества воды, водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения" (Зарегистрировано в Минюсте РФ 09.02.2010 N 16326).
- Светашова Е.С. Ионы тяжелых металлов в экосистемах волжских водохранилищ // Эколого-биологические проблемы вод и биоресурсов: пути решения. Сб. научн. трудов. Всеросс. конф. Ульяновск, 12–14 ноября 2007 г. Ульяновск, 2007. С. 263–270.
- Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А. Содержание растительных пигментов в донных отложениях водохранилищ Волги // Труды ИБВВ РАН. 2018 (настоящий сборник)
- Степанова Н.Ю. Нормирование содержания тяжелых металлов в донных отложениях // Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы: материалы V Всероссийской конференции по водной экотоксикологии, посвященной памяти Б.А. Флерова (Борок, 28 октября – 1 ноября 2014 г.). Ярославль: Филигрань, 2014 Т. 2. С. 170–172.
- Степанова Н.Ю., Говоркова Л.К., Анохина О.К., Латыпова В.З. Оценка уровня загрязнения донных отложений Куйбышевского водохранилища в местах повышенного антропогенного пресс методом триады // Актуальные проблемы водной токсикологии. Борок. 2004а. С. 224–247.
- Степанова Н.Ю., Латыпова В.З., Яковлев В.А. Экология Куйбышевского водохранилища: донные отложения, бентос и бентосоядные рыбы. Казань: Изд-во Академии наук РТ, 2004б. 228 с.
- Тихомиров О.А., Марков Н.В. Накопление тяжелых металлов в донных отложениях аквальных комплексов водохранилища сезонного регулирования стока // Ученые записки Казанского государственного университета. Серия Естественные науки. Книга 3. 2009. Т. 151. С. 143–153.
- Томилина И.И., Гребенюк Л.П., Чуйко Г.М. Токсикологическая и тератогенная оценка донных отложений Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод. 2011. № 3. С. 78–87.
- Филенко О.Ф. Динамика эффекта загрязняющих веществ в экотоксикологии // Токсикологический вестник. 2001. № 2. С. 2–6.
- Филенко О.Ф., Дмитриева А.Г., Исакова Е.Ф. и др. Механизмы реагирования водных организмов на воздействие токсичных веществ // Антропогенные влияния на водные экосистемы. М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. С. 70–93.
- Филенко О.Ф., Исакова Е.Ф. Компенсаторные изменения в ответе дафний на летальные воздействия // Реакции гидробионтов на загрязнения. М.: Наука, 1983. С. 135–139.
- Флеров Б.А., Томилина И.И., Кливленд Л. И др. Комплексная оценка состояния донных отложений Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод. № 2. 2000. С. 148–155.
- Щербань Э. П., Арсан О. М., Шаповал Т. Н., Цветкова А. М., Пищолка Ю. К., Кукля И. Г. Методика получения водных вытяжек из донных отложений для их биотестирования // Гидробиологический журнал. 1994. Т. 30. № 4. С. 100–104.
- Chapman P.M. Sediment quality criteria from the sediment quality triad: an example // *Env. Tox. Chem.* 1986. № 5. P. 957–964.
- Chapman P., Wang F., Janssen C. et al. Ecotoxicology of metals in aquatic sediments: binding and release, bioavailability, risk assessment, and remediation // *Canadian J. Fish. and Aquat. Sci.* 1998. Vol. 55. № 10. P. 2221–2243.
- Deckere E., De Cooman W., Florus M. et al. Characterizing the sediments of Flemish Watercourses: a Manual produced by TRIAD. Brussel: AMINAL-Department Water, 2000. 110 p.
- Deckere E., De Cooman W., Leloup V. et al. Development of sediment quality guidelines for freshwater ecosystems // *J. Soils Sediments.* 2011. Vol. 11. P.504–517
- De Haas E.M., Reuvers B., Moermond C.T.A. et al. Responses of benthic invertebrates to combined toxicant and food input in floodplain lake sediments // *Environmental Toxicology and Chemistry.* 2002. Vol. 21. P. 2165–2171.
- De Haas E.M., van Haaren R., Kraak M.H.S. et al. Analyzing the causes for the persistence of chironomids in polluted sediments // *Archiv für Hydrobiologie.* 2005. Vol. 162. P. 211–228.
- Hakanson L. An ecological risk index for aquatic pollution control – a sedimentological approach // *Water Res.* 1980. Vol. 14. P. 975–1001.
- Ingersoll C.G., Nelson M.K. Testing sediment toxicity with *Hyalella azteca* (Amphipoda) and *Chironomus riparius* (Diptera) // *Aquat. Toxicol. and Risk Assessment.* Philadelphia: Amer. Soc. Test. and Mater, 1990. Vol. 13. P. 93–109.
- Lither G. Quality criteria for lakes and watercourses. Background report. Metals. Stockholm, 1989. Swedish EPA Rep.: 3628.
- MacDonald D.D., Ingersoll C.G., Berger T.O. Development and evaluation of consensus-based sediment quality guidelines for freshwater ecosystems // *Archives of Environmental Contamination and Toxicology.* 2000. Vol. 39. P. 10–31.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research.* N.Y.: W.H. Freeman and Comp., 1995. 887 p.

