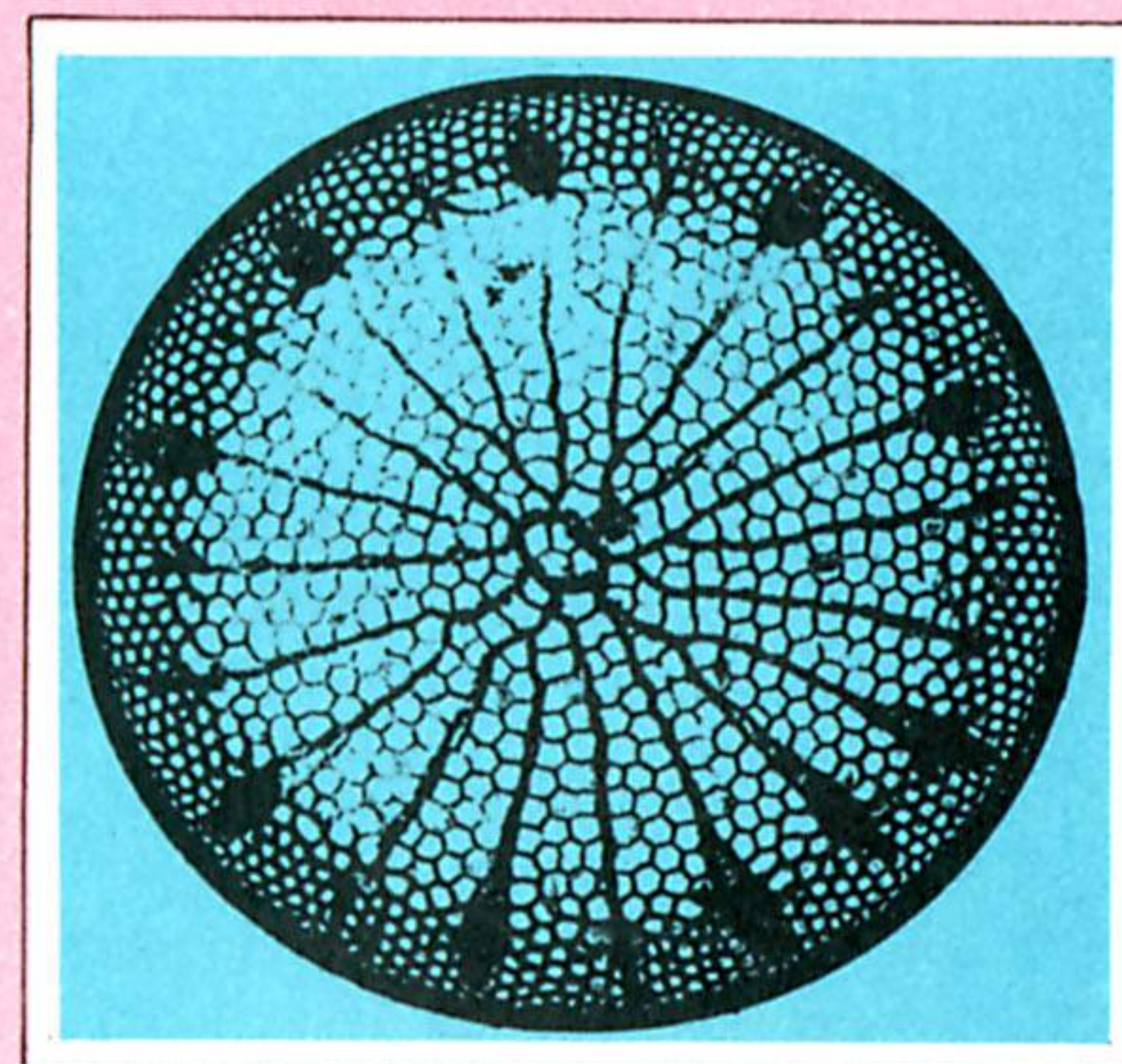


ISSN 0320-3557

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

---



СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ  
ЭКОСИСТЕМЫ РЫБИНСКОГО  
ВОДОХРАНИЛИЩА





Российская Академия наук  
Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина

Труды, вып. 67(70)

СОВРЕМЕННОЕ  
СОСТОЯНИЕ  
ЭКОСИСТЕМЫ  
РЫБИНСКОГО  
ВОДОХРАНИЛИЩА



Санкт-Петербург Гидрометеиздат 1993



Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. —  
СПб.: Гидрометеиздат, 1993. — 254 с.

В сборнике рассмотрены современные данные о структуре планктонных сообществ в связи с гидролого-геохимическими параметрами среды. Сделан анализ материалов по первичной и бактериальной продукции, составу, распределению и количественному развитию фито- и бактериопланктона, гетеротрофного нано- и микропланктона. Приведены данные о численности, биомассе и пространственной структуре важнейших видов мезопланктона.

Для гидробиологов, экологов, работников рыбного хозяйства.

Ответственный редактор А. И. Копылов

С 1903040000-020  
069 (02) - 93 Без объявл.

ISBN 5-286-00933-6

© Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина (ИБВВ), 1993 г.

А. С. Литвинов, В. Ф. Рощупко

## ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ НА РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ В 1989 г.

Дана характеристика метеорологических условий, режима наполнения и сброски объема водохранилища, температурного режима, изменения электрической проводимости и цветности, Рассчитана схема общей циркуляции при преобладающих ветрах за отдельные месяцы

Метеоусловия. Из-за преобладания западного переноса (по типизации Вангенгейма-Гирса) в январе—феврале, а в весенне—летний период восточного (рис. 1) на береговых постах Рыбинского водохранилища практически в течение всего года была значительно превышена средняя многолетняя температура воздуха (табл. 1). Активизация восточного переноса с

Многолетняя среднемесячная температура воздуха, °С

Таблица 1

Пост	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Пешехонь-Володарск	—4,4	—3,0	0,2	4,8	11,9	19,2	18,2	15,3	10,9	4,0	—	—
Рыбинск	—3,7	—2,2	0,7	5,6	12,3	19,6	18,7	15,7	11,3	4,4	—	—
Брейтово	—3,1	—2,0	0,7	4,6	11,6	18,1	18,0	15,2	11,2	4,2	—	—
Брейтово (многолетняя)	—10,6	—10,8	—5,9	2,3	9,8	14,7	17,2	15,4	9,9	3,5	—2,8	—8,0

формированием устойчивой антициклонической погоды и возрастанием роли радиационного фактора в июне привела к тому, что этот месяц оказался самым теплым и солнечным (см. табл. 1 и 2). Температура воздуха в июне была больше,

© А. С. Литвинов, В. Ф. Рощупко



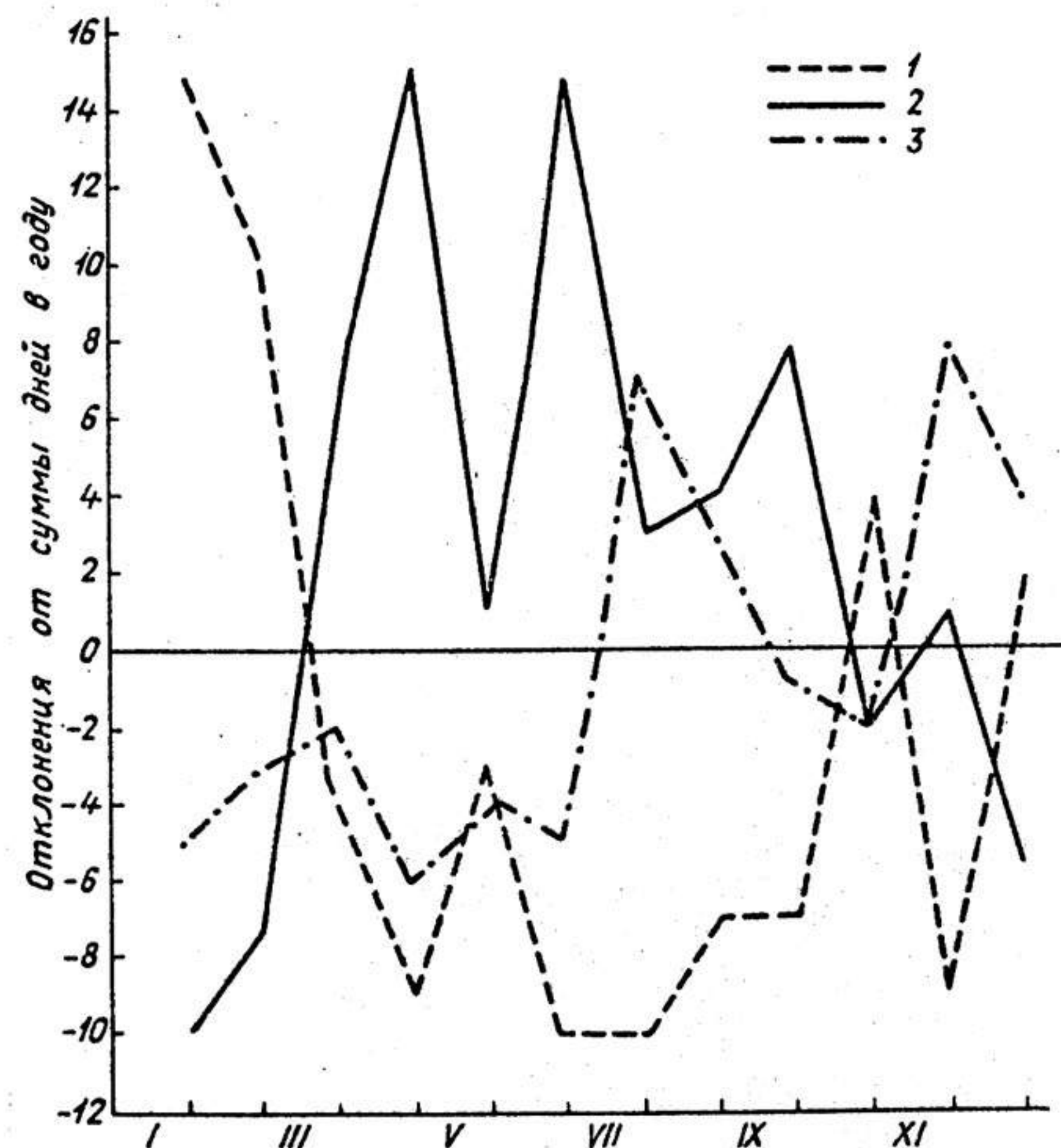


Рис. 1. Формы атмосферной циркуляции над европейской частью России.  
1 — форма W (западный перенос), 2 — форма E (восточный перенос), 3 — форма C (меридиональный перенос).

Таблица 2  
Продолжительность солнечного сияния, ч

Пост	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Пешехонье-Володарск	141	217	281	318	272	221	156	47
Рыбинск	108	158	302	286	262	219	143	46

чем обычно в июле. Днем в течение месяца преобладала температура воздуха 23—28 °С, в последней пятидневке — 28—33 °С. Вместе с тем интенсивное развитие кучевой облачности вызвало обильные осадки в виде ливневых дождей, сумма которых составила 150—200 % нормы (табл. 3).

Таблица 3  
Сумма осадков, мм

Пост	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Пешехонье-Володарск	54,5	37,3	26,0	13,5	29,3	101,5	77,3	114,4	37,4	101,6
Брейтово	28,7	25,3	18,0	24,9	34,5	67,0	58,7	85,7	36,1	79,7
Рыбинск	46,1	29,2	25,8	20,0	29,5	51,2	54,9	70,8	38,8	84,8

Усиление меридионального переноса (тип C) в июле—августе снизило среднемесячную температуру воздуха, хотя она и оставалась на 1—2 °С выше нормы в июле и около нормы — в августе.

В осенние месяцы воздух над акваторией водохранилища был относительно теплым. Его температура на 1,0—1,5 °С превышала норму, месячная сумма осадков составляла в сентябре 30—50, октябре — 100—150 % нормы (см. табл. 1 и 3). Продолжительность солнечного сияния в октябре сократилась до 16 % теоретически возможной.