Taylor H.E. Inductively Coupled Plasma-Mass Spectrometry. Practices and Techniques. San Diego: Academic Press, 2001. 294 p.

REFERENCES

- Aleksandrova V.V. 2013. Biotestirovanie kak sovremennyy metod ocenki toksichnosti prirodnyh i stochnykh vod. [Biotesting as a modern method of evaluation of toxicity of natural waters and sewage]. Nizhnevartovsk: Izd-vo Nizhnevart. gos. un-ta. 119 s. [In Russian]
- Bakaeva E.N., Nikanorov A.M., Ignatova N.A. 2009. Mesto biotestirovaniya donnykh otlozhenij v monitoringe poverhnostnykh vod sushi. [The place of biotest researches of bottom sediments in monitoring of waters bodies] // Vestn. Yuzh. nauch. centra. T.5. № 2. S. 86–92. [In Russian]
- Bakanov A.I., Gapeeva M.V., Grebenyuk L.P. et al. 2000. Ocenka kachestva donnykh otlozhenij Verhnej Volgi v predelakh Yaroslavskoj oblasti [Quality assessment of bottom sediments in the Upper Volga in the limits of the Yaroslavl region] // Biologiya vnutr. vod. № 4. S. 163–174. [In Russian]
- Bolgov M.V., Kocharyan A.G., Lebedeva I.P., Shashkov S.N. 2008. Kachestvo prirodnykh vod v kaskade Volzh-skih vodohranilishch [The natural water quality in the cascade of Volga reservoirs] // Aridnye ehkosistemy. T. 14. № 35–36. S. 68–81. [In Russian]
- Braginskij L.P. Nekotorye principy klassifikacii presnovodnykh ehkosistem po urovnyam toksicheskoy zagryaznennosti [Some principles of classification of freshwater ecosystems to toxic levels of pollution] // Gidrobiol. zhurn. 1985. T. 21. № 6. S. 65–74. [In Russian]
- Braginskij L.P., Komarovskij F.Ya., Shcherban' Eh.P. et al. 1989. Ehkologo-toksikologicheskaya situaciya v vodnoj srede [Ecological and toxicological situation in the aquatic environment] // Gidrobiol. zhurn. T. 25. № 6. S. 91–101. [In Russian]
- Chapman P.M. 1986. Sediment quality criteria from the sediment quality triad: an example // Env. Tox. Chem. № 5. P. 957–964.
- Chapman P., Wang F., Janssen C. et al. 1998. Ecotoxicology of metals in aquatic sediments: binding and release, bioavailability, risk assessment, and remediation // Canadian J. Fish. and Aquat. Sc. Vol. 55. № 10. P. 2221–2243.
- Debol'skij V.K., Grigor'eva I.L., Komissarov A.B. Izmenenie himicheskogo sostava vody v Volge ot istoka k ust'yu v letnyuyu mezhen' 2009 goda [Changes in the chemical composition of water in the Volga river from its source to the estuary during the summer low-water period of 2009]. // Ohrana okruzhayushchej sredi i prirodopol'zovanie. 2011. № 3. S. 68–73. [In Russian]
- Debol'skij V.K., Grigor'eva I.L., Komissarov A.B. et al. 2011. Sovremennaya gidrohimičeskaya harakteristika vodohranilishch Volzhskogo kaskada v period letnej mezheni [Modern hydrochemical characteristic of reservoirs of the Volga cascade in the period of summer low water] // Mater. konf. «EHkologiya, voda i klimat v bassejnah velikih rek v XXI veke. Nizhnij Novgorod, 18–21 maya 2010 g. Nizhe-gorodskij gosudarstvennyj arhitekturno-stroitel'nyj universitet. S. 61–64. [In Russian]
- Deckere E., Cooman W., Florus M. et al. 2000. Characterizing the sediments of Flemish Watercourses: a Manual produced by TRIAD. Brussel: AMINAL-Department Water. 110 p.
- Deckere E., De Cooman W., Leloup V. et al. 2011. Development of sediment quality guidelines for freshwater ecosystems // J. Soils Sediments. Vol. 11. P.504–517
- De Haas E.M., Reuvers B., Moermond C.T.A. et al. 2002. Responses of benthic invertebrates to combined toxicant and food input in floodplain lake sediments // Environmental Toxicology and Chemistry. Vol. 21. P. 2165–2171.
- De Haas E.M., van Haaren R., Kraak M.H.S. et al. 2005. Analyzing the causes for the persistence of chironomids in polluted sediments // Archiv für Hydrobiologie. Vol. 162. P. 211–228.
- Fileiko O.F. 2001. Dinamika ehffekta zagryaznyayushchih veshchestv v ehkotoksikologii [The dynamics of the effect of pollutants in ecotoxicology] // Toksik. vestnik. № 2. S. 2–6. [In Russian]
- Fileiko O.F., Dmitrieva A.G., Isakova E.F. et al. 2005. Mekhanizmy reagirovaniya vodnykh organizmov na vozdejstvie toksichnykh veshchestv [Mechanisms of response of aquatic organisms to exposure to toxic substances] // Antropogennye vliyaniya na vodnye ehkosistemy. M.: T-vo nauchnykh izdanij KMK, S. 70–93. [In Russian]
- Fileiko O.F., Isakova E.F. 1983. Kompensatornye izmeneniya v otvete dafnij na letal'nye vozdejstviya // Reakcii gidrobiontov na zagryazneniya. [Compensatory changes in the response of Daphnia to lethal effects]. M.: Nauka. S. 135–139. [In Russian]
- Flerov B.A., Tomilina I.I., Cleveland L. et al. 2000. Kompleksnaya ocenka sostoyaniya donnykh otlozhenij Rybinskogo vodohranilishcha [Complex assessment of bottom sediments in the Rybinsk reservoir] // Biologiya vnutrennih vod. № 2. S. 148–155. [In Russian]
- Gapeeva M.V., Zakonov V.V. 2016. Geohimičeskaya harakteristika ehkosistemy Uglichskogo vodohranilishcha [Geochemical characteristics of the ecosystem in the Uglich reservoir] // Gidrologo-gidrohimičeskije issledovaniya vodoemov bassejna Volgi. Trudy Inst. biologii vnutrennih vod RAN. Vyp. 75 (78). Yaroslavl': Filigran'. S. 41–47. [In Russian]
- Gurevich V.I. 2002. Sovremennyy sedimentogenez i geoehkologiya Zapadno-Arkticheskogo shel'fa Evrazii. [Modern sedimentation and geocology of Western Arctic shelf of Eurasia]. M.: Nauchnyj mir. 135 s. [In Russian]

- Hakanson L. 1980. An ecological risk index for aquatic pollution control – a sedimentological approach // *Water Res.* Vol. 14. P. 975–1001.
- Ingersoll C.G., Nelson M.K. 1990. Testing sediment toxicity with *Hyalella azteca* (Amphipoda) and *Chironomus riparius* (Diptera) // *Aquat. Toxicol. and Risk Assessment*. Philadelphia: Amer. Soc. Test. and Mater. Vol. 13. P. 93–109.
- Konstantinov A.S. 1958. *Biologiya hironomid i ih razvedenie* [Biology of chironomids and their breeding]. // Tr. Saratov. Otd. Vsesoyuz. NII ozer. i rech. ryb. hoz-va. Saratov. T. 5. 362 s. [In Russian]
- Lazareva L.P. 1985. *Izmeneniya biologicheskikh parametrov pri hronicheskom vozdejstvii nizkikh koncentracij medi i nikelya na Daphnia magna Straus* [Changes of biological parameters in chronic exposure to low concentrations of copper and nickel on *Daphnia magna* Straus] // *Gidrobiol. zhurn.* T. 21. Vyp. 5. S. 53–56. [In Russian]
- Latypova V.Z., Selivanovskaya S.Yu., Stepanova N.Yu., Vinokurova R.I. 2002. *Regional'noe normirovanie antropogennykh nagruzok na prirodnye sredy*. [Regional regulation of anthropogenic loads on the natural environment]. Kazan': Izd-vo Fehn. 345 s. [In Russian]
- Levin Yu.Yu. 2014. *Dinamika sovremennogo sostoyaniya vody Cheboksarskogo vodohranilishcha na territorii Nizhegorodskoj oblasti* [The dynamics of the current state of water in the Cheboksary reservoir on the territory of Nizhny Novgorod region] // *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*. № 9. S. 94–100. [In Russian]
- Lither G. 1989. *Quality criteria for lakes and watercourses. Background report. Metals*. Stockholm, Swedish EPA Rep.: 3628.
- MacDonald D.D., Ingersoll C.G., Berger T.O. 2000. *Development and evaluation of consensus-based sediment quality guidelines for freshwater ecosystems* // *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*. Vol. 39. P. 10–31.
- Marchenko T. A., Izvekova T. V., Gushchin A. A. et al. 2016. *Kachestvo vody v pritokah r. Volga v akvatorii Gor'kovskogo vodohranilishcha* [Water quality in the tributaries of the river Volga in the waters of the Gorky reservoir] // *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenij. Seriya: himiya i himicheskaya tekhnologiya*. T. 59. № 5. S. 89–94. [In Russian]
- Metodika opredeleniya toksichnosti vody i vodnykh vytyazhek iz pochv, osadkov stochnykh vod, othodov po smertnosti i izmeneniyu plodovitosti ceriodafnij. [Method of determination of water toxicity and aqueous extracts from soils, sewage sludge, waste by the death and fertility change of Ceriodaphnia]. 2007. *Federal'nyj reestr (FR)*. FR.1.39.2007.03221. M.: AKVAROS, 56 s. [In Russian]
- Mineeva N.M. 2007. *Vodohranilishcha kak sreda obitaniya gidrobiontov* [The reservoirs as a habitat of aquatic organisms] // *Sovremennye problemy vodohranilishch i ih vodosborov. Trudy mezhd. nauchno-prakt. konf. T. II. Perm'*. S. 254–259. [In Russian]