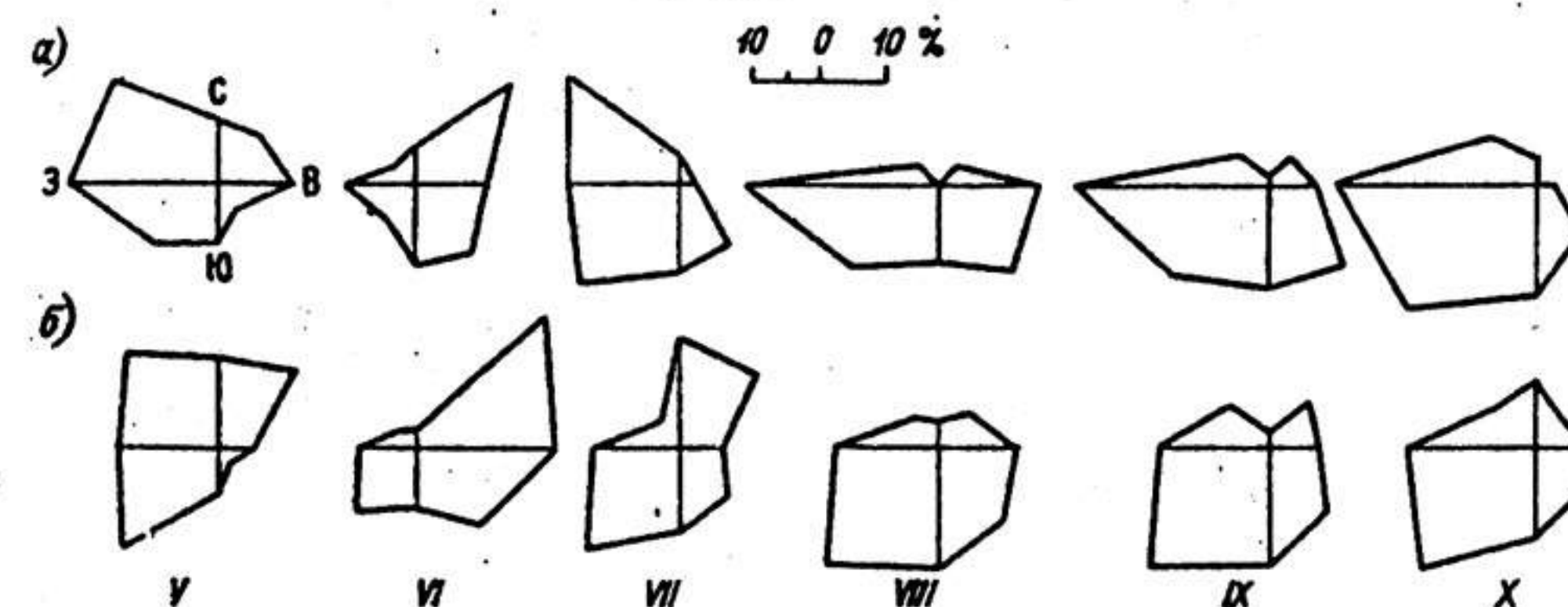


Рис. 2. Повторяемость направлений ветра на водохранилище у постов Брейтово (а) и Пешехонье-Володарск (б), %.

Таблица 4  
Средняя скорость ветра, м/с

Пост	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Пешехонье-Володарск	2,7	2,4	2,2	2,2	2,0	2,9	2,3	2,6
Брейтово	3,4	3,1	3,3	2,7	3,1	3,9	3,6	4,3



В мае и июле преобладали ветры северо-западного, юго-западного, в июне — северо-восточного, восточного, в августе — октября — юго-западного и западного направлений при повторяемости по направлению 15—29 % (рис. 2). Средняя скорость ветра 2,0—4,3 м/с (табл. 4). Отдельные порывы в течение каждого месяца свободного ото льда периода достигали 12—16, а местами 20—25 м/с.

**Водный баланс. Водообмен. Уровенный режим.** Особенности погодных условий определили внутригодовое распределение поступления вод в водохранилище. Суммарный годовой приток 34 км<sup>3</sup> при норме 32 км<sup>3</sup>. Норма рассчитана за 1947—1989 гг.

Аккумуляция талых вод началась в феврале. Уже в марте приток в водохранилище в 3,5 раза превысил норму (табл. 5). Почти половину его (46 %) составил приток через Угличский гидроузел, вторую половину — боковая приточность. В чаше водохранилища было аккумулировано 3,2 км<sup>3</sup> воды.

В апреле приток в водохранилище составил 96 % нормы, из него 62 % — боковая приточность. По сравнению с мартом несколько увеличилась доля притока через Шекснинский гидроузел (с 8 до 12 % общего поступления). В мае—июне приток резко уменьшился и составил 45 и 51 % нормы соответственно. В июле и сентябре он был близок к норме (85—87 %). В августе и октябре из-за летне-осенних дождей приток превысил норму на 35—45 %.

Таким образом, 41 % годового притока приходился на март-апрель, тогда как, по многолетним наблюдениям, основное поступление воды происходит в апреле—мае. Режим сработки объема водохранилища также отличался от среднего. В апреле через Рыбинский гидроузел было сброшено воды в 2,5 раза больше нормы, а в мае только 65 % нормы. В остальные месяцы объем стока из водохранилища был близок к норме (см. табл. 5).

Годовой коэффициент водообмена несколько превышал норму, рассчитанную за 1948—1988 гг. и равную 1,77:

Месяц.....	I	II	III	IV	V	VI	
Коэффициент водообмена.....	0,169	0,171	0,275	0,345	0,097	0,088	
Месяц.....	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Год
Коэффициент водообмена.....	0,090	0,105	0,092	0,135	0,141	0,124	1,83

Таблица 5

Водный баланс водохранилища за 1989, 10<sup>6</sup> м<sup>3</sup>

Элемент водного баланса	Приход												Расход												Год
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII													
Приток																									
через Угличский гидроузел	683	1110	2590	2190	731	654	661	765	482	881	1240	649													12600
через Шекснинский гидроузел	578	483	471	1180	653	55,2	54,9	60,0	118	588	920	72,6													5240
измеренный на боковых притоках	314	525	1550	2850	1000	359	325	470	383	775	920	411													9880
рассчитанный	128	256	1020	2840	410	139	127	173	118	625	350	140													6330
Осадки	124	73,8	79,5	77,2	121	205	248	407	130	310	116	114													2010
Итого	1830	2450	5710	9140	2920	1410	1420	1880	1230	3180	3550	1390													36100
Сток через Рыбинский гидроузел	2820	2050	2450	3860	1550	2530	2400	2360	2010	1580	1910	3040													28600
Расход на шлюзование	—	—	—	31,1	107	132	136	129	119	96,4	36,3	2,68													789
Расходы воды на холостой ход	16,1	7,26	2,68	2,59	—	—	—	—	—	15,0	—	5,36													49,0
Испарение	—	—	—	—	182	318	474	493	234	163	—	—													1860
Потери на фильтрацию	13,4	12,1	13,4	13,0	13,4	13,0	13,4	13,4	13,0	13,4	13,0	13,4													158
Итого	2850	2070	2470	3910	1850	2990	3020	3000	2380	1870	1960	3060													31500
Аккумуляция в чаше водоема	—930	460	3200	4890	770	-1730	-1760	-1260	-1110	1070	1220	-2260													2560
Невязка баланса, м <sup>3</sup> са, %	-145	-88	180	270	289	180	190	160	-20	220	350	530													2030
	5,1	3,5	3,2	3,0	9,9	5,7	5,9	5,1	0,8	6,9	9,9	14,8													5,6



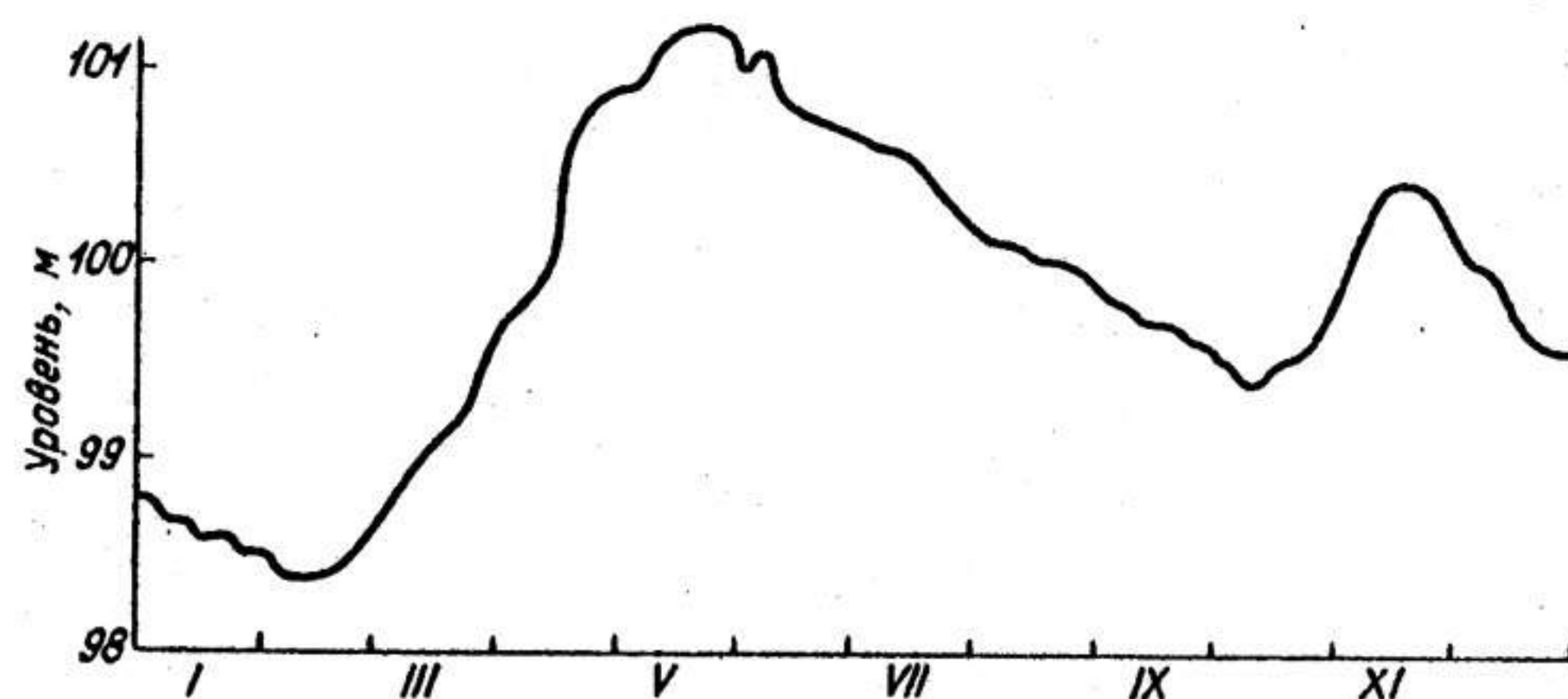


Рис. 3. Годовой ход уровня водохранилища.

Таблица 6

Зона временного обсыхания водохранилища относительно НПУ, км<sup>2</sup>

Плес	I	II	III	IV	V	VI
Волжский	255	262	229	136	59	77
Моложский	123	127	114	84	38	51
Шекснинский	383	395	345	218	99	129
Главный	738	780	619	354	168	217
Все водохранилище	1499	1564	1307	792	365	475
Водное зеркало водохранилища	3065	2998	3253	3762	4175	4075

Плес	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Волжский	118	147	176	191	134	166
Моложский	76	89	100	103	74	97
Шекснинский	193	233	273	293	205	260
Главный	311	380	456	494	343	429
Все водохранилище	699	849	1006	1081	756	952
Водное зеркало водохранилища	3852	3708	3555	3478	3784	3609

Наибольшие месячные коэффициенты водообмена наблюдались в январе—марте с максимумом в апреле. В течение мая—сентября они практически не изменялись и были минимальными, а с октября увеличились из-за увеличения притока за счет дождевых паводков, а затем — из-за начала зимней сработки водохранилища.

Годовой ход уровня Рыбинского водохранилища в 1989 г. относится к IV типу.<sup>1</sup> Минимальный уровень сработки перед половодьем отмечался в феврале, а не в марте, как обычно. В марте уровень поднялся на 1 м в связи с тем, что приток в 2,3 раза был больше сброса из водоема. Максимальное приращение уровня (1,3 м) за месяц пришлось на апрель. Наибольший за год уровень (101,2 м, это на 0,61 м ниже НПУ) был 15 мая и держался на этой отметке в течение 15 сут. Наибольший среднемесячный уровень также приходился на май:

Месяц.....	I	II	III	IV	V	VI
Уровень, м.....	98,62	98,47	99,04	100,17	101,08	100,86
Месяц.....	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Уровень, м.....	100,37	100,05	99,71	99,54	100,22	99,83

Начавшаяся в начале июня сработка объема водохранилища продолжалась до начала октября. Уровень за 4 мес понизился на 1,8 м с интенсивностью 1,5 см/сут. Во второй декаде октября осенние дожди вновь обусловили подъем уровня на 1 м до отметки 100,4 м (рис. 3).

Площадь зеркала водохранилища при максимальном уровне в мае была 4245 км<sup>2</sup>, незатопленной (относительно НПУ 101,81 м БС) оставалась значительная площадь (409 км<sup>2</sup>). За год среднемесячная площадь водохранилища изменялась от 92 в мае до 66 % площади зеркала при НПУ в феврале. От июня к октябрю зона временного обсыхания увеличилась с 11,6 до 31,1 % площади зеркала при НПУ (табл. 6).

Термические условия. Продолжительность ледостава по водохранилищу колебалась от 155 (Брейтово — водохранилище) до 170 сут (Мякса), а периода, свободного ото льда, — от 206 до 222 сут. Разрушение льда началось в третьей декаде марта и полное очищение водохранилища от него закончилось в конце апреля (29 апреля, Мякса).

<sup>1</sup> Буторин Н. В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах Волжского каскада. Л., 1969.



Температура и электрическая проводимость воды поверхностного (числитель) и придонного (знаменатель) слоев воды водохранилища

Пост	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь	
	16	5	22	3	20	1	14	31	13	28	23	
Температура, °C												
Коприно	13,0	18,4	21,1	23,1	21,2	22,0	20,1	14,9	12,8	12,6	6,6	
Молога	—	14,8	19,0	23,1	21,0	20,0	19,7	14,2	12,8	12,4	6,4	
Наволоч	12,8	18,0	19,4	22,4	21,2	21,4	19,3	14,0	11,2	11,8	5,3	
Измайлово	—	15,0	16,4	18,6	20,0	19,3	19,2	14,0	—	11,6	—	5,8
	9,4	18,0	19,8	21,7	20,9	22,8	19,2	13,7	11,1	11,7	—	—
	—	15,8	16,2	17,8	20,5	19,1	19,2	13,7	—	11,7	—	—
	8,8	18,1	20,2	21,1	21,2	21,9	19,2	14,1	—	11,8	—	—
Средний Двор	—	16,1	16,1	—	20,4	20,1	19,2	14,0	12,2	11,8	5,6	
	7,8	18,6	20,3	22,1	21,6	23,8	19,4	14,8	—	11,9	—	—
Брейтово	—	11,8	16,0	—	20,5	22,0	19,2	14,8	—	—	5,8	
	10,4	17,9	20,2	20,2	21,4	23,0	19,4	14,7	12,0	12,1	—	—
	—	13,2	15,9	—	20,6	19,6	19,2	14,7	—	—	—	—
Электрическая проводимость, мксм/см												
Коприно	—	199	227	214	232	233	—	248	254	258	271	
Молога	—	202	236	213	228	218	—	255	254	259	259	
Наволоч	—	192	239	207	208	205	—	223	222	202	224	
Измайлово	—	198	255	210	200	209	—	223	—	203	224	
Средний Двор	—	203	235	198	191	193	—	191	193	186	130	
Брейтово	—	196	253	201	205	193	—	191	—	186	140	
	—	203	232	—	206	190	—	192	—	188	—	
	—	193	258	—	206	194	—	193	193	188	181	
	—	190	233	198	184	202	—	194	—	185	196	
	—	206	255	—	186	194	—	194	163	184	195	
	—	173	236	183	176	174	—	187	—	187	209	
	—	184	260	—	188	179	—	187	—	188	—	

Средняя температура поверхностного слоя воды в Волжском и Моложском плесах, по данным береговых постов, в третьей декаде марта была 0,3 °C, в Главном плесе (Брейтово) — 0,2 °C. В первой декаде апреля в Главном плесе (Брейтово) — 0,8 °C, в речных плесах она изменялась от 0,2 °C (Весьегонск, Череповец) до 1,3 °C (Мышкино). В третьей декаде апреля, т.е. в конце периода очищения ото льда, начался интенсивный прогрев вод, составивший в Моложском плесе 4,7—5,3 °C, в Шекснинском — 2,4—3,9 °C, в Волжском — 2,0—2,4 °C, в Главном — 5,1—6,0 °C. Таким образом, в третьей декаде апреля более прогретым был поверхностный слой воды прибрежья Главного (Брейтово — 9,2 °C) и Моложского (Весьегонск и Борок — 7,5—7,6 °C) плесов, менее — Волжского плеса (Переборы — 3 °C).

В мае продолжался интенсивный прогрев вод: за первую декаду в районе береговых постов от 3 °C (Брейтово) до 6,7 °C (Череповец), за вторую — от 1,4 °C (Весьегонск) до 4,8 °C (Переборы). Из-за возврата холодов в третьей декаде прогрев вод был незначителен (1,6—3,0 °C) на постах Череповец и Переборы. По материалам стандартного рейса 16 мая температура водной толщи центральной части водохранилища была 7,8—13,0 °C (табл. 7). На мелководьях, расположенных в центральной части, севернее Каменниковского полуострова, с глубинами до 6 м 18—20 мая температура воды была 13,0—13,6 °C. По вертикали градиент температуры менялся от 0,8 до 1,8 °C.

Таким образом в мае более высокая среднемесячная температура поверхности воды отмечалась в Моложском (Борок) и Главном плесах (Брейтово, Большая Лука), низкая — в Шекснинском (Череповец) и Волжском (Переборы) плесах (табл. 8).

В июне прогрев водных масс продолжался, особенно интенсивно в первой (3,6—6,3 °C) и третьей (2,7—5,5 °C) декадах. При теплой погоде температура воздуха на 3—5 °C выше

Среднемесячная температура поверхностного слоя воды водохранилища, °C

Таблица 8

Пост	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Мышкино	4,1	12,6	19,4	21,9	20,0	14,4	8,3
Брейтово	4,7	14,0	21,1	21,2	18,3	12,3	5,2
Весьегонск	3,3	13,5	19,7	19,8	17,7	11,3	4,6
Борок	3,7	14,2	21,0	21,5	18,5	12,3	5,6
Мякса	—	12,9	20,3	21,3	17,0	11,9	4,7
Большая Лука	—	14,2	21,5	21,8	18,3	12,1	5,2
Переборы	—	12,3	19,8	21,8	19,1	12,6	7,0
Череповец	2,3	12,3	21,1	21,8	18,9	12,3	6,5



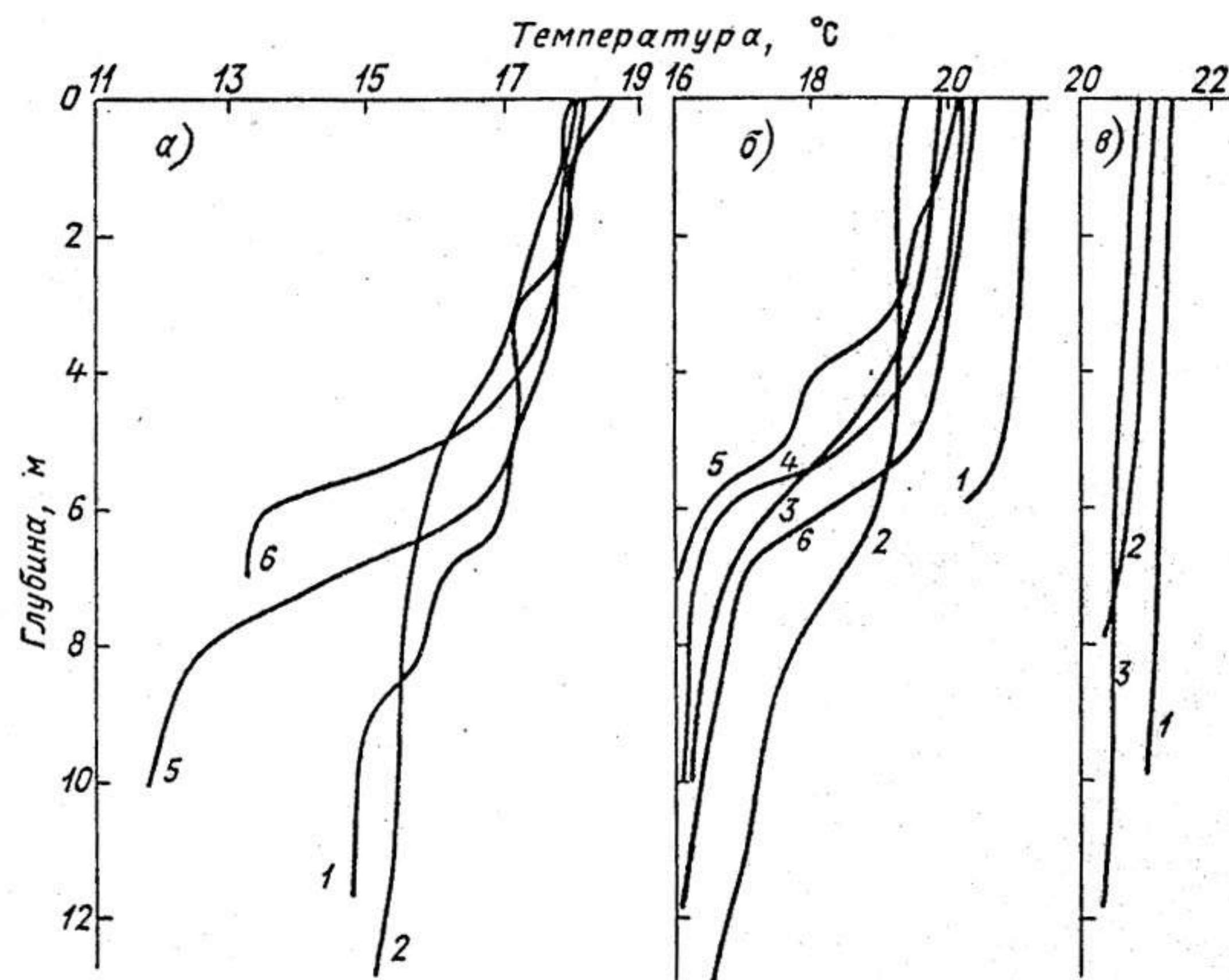


Рис. 4. Вертикальное распределение температуры воды 5 (а) и 22 (б) июля и 20 июля (в).  
1 — Коприно, 2 — Молога, 3 — Наволок, 4 — Измайлово, 5 — Средний Двор, 6 — Брейтово.

нормы) и слабом ветре (скорость 2,2—2,8 м/с) возникло термическое расслоение водной толщи водохранилища. Градиент температуры по вертикали 5 июня колебался в пределах 2,0—6,8 °С. Глубина слоя скачка 4—6 м, градиент изменялся от 0,8 °С (Молога) до 2,8 °С (Брейтово) (рис. 4 а). Наиболее холодная вода (11,8—13,2 °С) была у дна на постах Средний Двор и Брейтово. Температурная стратификация водной толщи сохранялась в течение всего месяца.

Так как в последней пятидневке июня отмечалась самая высокая температура воздуха, июль характеризовался максимальным прогревом мелководной зоны и поверхностного слоя водохранилища. Наиболее высокая среднедекадная температура составляла 22,5—22,9 °С и отмечалась у Череповца в первой декаде (22,9 °С) и у Мышкино — во второй. За счет активного накопления тепла и большой теплоемкости водной массы

среднемесячная температура воды в июле на большинстве береговых постов была равной или превышала на 0,3—1,0 °С таковую в июне, несмотря на то, что среднемесячная температура воздуха в июле была ниже, чем в июне, на 0,1—1,0 °С (см. табл. 1). В Волжском плесе (Мышкино и Переборы) за счет сброса более прогретых вод из Угличского и Ивановского водохранилищ среднемесячная температура воды в июле на 2,0—2,5 °С превышала таковую в июне.

Наиболее холодные воды наблюдались, как и в июне, на посту Весегонск. В центральной части в начале июля температура поверхностного слоя на стандартных станциях изменялась от 20,2 (Брейтово) до 23,1 °С (Коприно). По вертикали еще сохранялась термическая стратификация, слой скачка располагался на глубине 9 м с градиентами 1,4—3,3 °С (см. рис. 4 б).

Неустойчивая со штормовыми ветрами погода, обусловленная фронтальными разделами сдвигающегося с Ботнического залива на северо-восток циклона, в период с 16 по 20 июля способствовала снижению температуры поверхностного слоя воды, интенсивному перемешиванию водной толщи по вертикали и прогреву придонных слоев. Так, 20 июля в период стандартной съемки температура придонных слоев на всех станциях превышала 20 °С (см. рис. 4 в и табл. 7).

Интенсивное охлаждение водной толщи началось во второй декаде августа. За 2 недели температура воды понизилась на 5 °С и более. В сентябре понижение составило 2,1—2,5 °С, в октябре 5—6 °С (см. табл. 8).

Таким образом, водные массы центральной части Рыбинского водохранилища (посты Наволок, Измайлово, Средний Двор и Брейтово) наиболее интенсивно прогревались во второй половине мая и первой пятидневке июня (прогрев составлял 0,50 и 0,38 °С в сутки соответственно для поверхностного слоя и водной массы в целом). Максимальная температура отмечалась в июле (рис. 5).