- Moiseenko T.I., Kudryavceva L.P., Gashkina N.A. 2006. *Rasseyannye ehlementy v poverhnostnykh vodah sushi*. [Trace elements in surface waters of the land]. M.: Nauka, 61 s. [In Russian]
- Nikanorov A.T., Zhulidov A.V., Pokarzhevskij A.D. 1985. *Biomonitoring tyazhyolykh metallov v presnovodnykh ehkosistemah*. [Biomonitoring of heavy metals in freshwater ecosystems]. L. Nauka. 312 s. [In Russian]
- Normativy i kriterii ocenki zagryazneniya donnykh otlozhenij v vodnykh ob"ektakh Sankt-Peterburga. *Regional'nyj normativ*. 1996. [Standards and criteria for the evaluation of pollution of bottom sediments in water bodies of St. Petersburg. Regional standard]. SPb. 20 s. [In Russian]
- Ol'kova A.S. 2014. *Osobennosti i problemy biotestirovaniya vodnykh sred po attestovannym metodikam* [Features and problems of biotesting of aquatic environments by a certified methods] // *Voda, himiya i ehkologiya*. № 10. S. 87–94. [In Russian]
- Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnykh vod Evropejskoj Rossii. T.1. *Zooplankton*. 2010. [The determinant of zooplankton and zoobenthos of freshwater European Russia. Vol. 1. The zooplankton.] M.: Tovarishestvo nauchnykh izdanij KMK. 495 s. [In Russian]
- Predel'no dopustimye koncentracii (PDK) himicheskikh veshchestv v vode vodnykh ob"ektov hozyajstvenno-pit'evogo i kul'turno-bytovogo vodopol'zovaniya. 2003. [The maximum permissible concentration (MPC) of chemical substances in water of water objects of drinking and cultural-domestic water use]. GN 2.1.5.1315-03" ot 30 aprelya 2003. [In Russian]
- Prikaz Rosrybolovstva ot 18.01.2010 № 20 "Ob utverzhdenii normativov kachestva vody, vodnykh ob"ektov rybohozyajstvennogo znacheniya, v tom chisle normativov predel'no dopustimyh koncentracij vrednykh veshchestv v vodah vodnykh ob"ektov rybohozyajstvennogo znacheniya" [The order of Rosrybolovstva from 18.01.2010 № 20 "On approval of standards of water quality, water bodies of fishery importance, including the standards of maximum permissible concentrations of harmful substances in waters of water objects of fishery"]. (Zaregistrovano v Minyuste RF 09.02.2010 N 16326) [In Russian]
- Shcherban' Eh. P., Arsan O. M., Shapoval T. N. et al. 1994. *Metodika polucheniya vodnykh vytyazhek iz donnykh otlozhenij dlya ih biotestirovaniya* [The method of obtaining water extracts of bottom sediments for bioassay] // *Gidrobiologicheskij zhurnal*. T. 30. № 4. S. 100–104. [In Russian]
- Sigareva L.E., Timofeeva N.A. 2018. *Coderzhanie rastitel'nykh pigmentov v donnykh otlozheniyah vodohranilishch Volgi* [The contents of plant pigments in bottom sediments of the reservoirs Volgi] // *Trudy IBVV RAN*. [In Russian]