В изменении электрической проводимости (суммы растворенных солей) за период с мая по октябрь прослеживался обычный сезонный ход: в районе постов Коприно и Молога она увеличивалась, на постах Наволок и Измайлово — уменьшалась (см. табл. 7).

Максимум прозрачности (180 см) на большинстве станций приходился на начало июня, минимум — на август—сентябрь с небольшим повышением в октябре (табл. 9).

Цветность водных масс по акватории водохранилища изменялась от 50—60° Pt-Co шкалы в мае до 40° в начале августа и до 50—60° в конце (см. табл. 9).



Таблица 9

Цветность (числитель) прозрачность (знаменатель)  
поверхностного слоя воды водохранилища

Пост	Май	Июнь		Июль			Август			Сентябрь			Октябрь
	16	5	22	3	20	1	14	31	13	28	23		
Коприно	$\frac{50}{150}$	$\frac{50}{120}$	$\frac{50}{160}$	$\frac{40}{110}$	$\frac{50}{120}$	$\frac{40}{130}$	$\frac{20}{120}$	$\frac{60}{110}$	$\frac{40}{150}$	$\frac{-}{130}$	$\frac{40}{150}$		
Молога	$\frac{50}{150}$	$\frac{50}{150}$	$\frac{50}{170}$	$\frac{50}{120}$	$\frac{50}{110}$	$\frac{40}{130}$	$\frac{40}{90}$	$\frac{50}{100}$	$\frac{30}{150}$	$\frac{-}{120}$	$\frac{40}{150}$		
Наволоки	$\frac{60}{150}$	$\frac{50}{180}$	$\frac{50}{170}$	$\frac{-}{150}$	$\frac{50}{170}$	$\frac{40}{150}$	$\frac{40}{100}$	$\frac{50}{90}$	$\frac{40}{80}$	$\frac{-}{130}$	$\frac{40}{100}$		
Измайлово	$\frac{50}{150}$	$\frac{50}{180}$	$\frac{50}{150}$	$\frac{50}{160}$	$\frac{50}{140}$	$\frac{40}{200}$	$\frac{50}{100}$	$\frac{50}{65}$	$\frac{-}{-}$	$\frac{-}{130}$	$\frac{-}{-}$		
Средний Двор	$\frac{50}{160}$	$\frac{50}{160}$	$\frac{-}{150}$	$\frac{50}{160}$	$\frac{50}{150}$	$\frac{50}{200}$	$\frac{50}{100}$	$\frac{50}{80}$	$\frac{40}{100}$	$\frac{-}{120}$	$\frac{40}{110}$		
Брейгово	$\frac{50}{160}$	$\frac{60}{180}$	$\frac{50}{180}$	$\frac{50}{170}$	$\frac{50}{110}$	$\frac{50}{150}$	$\frac{50}{100}$	$\frac{60}{100}$	$\frac{40}{100}$	$\frac{-}{135}$	$\frac{40}{80}$		

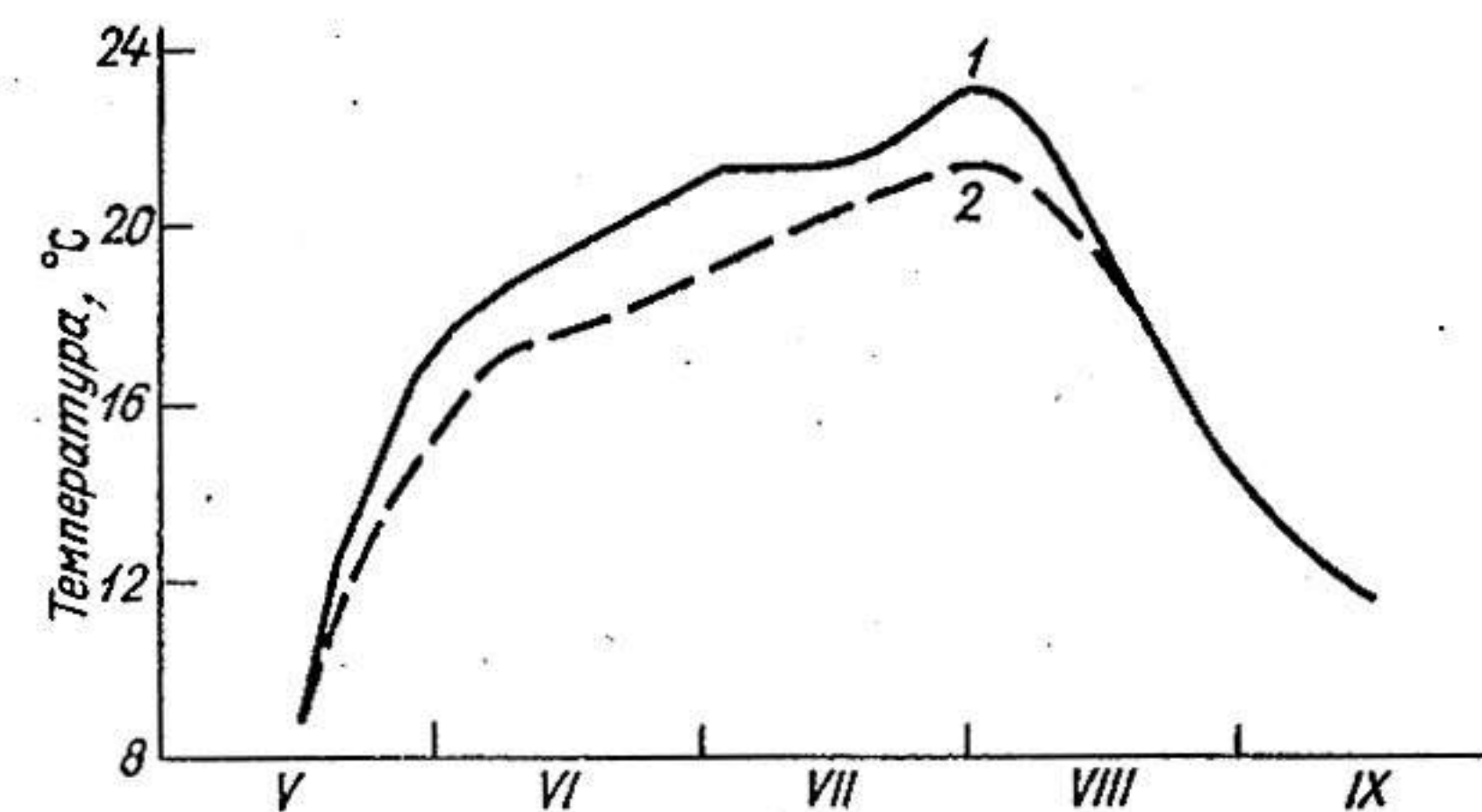


Рис. 5. Сезонный ход температуры поверхности воды (1) и водной массы (2) в центральной части водохранилища.

Циркуляция вод в водохранилище. При преобладающих в мае северо-западных и западных ветрах со средней скоростью 2,2—3,4 м/с и объеме притока, равном 2,9 км<sup>3</sup>, в водохранилище формировались две циркуляционные зоны, расположенные в западной и восточной частях Главного плеса. Оба вихря вытянуты вдоль продольной оси водохранилища (рис. 6 а). При этом шекснинские воды, вовлекаясь в антициклоническое движение вод северной части Главного плеса, достигали устьев рек Согожи и Ухры, а затем вместе с волжскими водами поступали на приплотинный участок. Часть волжских вод огибала мыс Рожновский и, смешиваясь с водами центральной части, вытекала из водохранилища, другая часть, участвуя в антициклоническом движении, перемещивалась с моложскими водами, поступившими в Главный плес вдоль западного берега в период ранней фазы половодья. Течение в мае было двухслойным и имело максимальные скорости в поверхностном слое (табл. 10). Направление течения изменялось в слое 2—4 м.

В июне при преобладании северо-восточных ветров со скоростью 2,2—2,7 м/с и уменьшении притока до 1,4 км<sup>3</sup> в водохранилище формировались три циркуляционные зоны — обширный циклонический круговорот в западной части и менее значительные круговороты в южной и северо-восточной частях (см. рис. 6 б). Максимальные скорости течения в поверхностном слое составляли 6,8, в придонном — 1,9 см/с.

В июле—сентябре при преобладании ветров юго-западной четверти и незначительном объеме притока (1,2—1,9 км<sup>3</sup>) в водохранилище прослеживались четыре циркуляционных образо-



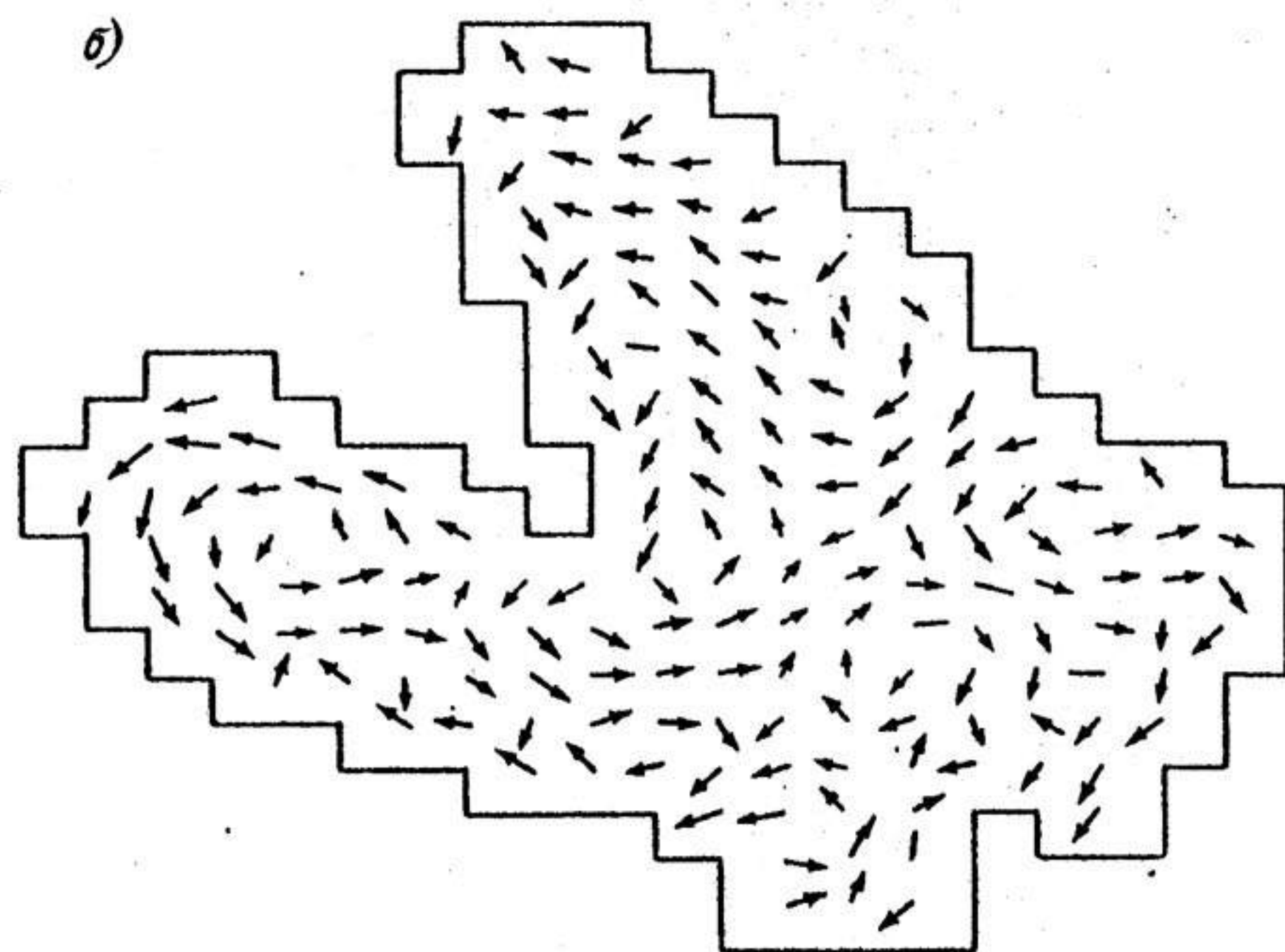
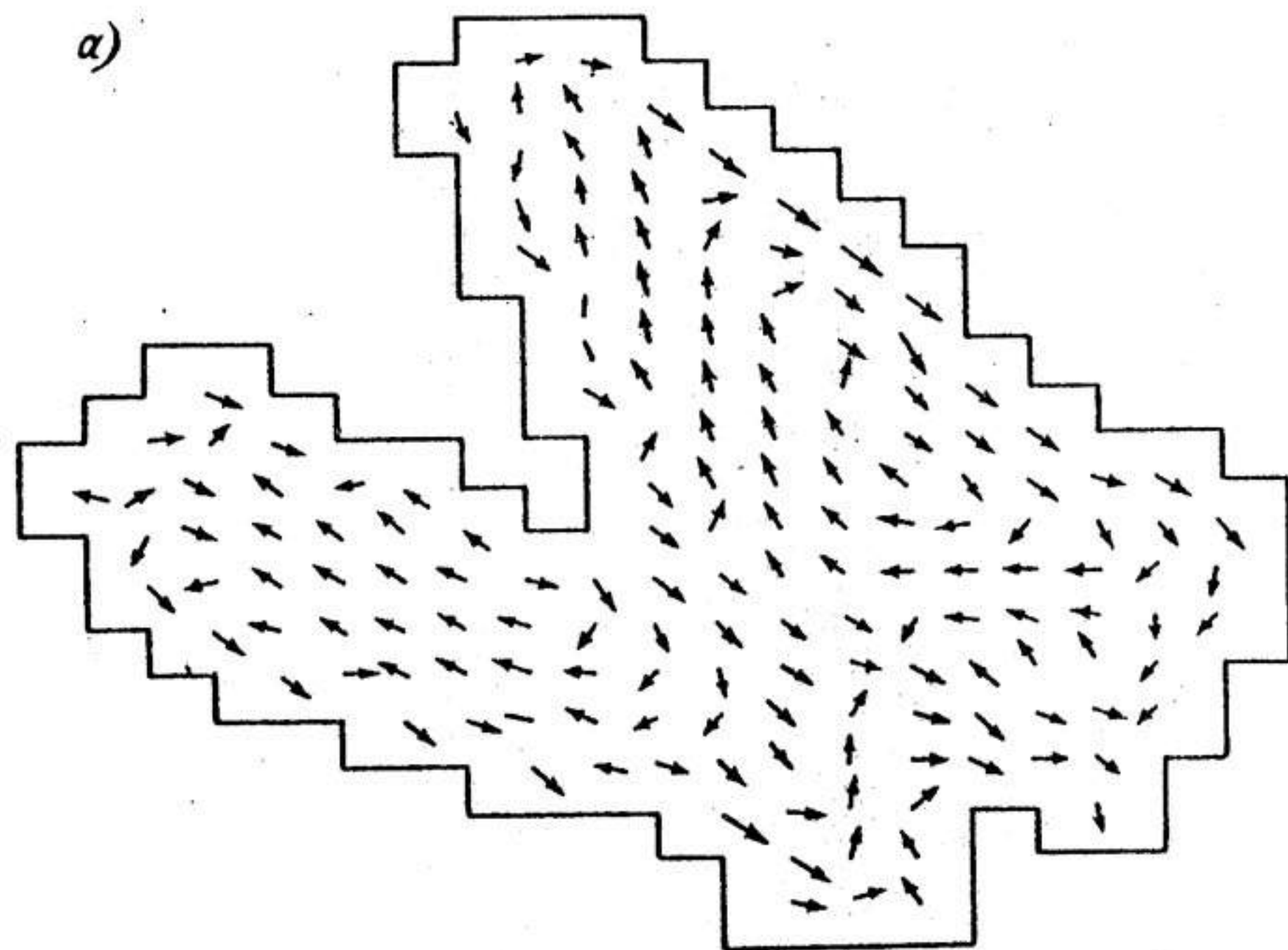
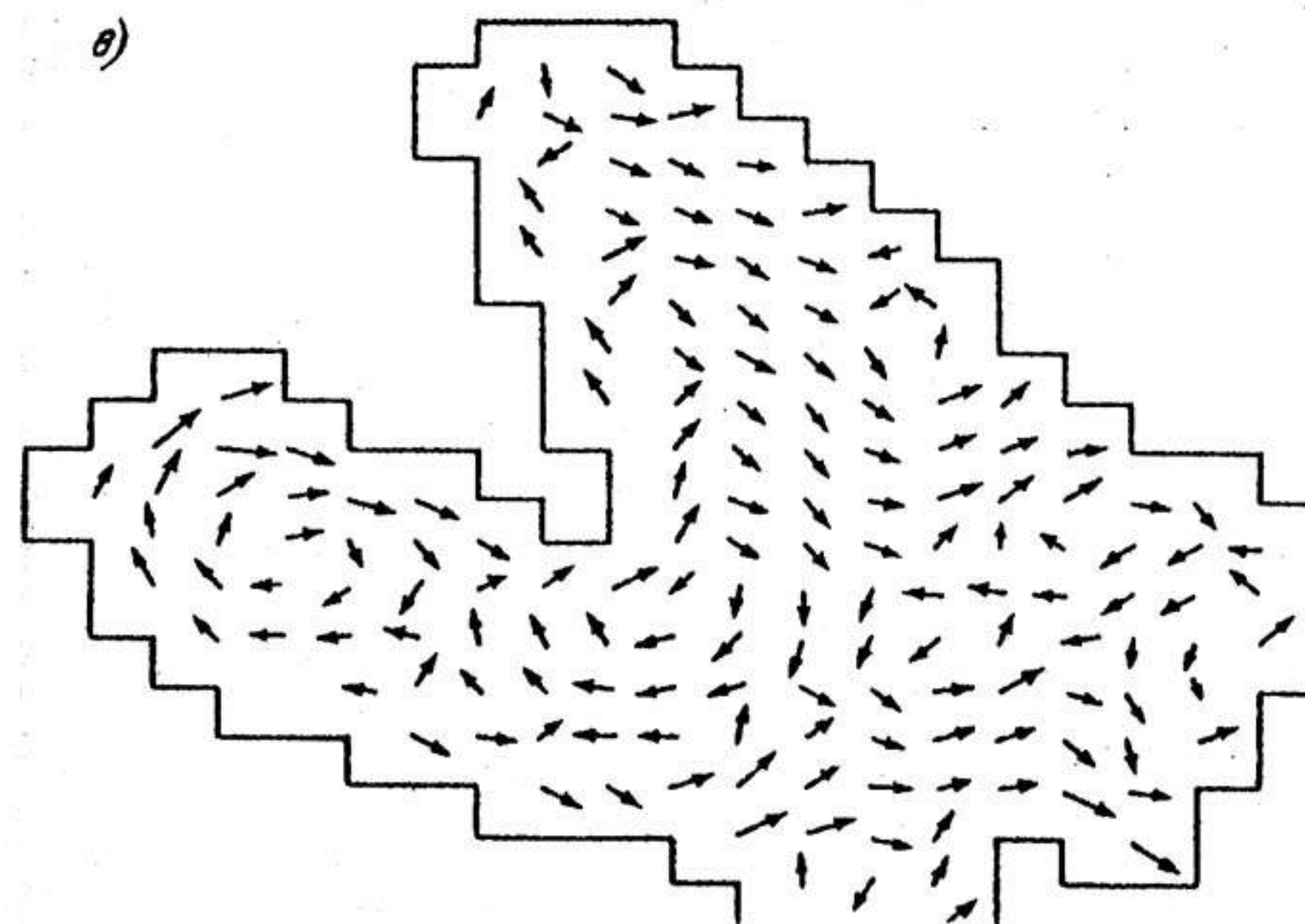


Рис. 6. Общая циркуляция вод  
а — май, скорость ветра 3,3 м/с, направление 315°;  
б — июль-сентябрь, скорость ветра

вания: два антициклонических в западной и центральной частях Главного плеса и два циклонических в юго-восточной и северной частях. Из-за устойчивости направления и относительно небольшой средней скорости ветра расположение этих образований в пространстве и расходы воды в направлении интегрального переноса практически не менялись на протяжении 3 мес (см. рис. 6 в). При средней скорости ветра около 3 м/с скорость течения в поверхностном слое составила 3,3—6,9 см/с, а в придонном 0,6—2,0 см/с (см. табл. 10). Скорости интегрального переноса составили 0,3—3,0 см/с.

В октябре и июле—сентябре схемы общей циркуляции вод были похожи. Однако из-за увеличения объема притока в водохранилище на плесовых участках возросла роль стоковых течений и с увеличением скорости ветра увеличились скорости течения на отдельных горизонтах при сохранении двухслойности движения (см. табл. 10).

Таким образом, объем стока воды в 1989 г. был близок к норме. Однако внутрисезонное распределение притока существенно отличалось от средних характеристик. Из-за повышенной среднемесячной температуры воздуха в зимний период основное наполнение водохранилища произошло на месяц раньше. Ввиду большого объема сброса в апреле, в 2,5 раза превышающего норму, уровень в 1989 г. так и не достиг НПУ. Максимальный



в водохранилище (расчетная).  
в — июнь, скорость ветра 2,7 м/с, направление 45°;  
3,3 м/с, направление 225°.



Таблица 10

## Характеристики скорости течения, см/с

Характеристика	Глубина, м									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Май, направление ветра 315°, скорость 3,3 м/с										
Средняя	5,4	3,2	1,5	1,1	1,3	1,7	1,9	1,8	1,6	1,1
Минимальная	3,2	1,1	0,1	0,0	0,0	0,1	0,2	0,3	0,7	0,6
Максимальная	9,7	6,3	4,0	2,4	2,9	3,3	3,3	3,0	2,4	1,4
$\sigma^2$	2,4	1,6	0,9	0,3	0,5	0,6	0,5	0,4	0,2	0,0
Июль-сентябрь, направление ветра 225°, скорость 3,1 м/с										
Средняя	5,0	2,8	1,3	0,8	1,2	1,6	1,7	1,6	1,4	0,9
Минимальная	3,3	1,1	0,2	0,1	0,2	0,3	0,7	0,7	0,6	0,6
Максимальная	6,9	4,6	2,9	2,1	2,5	2,6	2,6	2,5	2,0	1,2
$\sigma^2$	0,5	0,4	0,3	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,1	0,0
Октябрь, направление ветра 225°, скорость 5 м/с										
Средняя	8,0	4,6	2,1	1,3	2,0	2,5	2,7	2,6	2,3	1,5
Минимальная	5,2	1,7	0,3	0,2	0,3	0,5	1,1	1,2	0,9	1,0
Максимальная	11,1	7,4	4,7	3,4	4,1	4,3	4,4	4,1	3,3	1,9
$\sigma^2$	1,4	1,0	0,7	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,3	0,0

Примечание. Число расчетных точек на глубинах 0,4 м — по 166, 5 м — 160, 6 м — 147, 7 м — 129, 8 м — 97, 9 м — 74.

прогрев водной толщи приходился на май—июнь и достигал 5,5—6,7 °С за декаду. Наиболее высокая температура водной толщи отмечалась в июле, несмотря на то что температура воздуха в июле была ниже, чем в июне. С третьей декады мая по первую декаду июня в водохранилище отмечалось температурное расслоение водной массы. Различия в температуре поверхностных и природных слоев достигали максимума (6,8 °С) в первой декаде июня.

При преобладании над акваторией водохранилища ветров со средней скоростью 2,2—5,0 м/с средние скорости течения в поверхностном слое были 5—8 см/с и в придонных слоях 0,9—1,5 см/с. Из-за усиления ветровой активности в осенний период в октябре отмечалось увеличение средних и максимальных скоростей течения.



Н. П. Смирнов, П. А. Вайновский, Ю. Э. Титов

# О СОПРЯЖЕННОСТИ МЕЖГОДОВЫХ КОЛЕБАНИЙ КЛИМАТА И ПАРАМЕТРОВ ЭКОСИСТЕМЫ ВОДОХРАНИЛИЩА

Долгопериодные изменения планктонных сообществ Рыбинского водохранилища исследуются во взаимосвязи с периодическими 11-летними колебаниями климата. Получены статистически достоверные оценки зависимости биоты водохранилища от колебаний параметров глобального и регионального климата.

Оценивание степени отражения многолетней динамики климата в колебаниях характеристик экосистемы Рыбинского водохранилища имеет достаточно длительную историю. Еще в 1971 г. проанализирован материал по межгодовой изменчивости стока Волги вблизи водохранилища во взаимосвязи с динамикой климата [7]. В работе [2] обсуждались механизмы многолетних колебаний термического режима водохранилища. Позднее сделана попытка статистического описания взаимосвязи внешних гидрометеорологических факторов с численностью и продукцией бактерий при учете круговорота веществ [6]. И. К. Ривьер [5] показала изменение структуры зоопланктонного сообщества водохранилища под влиянием локальных погодноклиматических факторов и водности Волги. Многолетняя динамика структуры и продуктивности донных сообществ водохранилища рассматривалась в сравнении с изменчивостью локальных гидрологических факторов (температуры воды, уровня водохранилища) и колебаниями солнечной активности [4].