- Sokal R.R., Rohlf F.J. 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. N.Y.: W.H. Freeman and Comp. 887 p.
- Stepanova N.Yu. 2014. Normirovaniye sodержaniya tyazhelykh metallov v donnykh otlozheniyakh [Rationing of heavy metals in sediments] // Antropogennoye vliyaniye na vodnye organizmy i ekosistemy: materialy V Vserossyskoy konferentsii po vodnoy ekotoksikologii, posvyashchennoy pamyati B.A. Flerova (Borok, 28 oktyabrya - 1 noyabrya 2014 g.) [Anthropogenic impact on aquatic organisms and ecosystems: Proceedings of V All-Russian conference on aquatic ecotoxicology, dedicated to the memory BA Flerov (Borok, 28.10 – 01.11 2014)]. Yaroslavl: Filigran, Vol. 2. P. 170-172. [In Russian]
- Stepanova N.Yu., Govorkova L.K., Anohina O.K., Latypova V.Z. 2004a Ocenka urovnya zagryazneniya donnykh otlozhenij Kujbyshevskogo vodohranilishcha v mestah povyshennogo antropogennogo press metodom triady [Assessment of the level of pollution of bottom sediments of the Kuibyshev reservoir in the places of high anthropogenic pressure by the method of the triad] // Aktual'nye problemy vodnoj toksikologii. Borok. S. 224–247. [In Russian]
- Stepanova N.Yu., Latypova V.Z., Yakovlev V.A. 2004b. Ehkologiya Kujbyshevskogo vodohranilishcha: donnye otlozheniya, bentos i bentosoyadnye ryby. [Ecology of the Kuibyshev reservoir: sediments, benthos and predatory epibenthic fishes]. Kazan': Izd-vo Akademii nauk RT. 228 s. [In Russian]
- Svetashova E.S. 2007. Iony tyazhelykh metallov v ehkosistemah volzhskih vodohranilishch [Ions of heavy metals in ecosystems of the Volga reservoirs] // Ehkologo-biologicheskie problemy vod i bioresurov: puti resheniya. Sb. nauchn. trudov. Vseross. konf. Ul'yanovsk, 12-14 noyabrya 2007 g. Ul'yanovsk. S. 263–270. [In Russian]
- Taylor H.E. 2001. Inductively Coupled Plasma-Mass Spectrometry. Practices and Techniques. San Diego: Academic Press, 294 p.
- Tihomirov O.A., Markov N.V. 2009. Nakoplenie tyazhelykh metallov v donnykh otlozheniyakh akval'nykh kompleksov vodohranilishcha sezonnogo regulirovaniya stoka [Accumulation of heavy metals in sediments of aquatic systems reservoir seasonal regulation of flow] // Uchenye zapiski Kazanskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya Estestvennyye nauki. Kniga 3. T. 151. S. 143–153. [In Russian]
- Tomilina I.I., Grebenyuk L.P., Chujko G.M. 2011. Toksikologicheskaya i teratogennaya ocenka donnykh otlozhenij Rybinskogo vodohranilishcha [Toxicological and teratogenic assessment of bottom sediments of the Rybinsk reservoir] // Biologiya vnutrennih vod. № 3. S. 78–87. [In Russian]