Межгодовая изменчивость климата концентрируется в нескольких диапазонах частот, охватывающих периоды от векового до 2—3-летнего. Из-за сложности физико-химического процессов взаимодействия различных оболочек Земли (атмосферы—гидросферы—биосферы), а также нелинейной суперпозиции механизмов образования локальных региональных и глобальных аномалий известные ритмические колебания отдельно взятых параметров неустойчивы по периоду и амплитуде. Представляется, что прежде всего этими причинами можно объ-

яснить недостаточную полноту предшествующих результатов общего корреляционно-регрессионного статистического анализа многолетней динамики обособленных экологических и климатических параметров. Участие локальных пресноводных экосистем в динамике глобального климата как важной составляющей части, отвечающей за целый ряд прямых и обратных связей внутри геосферно-биосферной системы, в последние годы неоднократно обсуждалось многими исследователями [9, 10]. Однако цепочка взаимосвязей от глобального климата к локальной экосистеме не прослежены. В этом и состоит задача данного исследования, для решения которой в основу статистического эксперимента заложена общая схема анализа климатической системы (рис. 1).

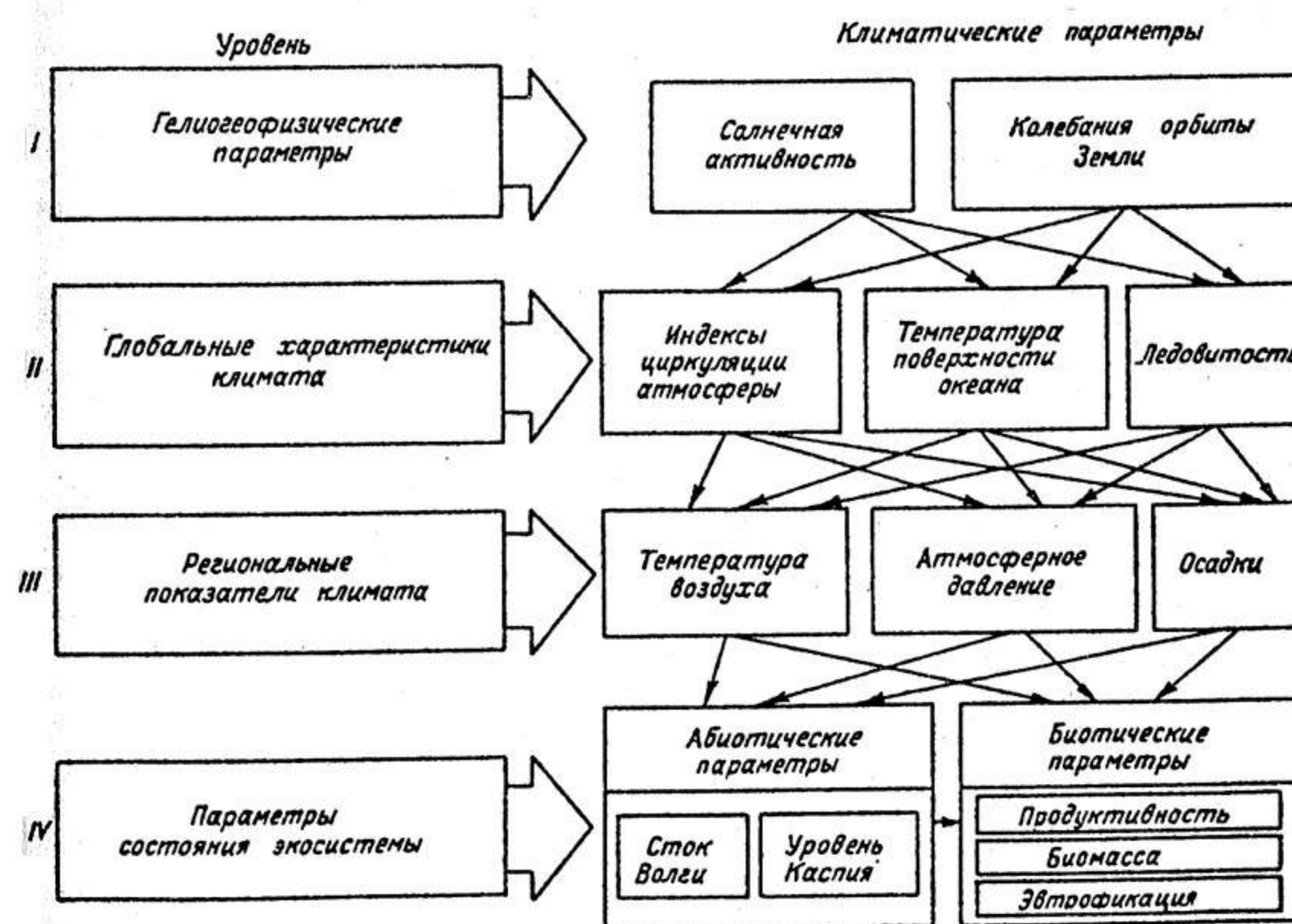


Рис. 1. Анализ климатической системы в бассейне Волги.

Схема содержит четыре основных уровня организации климатической системы, упорядоченных по пространственно-временным масштабам взаимодействия процессов трансформации вещества и энергии. На первом уровне определены внешние факторы, возбуждающие ритмические колебания во всей климатической системе в целом. В качестве ведущего внешнего



фактора, воздействующего на всю климатическую систему, рассматривалась солнечная активность, задаваемая среднегодовыми числами Вольфа W.

Второй уровень определяется процессами глобального круговорота энергии в климатической системе и выражается в данном случае через характеристики изменения общей циркуляции атмосферы и интенсивность теплового и динамического взаимодействия с подстилающей поверхностью и прежде всего с океаном. Для достижения поставленной задачи удобным показателем изменений климата оказалась ежегодная повторяемость блокирующих антициклонов над Европой, которая изначально связана с интенсивностью зонального переноса тепла и влаги с Атлантического океана на континент [1].

На третьем уровне схемы региональные изменения климатического режима традиционно оцениваются на основе анализа стандартных метеорологических наблюдений за температурой воздуха, атмосферным давлением и за осадками на конкретном водосборе. Вариацию регионального гидрологического цикла эффективно отображают годовая сумма атмосферных осадков, осредненная по территории Ярославской области, и испарение влаги с поверхности Рыбинского водохранилища.

Четвертый уровень схемы — уровень локальной экосистемы формируется процессами внутреннего перераспределения вещества и энергии, скорость протекания которых определяется воздействием всей совокупности процессов высших уровней. Для локальной экосистемы целесообразно выделить группы биотических и абиотических факторов, поскольку их реакция на одинаковые внешние климатические воздействия может принципиально различаться из-за несходства конкретных механизмов преобразования энергии. Совокупность гидрологических и гидрохимических характеристик образует группу абиотических факторов, а набор продукционных и биохимических — группу биотических. Число и вид исследуемых параметров здесь достаточно широки, и конкретный набор характеристик определяется только степенью сложности исследуемой экосистемы. Для анализа экосистемы Рыбинского водохранилища в данной работе в группе абиотических факторов выбраны характеристики водного баланса водохранилища (приток, сток вод), температура воды; в группе биотических факторов — общая биомасса и численность сообществ микро-, фито- и зоопланктона.

Методика исследований основана на статистическом анализе взаимосвязей набора среднегодовых значений климатических параметров с гидролого-гидробиологическими характеристиками водохранилища. Чтобы отфильтровать возможные погрешности наблюдений и повысить эффективность расчетов, связи различных процессов оценивали исключительно в полосе частот

периодических колебаний, близких к 11-летнему ритму солнечной активности. Для этого использованы цифровые фильтры, которые обеспечивают выделение сигнала с периодом 7—11 лет. Алгоритмы фильтрации, оценивания вкладов выделяемых ритмических компонент и расчета корреляционных связей различных процессов на персональной ЭВМ разработаны в рамках единого подхода [7].

Исходные материалы по климату представляют собой выборочные данные, подготовленные на основе архивов ВНИИГМИ-МЦД и периодических публикаций региональных центров гидрометеорологической службы. Состояние самой экосистемы определяли по данным многолетних наблюдений за гидролого-гидробиологическими процессами в Рыбинском водохранилище, выполненных и обработанных сотрудниками ИБВВ АН СССР на протяжении последних 30 лет. Непосредственно наблюдаемые значения осредняли в пространстве по площади водохранилища, а во времени — по всему интервалу наблюдений внутри года, что для элементов водного баланса составило 12 мес, а для большинства гидробиологических показателей и ряда сопутствующих им гидрологических и гидрохимических параметров — 6 мес (с мая по ноябрь). Структура архива накопленной информации по Рыбинскому водохранилищу и его представление на персональной ЭВМ приведены в работе [3].

Анализ результатов статистической обработки исследуемых параметров показывает, что в многолетней изменчивости климатических и абиотических характеристик водохранилища удается выделить близкие к 11-летним вариации, сопряженность которых может указывать на наличие общего механизма возникновения таких колебаний. На рис. 2 приведены исследуемые характеристики после фильтрации. Максимумы солнечной активности, пришедшиеся на 1957—1959, 1968—1971, 1981—1982 гг., сопровождались практически синхронными экстремумами в динамике климата и соответствующими вариациями параметров уже внутри экосистемы Рыбинского водохранилища.

Попробуем оценить возможные пути передачи импульса от Солнца к локальной экосистеме. Близкий к 11-летнему ритм активности Солнца едва ли не наиболее значим среди других периодических вариаций, фиксируемых за последние 100 лет. Его вклад в общую изменчивость солнечной активности достигает 70 %. Соответственно варьирует и приток солнечной радиации уже на верхней границе атмосферы Земли. Далее сигнал передается в приземную тропосферу, где прослеживается в колебаниях средней глобальной температуры воздуха и в изменчивости общей циркуляции атмосферы. Механизм передачи сигнала из верхней атмосферы в нижнюю пока окончательно не изучен. Существует ряд гипотез, привлекающих для объяс-



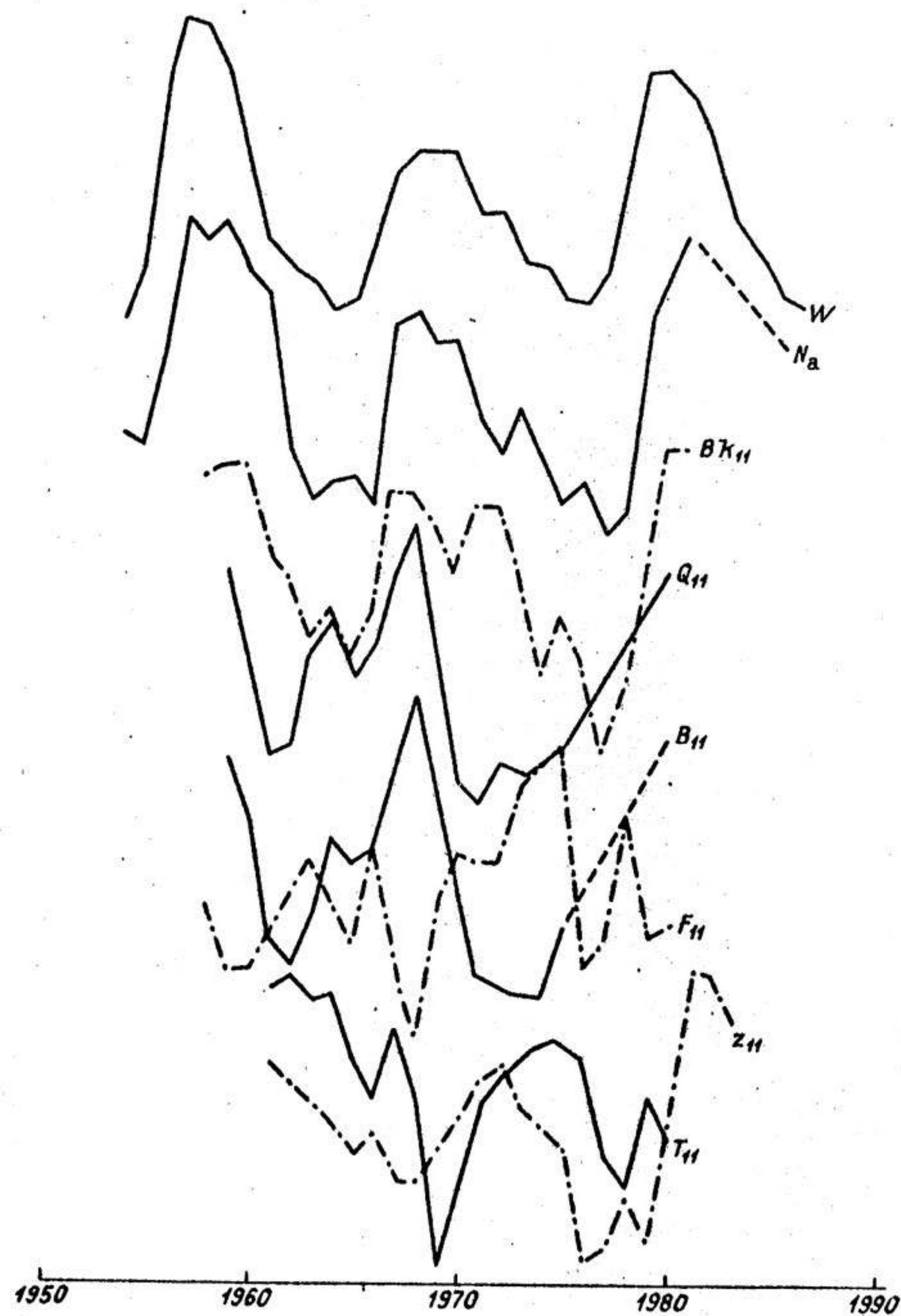


Рис. 2. Межгодовые колебания параметров климата и экосистемы. W — числа Вольфа,  $N_a$  — повторяемость блокирующих антициклонов над Европой; 11-летние составляющие:  $Q_{11}$  — атмосферные осадки в Ярославской области,  $B_{11}$  — водный баланс Рыбинского водохранилища,  $T_{11}$  — температура поверхности воды в водохранилище,  $Bk_{11}$  — численность бактерий,  $F_{11}$  и  $Z_{11}$  — биомасса фитопланктона и зоопланктона соответственно.