ASSESSMENT OF WATER QUALITY AND BOTTOM SEDIMENTS OF THE VOLGA RIVER RESERVOIRS BASED ON TOXICITY AND CHEMICAL COMPOSITION

I. I. Tomilina, M. V. Gapeeva, R. A. Lozhkina

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, 152742 Russia, e-mail: i_tomilina@mail.ru*

Assessment of water quality and bottom sediments in the reservoirs of the Volga River using bioassay methods was given. Contents of heavy metals and rare earth elements in water and bottom sediments were determined. Analysis of the relationship between toxicity parameters and indicators of chemical composition was made.

Keywords: Volga river, water, sediments, bioassay, toxicity, heavy metals, rare earth elements

Научное издание

Д. Б. Косолапов, И. С. Микрякова, А. И. Копылов, Л. Г. Корнева, В. В. Соловьева, О. С. Макарова, Л. Г. Гречухина, В. И. Лазарева, Р. З. Сабитова, Е. А. Соколова, С. Н. Перова, Е. Г. Пряничникова, Н. Н. Жгарева, Д. П. Карабанов, Д. Д. Павлов, М. И. Базаров, Е. А. Боровикова, Ю. В. Герасимов, Ю. В. Кодухова, А. К. Смирнов, И. А. Столбунов, Ю. В. Герасимов, М. И. Малин, Ю. И. Соломатин, М. И. Базаров, С. Ю. Бражник, И. И. Томилина, М. В. Гапеева, Р. А. Ложкина, Н. Г. Тарасова, А. А. Зубишина

РАЗНООБРАЗИЕ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ОБИЛИЕ ГИДРОБИОНТОВ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВОЛЖСКО-КАМСКОГО БАССЕЙНА

Труды ИБВВ РАН, 2018, вып. 82(85)

Подписано в печать 20.06.2018. Формат 60×90 1/8.
Усл. печ. л. 16,5. Заказ № 18135. Тираж 150 экз.

Отпечатано с готового оригинал-макета в типографии ООО «Филигрань»
150049, г. Ярославль, ул. Свободы, 91, pechataet@bk.ru