нения этого явления термодинамические и физико-химические или электромагнитные процессы [8].

В данной работе на сегодня более важным считается тот факт, что 11-летний ритм является основным периодом межгодовых вариаций числа блокирующих антициклонов над Европой. Повторяемость блокировки западного атмосферного переноса над Европой служит индикатором устойчивости выноса влаги и тепла с Атлантики на европейскую часть страны. Поэтому межгодовая изменчивость осадков имеет 11-летний ритм, связанный косвенно с солнечной активностью, доля которого, по нашим оценкам, составляет до 25 % суммарной амплитуды колебаний атмосферных осадков в Ярославской области. Аналогичный ритм еще более сильно выражен в многолетних колебаниях испарения с поверхности водохранилища: его доля превышает 50 % суммарной амплитуды испарения.

Если обратиться к другим гидрологическим характеристикам Рыбинского водохранилища — притоку, стоку, изменениям объема вод, то легко увидеть, что и перечисленные параметры имеют квазисинхронную изменчивость с периодом около 11 лет, амплитуда которой колеблется в пределах 23—26 % общей. Таким образом, годовой водный баланс водохранилища имеет выраженный 11-летний ритм, что и подтверждается результатами расчетов (см. рис. 2). Последующая обработка наблюдений за температурой воды водохранилища позволяет отметить отрицательную связь 11-летних вариаций температуры с притоком в водохранилище и стоком из него. Причем связь притока и температуры носит асинхронный характер — изменения термического режима вод отстают примерно на 1 год.

Результаты фильтрации наблюдений биотических параметров также демонстрируют наличие близких к 11-летним вариаций, обусловленных экстремумами численности бактерий, биомасс фито- и зоопланктона в 1959—1961, 1969—1972, 1980—1981 гг. Вклад 11-летнего ритма в межгодовую динамику планктонных сообществ статистически значим и равен 16—18 % амплитуды регистрируемых колебаний. Связность многолетних изменений биотических и абиотических характеристик наглядно продемонстрирована на рис. 2, а также подтверждена результатами вычислений синхронных связей (см. таблицу).

Имеющиеся оценки позволяют утверждать наличие преобладающих зависимостей численности и биомассы бактериопланктона Рыбинского водохранилища от солнечной активности и параметров общей циркуляции атмосферы (коэффициенты корреляции 0,70 и 0,84 соответственно). Тогда как для биомасс фито- и зоопланктона ведущую роль в 11-летнем ритме колебаний играют локальные абиотические факторы — атмосферные осадки на водосборе (коэффициенты корреляции 0,62 и —0,80) и годовой водный баланс водохранилища (ко-



Коэффициенты парной корреляции  
биотических и абиотических параметров

Параметр	W	N <sub>a</sub>	Q <sub>11</sub>	B <sub>11</sub>
Численность бактерий	0,70	0,84	—0,03	0,47
Биомасса <u>фитопланктона</u>	—0,35	—0,49	—0,62	—0,75
зоопланктона	0,19	0,37	—0,80	—0,81

эффицент корреляции 0,75 и —0,81). Внешняя причина такого различия связей очевидна, если учесть запаздывание на 1—2 года реакции фито- и зоопланктона на воздействие климатических факторов. Объяснить механизм такого запаздывания трудно, не привлекая дополнительные материалы более детальных наблюдений по видовому составу планктона [5] и гидрохимических параметров, которых у авторов нет.

Таким образом, получено эмпирическое доказательство наличия статистически достоверного отклика гидролого-гидробиологических процессов в экосистеме Рыбинского водохранилища на долгопериодные колебания климата.

Анализ накопленного материала демонстрирует взаимосвязь межгодовых вариаций метеорологических и гидробиологических параметров, обусловленную близким к 11-летнему ритмом климатических процессов. Первопричиной таких ритмических вариаций следует считать соответствующие периодические колебания солнечной активности с периодом 10—11 лет. Возбуждение вариаций в экосистеме водохранилища происходит через цепочку термодинамических механизмов в атмосфере и гидросфере [7].

Отклик гидрологических процессов в водохранилище на внешнее воздействие глобальных климатических вариаций практически синхронен и происходит без запаздывания (при годовом осреднении исходных наблюдений). В реакции биотических компонентов экологической системы водохранилища прослеживается тенденция запаздывания на 1—2 года.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Байдал М. Х., Ханжина Д. Г. Многолетняя изменчивость макроциркуляционных факторов климата. М., 1986.
2. Буторин Н. В., Курдина Т. Н., Бакастов С. С. Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. Л., 1982.
3. Вайновский П. А., Горбенко А. Ю., Девяткин В. Г. и др. К проблеме создания баз данных состояния водных экосистем // Проблемы прогнозирования качества воды в водохранилищах: Тез. докл. Всесоюз. конф., Чебоксары, 1991.

4. Поддубная Т. Л. Многолетняя динамика структуры и продуктивности донных сообществ Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л., 1988.

5. Ривьер И. К. Особенности функционирования зоопланктонных сообществ водоемов различных типов // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л., 1988.

6. Романенко В. И. Микробиологические процессы продукции органического вещества во внутренних водоемах. Л., 1985.

7. Саруханян Э. И., Смирнов Н. П. Многолетние колебания стока Волги. — Л., 1971.

8. Солнечно-земные связи, погода и климат. М., 1982.

9. An Ecosystem Approach to aquatic ecology. — N. Y., 1985.

10. Bailey-Watts A. E., Kirika A., May L., Jones D. H. Changes in phytoplankton over various time scales in a shallow, eutrophic loch: the Loch Leven experience with special reference to the influence of flushing rate // Freshwater Biol. 1990. Vol. 23, № 1.



А. А. Былинкина

# СОДЕРЖАНИЕ АЗОТА И ФОСФОРА В ВОДЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В ПЕРИОД АВТОТРОФНОЙ СТАДИИ ЕГО ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ

Сравнение результатов 1989 и 1965 гг. показало, что содержание главных биогенных элементов сохранилось на прежнем уровне в основном Главном плесе водохранилища. В Шекснинском плесе отмечено существенное увеличение содержания азота и фосфора в районе Череповца.

Пробы воды отбирали во время комплексного рейса с 12 июля по 4 августа 1989 г. на мелководных и русловых станциях во всех плесах водохранилища и некоторых его притоках с горизонта 0—1 м. На химический анализ отобрано 44 пробы, из них 20 в мелководной зоне (глубина до 4 м), остальные — на глубоководных станциях.

Определяли содержание общего фосфора, общего азота и его минеральных форм. Использовали стандартные методы анализа [10] и их модификации, апробированные в лаборатории гидрохимии ИБВВ [13].

Данные о прозрачности воды, содержании растворенного кислорода, хлорофилла и деструкции органического вещества заимствованы из работы [7].

В период наблюдений значительно снизился уровень воды в водохранилище, к 1 августа снижение составило 1,63 м от НПУ. В июле в водном балансе расход воды более чем в 2 раза превышал приток. При указанной сработке уровня значительно сокращаются площадь и объем водной массы Главного плеса и соответственно расширяются границы распространения водных масс речных плесов [11].

Моложский плес. Мелководный и обширный Моложский плес расположен в северо-западной части водохранилища. Большие глубины в основном имеет только узкая полоса затопленного русла Мологи. Берега чрезвычайно изрезанны. Мелководная зона вдоль левого берега является частью Молого-Шекснинской низины с высокой степенью заболоченности.

В июле 1989 г. содержание биогенных элементов в верхней части плеса в районе Весьегонского расширения и в районе Дарвинского заповедника варьировало незначительно, составляя в среднем для азота 1 мг/л, а для фосфора 50 мкг/л. Основная доля общего азота приходилась на органический, среди его минеральных форм преобладал аммонийный (табл. 1). Такое же соотношение форм наблюдалось и летом 1965 г., но при более высоком содержании органического и соответственно общего азота (табл. 2). Содержание общего фосфора летом 1989 г., наоборот, оказалось несколько выше, чем в 1965 г. Однако вряд ли можно говорить об их достоверном и стабильном повышении, поскольку преобладающая часть общего фосфора связана с твердой фазой и его количество легко и быстро пополняется на малых глубинах при взмучивании донных отложений. Летом 1970 г. концентрация общего фосфора находилась в пределах 36—46 мкг/л при среднем значении 42 мкг/л [2], т. е. близком к таковому в 1989 г. Концентрация растворенного минерального фосфора в летний период обычно очень мала: в июле—августе 1970 г. она изменялась от 1 до 7 мкг/л, составляя в среднем из восьми проб 2 мкг/л [2].

Соотношение N:P в июле 1989 г., несмотря на отмеченные изменения, по сравнению с 1965 г. оставалось сравнительно большим, что указывает на контролируемую роль фосфора в развитии фитопланктона. Об этом же свидетельствует очень высокая скорость оборота фосфатов в воде плеса, установленная с применением  $^{32}\text{P}$ . Так, в июле 1970 г. в районе д. Противье при концентрации фосфатов менее 2 мкг/л время оборота  $\text{PO}_4$  между водой и сестоном составило 2,4 мин, тогда как в Волжском плесе у с. Коприна оно было 2,3 ч.

Таким образом, высокий уровень трофности Моложского плеса, особенно его обширных мелководий, практически изолированных от основного речного потока, поддерживается поступлением минерального фосфора за счет процессов внутри водоема. К ним следует отнести регенерацию фосфатов в результате метаболизма водных организмов, ферментативное расщепление растворенных фосфорсодержащих соединений свободными ферментами фосфатазной группы, выделение из донных отложений в аэробных условиях в результате взмучивания и десорбции  $\text{PO}_4$  с иловых частиц, в анаэробных условиях — из-за восстановления  $\text{Fe}^{3+}$  до  $\text{Fe}^{2+}$  и других процессов. Недонасыщенность воды кислородом в мелководной зоне при очень высоком содержании хлорофилла и относительно большой деструкции (см. табл. 1) свидетельствует об активных процессах распада легкоусвояемого органического вещества.

Следует отметить относительно высокое содержание биогенов в р. Себре. Однако влияние ее вод носит локальный характер — район устья реки уже не отличался по содержанию биогенов от основной водной массы плеса.



Таблица 1

Характеристика свойств воды плесов водохранилища в 1989 г. (азот — мг/л, фосфор — мкг/л)

Станция	Глубина, м	Температура, °C	Прозрачность, м	Концентрация				Хлорофилл (горизонт 0—2 м), мкг/л	Деструкция, мг/(л·сут) молекулярного кислорода
				O <sub>2</sub> , %	N <sub>общ</sub>	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>		
МОЛОЖСКИЙ ПЛЕС									
Район г. Весьегонска									
Выше города у с. Пленшинки	3,5	19,2	0,7	78	1,00	0,01	0,05	52	1,04
Залив в районе р. Рени	1	19,0	1,0	98	0,85	0,12	0,25	42	0,91
Мелководье у ручья	2,5	19,0	0,9	87	1,33	0,11	0,58	51	0,97
Напротив города	5	18,8	1,1	74	1,02	0,02	0,43	66	0,37
Район Дарвинского заповедника									
Русло Мологи	9	21,6	1,3	85	1,06	0,05	0,16	42	0,31
Противье	3	21,8	1,1	98	0,92	0,01	0,13	49	1,08
Борок	6	22,0	1,0	101	0,94	0,00	0,20	48	0,97
Район р. Себлы									
Устье р. Себлы	12	21,0	1,3	90	0,90	0,07	0,16	50	0,69
5 км выше устья р. Себлы	4,5	21,8	—	—	1,33	0,02	0,36	135	—
Шекснинский плес									
Кабачино	9,0	22,0	0,80	111	1,03	0,02	0,40	64	1,55

Станция	Глубина, м	Температура, °C	Прозрачность, м	Концентрация				Хлорофилл (горизонт 0—2 м), мкг/л	Деструкция, мг/(л·сут) молекулярного кислорода
				O <sub>2</sub> , %	N <sub>общ</sub>	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>		
Шекснинский плес									
Река Ягорба в районе г. Череповца	3,0	21,2	0,50	47	1,65	0,24	0,55	98	0,95
Залив р. Кошты	2,0	25,2	—	—	7,92	3,32	2,50	252	—
Пристань Торово	9,0	21,2	0,50	101	3,00	0,72	1,00	119	1,46
Река Суда выше моста	7,0	21,0	—	—	0,81	0,18	0,10	25	—
Остров Любец	5,0	20,0	0,80	90	1,50	0,03	0,07	105	1,46
Мелководье у д. Вычелово, левый берег	1,5	21,8	0,50	120	2,86	0,00	1,30	152	2,56
Маяка	12,0	21,6	1,00	106	1,36	0,02	0,35	53	1,18
Мелководье у д. Захарьино, правый берег	2,5	22,3	0,50	88	1,18	0,00	0,25	58	0,65
Мелководье против д. Гаютино, левый берег	0,8	25,5	0,75	103	0,76	0,00	0,20	24	0,72
Главный плес									
Глубоководная часть									
Измайлово	7	21,2	—	88	0,94	0,33	0,02	28	—
Буй 83 а	6	21,2	—	94	1,10	0,26	0,05	26	0,36
5 км к северу от буй 83	8	20,2	—	87	0,92	0,08	0,08	33	0,06
Затон у с. Наволок	7	22,8	—	82	0,86	0,04	0,05	25	0,69



Станция	Глубина, м	Температура, °C	Прозрачность, м	Концентрация				Хлорофилл (горизонт 0—2 м), мкг/л	Деструкция, мг/(л·сут) молекулярного кислорода
				O <sub>2</sub> , %	N <sub>общ</sub>	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>		
Главный плёс									
Глубоководная часть									
Затон у с. Всех- святское	7	22,5	—	114	1,02	0,04	0,05	24	0,65
Вход в Шекснин- скую горловину	12	21,5	—	92	0,98	0,32	0,12	35	0,40
Волково	16	22,4	—	91	1,27	0,28	0,16	42	0,65
Мелководье прибрежной зоны									
Измайлово	2,5	20,8	—	100	1,60	0,50	0,40	43	1,22
Центральный мыс	2,5	21,8	—	97	1,06	0,40	0,08	24	0,75
Рожновский мыс	2,0	21,8	—	96	0,90	0,20	0,10	35	—
Волково	3,5	22,8	—	89	1,19	0,08	0,14	90	1,53
Район устья малых притоков									
Сить	4	19,9	—	75	0,92	0,10	0,10	77	0,26
Согожа	3	22,4	—	98	1,34	0,00	0,25	40	1,02
Ухра	4	20,2	—	89	0,94	0,22	0,01	52	0,67
Малые притоки									
Согожа ниже г. Пошехонье- Володарск	6	22,6	—	66	0,98	0,03	0,05	85	—
Ухра, 5 км вы- ше устья	5	21,6	—	—	0,78	0,01	0,25	59	—

Станция	Глубина, м	Температура, °C	Прозрачность, м	Концентрация				Хлорофилл (горизонт 0—2 м), мкг/л	Деструкция, мг/(л·сут) молекулярного кислорода	
				O <sub>2</sub> , %	N <sub>общ</sub>	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>			
										P <sub>общ</sub>
Волжский плес										
Глубоководная часть										
Корпино	11	19,1	1,1	81	1,22	0,42	0,17	104	14,6	1,30
Остров Шумаровский	10	21,5	1,2	76	1,25	0,33	0,15	85	15,1	0,41
Затон у г. Молога	13	22,2	0,9	85	1,10	0,16	0,06	68	24,5	1,13
Югский залив	6,5	22,0	1,1	93	1,11	0,14	0,10	87	30,4	0,82
Судовой ход у монумента "Волга"	16	22,0	0,9	77	0,92	0,30	0,10	61	6,7	0,60
Мелководье прибрежной зоны										
Остров Хохотка	2,5	21,8	0,9	85	1,17	0,41	0,16	102	14,1	1,48
Сысоево	0,8	23,3	0,6	106	0,96	0,01	0,15	70	22,3	1,61
Югский залив	0,6	23,2	До дна	71	1,04	0,00	0,09	97	22,8	1,64
Переборы у ремонтных мастерских у пляжа	4,0 3,0	21,8 22,2	0,7 0,6	67 72	0,94 1,13	0,24 0,31	0,10 0,12	102 82	8,9 5,1	0,82 0,39

\* Анализировалась интегрированная проба.



Таблица 2

Концентрация биогенных элементов в воде плесов водохранилища в 1989 г.  
(азот — мг/л, фосфор — мкг/л)

Год	Число проб	N <sub>общ.</sub>	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	N <sub>орг.</sub>	P <sub>общ.</sub>	Литературный источник
Моложский плес							
1965	4	$\frac{1,23-1,88}{1,57}$	$\frac{0,005-0,008}{0,007}$	$\frac{0,05-0,27}{0,15}$	$\frac{1,08-1,82}{1,41}$	$\frac{26-32}{31}$	[11]
1982	—	0,70	0,09	0,04	0,57	80	[9]
1987	5	$\frac{1,09-1,32}{1,13}$	—	—	—	—	Данные автора
1989	8	$\frac{0,85-1,33}{1,00}$	$\frac{0,01-0,12}{0,05}$	$\frac{0,05-0,58}{0,24}$	$\frac{0,48-0,94}{0,71}$	$\frac{42-66}{50}$	"
Шекснинский плес							
1965	4	$\frac{1,07-2,40}{1,51}$	$\frac{0,00-0,025}{0,009}$	$\frac{0,04-0,18}{0,11}$	$\frac{0,9-2,36}{1,39}$	$\frac{44-77}{61}$	[11]
1982	—	0,88	0,13	0,06	0,69	60	[9]
1987	8	$\frac{0,62-1,03}{0,91}$	$\frac{0,02-0,24}{0,15}$	$\frac{0,08-0,45}{0,17}$	$\frac{0,51-0,71}{0,59}$	$\frac{44-120}{68}$	Данные автора
1989	4	$\frac{1,03-3,0}{1,71}$	$\frac{0,02-0,72}{0,20}$	$\frac{0,35-1,00}{0,61}$	$\frac{0,61-1,28}{0,90}$	$\frac{53-119}{85}$	"
Главный плес							
1965	7	$\frac{1,00-1,89}{1,42}$	$\frac{0,08-0,29}{0,13}$	$\frac{0,00-0,12}{0,06}$	$\frac{0,80-1,71}{1,22}$	$\frac{20-54}{29}$	—

Год	Число проб	N <sub>общ.</sub>	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	N <sub>орг.</sub>	P <sub>общ.</sub>	Литературный источник
Главный плес							
1989	7	$\frac{0,86-1,27}{1,01}$	$\frac{0,04-0,33}{0,19}$	$\frac{0,02-0,16}{0,08}$	$\frac{0,54-0,93}{0,74}$	$\frac{24-42}{30}$	—
Волжский плес							
1965	5	$\frac{1,25-1,92}{1,61}$	$\frac{0,14-0,44}{0,26}$	$\frac{0,04-0,25}{0,09}$	$\frac{0,79-1,62}{1,25}$	$\frac{43-78}{64}$	[11]
1982	—	1,14	0,36	0,08	0,70	80	[9]
1989	5	$\frac{0,92-1,25}{1,12}$	$\frac{0,14-0,42}{0,27}$	$\frac{0,06-0,17}{0,12}$	$\frac{0,52-0,88}{0,73}$	$\frac{61-104}{81}$	Данные автора

Примечания: 1. Числитель — пределы колебаний, знаменатель — среднее.

2. Для Шекснинского плеса приведены данные глубоководных станций. В работе [9] анализировались интегрированные пробы.



Итак, важнейшим фактором естественного евтрофирования Моложского плеса является его мелководность, способствующая интенсивному прогреву водной массы и активизации процессов на границе вода — дно.

**Шекснинский плес.** Отличительной чертой гидрологического режима Шекснинского плеса является резкое снижение стока в летние месяцы. В июле—августе 1989 г. сток из Шекснинского водохранилища составил всего 3,7 % суммарного за эти месяцы притока в Рыбинское водохранилище против 9—10 % в 1987—1988 гг. Поэтому уменьшилась степень разбавления сточных вод, сбрасываемых в верховьях плеса. В районе г. Череповца расположен комплекс точечных источников загрязнения. К ним относятся сточные воды городской канализации, поступающие через глубинный выпуск в русловую часть плеса напротив грузового порта, и сточные воды Череповецкого металлургического комбината (ЧМК), сбрасываемые в руч. Серовку и р. Кошту. Через руч. Серовку сточные воды поступают в р. Ягорбу, что приводит к значительному загрязнению этой реки в пределах города. В р. Кошту сбрасываются также сточные воды азотно-тукового производства. В результате обширный залив в районе р. Кошты является накопителем и отстойником стоков.

Наряду с перечисленными факторами, способствовавшими повышению содержания биогенных элементов, 28—30 июля 1989 г. наблюдались и благоприятные для массового развития водорослей метеорологические условия. Так, температура воды на русловых станциях была 20,0 — 21,8 °С, в мелководной зоне — 21,4—25,5 °С. В результате содержание хлорофилла на незагрязненном участке выше г. Череповца (ст. Кабачино) имело такой же порядок, что и в районе выпуска сточных вод, при существенном различии содержания биогенов (см. табл. 1).

Максимальное содержание азота и фосфора наблюдалось в р. Коште. Здесь, в отличие от других станций, минеральные формы азота преобладали над органическими. Судя по содержанию биогенов, влияние этих вод отчетливо прослеживается вдоль правого берега до смешения с водами р. Суды. На ст. Торово (см. табл. 1) при глубине 9 м концентрация хлорофилла в интегрированной пробе достигла 47 мкг/л.

Для р. Суды и мелководной зоны вдоль правого берега плеса характерно низкое содержание азота и фосфора, свойственное водам незагрязненного поверхностного стока лесной зоны.

Ниже устья Суды содержание биогенов в 1989 г. оказалось заметно выше, чем в июле 1987 г. (см. табл. 1 и 3). Относительно высокое содержание общих азота и фосфора летом 1989 г. свойственно водам всего плеса как в русловой, так и в мелководной зоне побережья, тогда как в 1987 г. уже в начале средней части у д. Вычелово оно было почти такое же, как в трансформированных водах Главного плеса. Таким образом, если

в районе г. Череповца сброс промышленных и бытовых сточных вод приводит к заметному повышению содержания биогенов, то в водах плеса в целом их содержание в летний период существенно зависит от объема стока воды из Шекснинского водохранилища.

Таблица 3  
Характеристика свойств воды Шекснинского плеса в 1987 г.

Станция	Глубина, м	Температура, °С	Концентрация (N — мг/л, P — мкг/л)			
			N <sub>общ</sub>	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	P <sub>общ</sub>
Кабачино	8,0	14,6	0,62	0,02	0,09	46
Устье р. Ягорбы	6,0	14,5	2,42	0,74	0,30	309
Напротив р. Кошты <sup>1</sup>	12,0	16,6	0,93	0,06	0,16	56
	—	—	1,62	0,13	0,45	120
Напротив пристани Торово	10,0	15,9	1,02	—	—	82
Река Суды, ниже моста	4,0	15,8	0,91	0,24	0,02	49
Остров Каргач	10,0	16,0	1,03	0,22	0,12	78
Остров Любец	11,0	15,4	0,92	0,24	0,13	68
Вычелово	6,0	16,5	0,90	—	—	44
Мякса	7,5	16,4	0,96	0,23	0,08	46

<sup>1</sup> Числитель — поверхность, знаменатель — дно.

Сравнивая данные 1989 и 1965 гг. (см. табл. 2) и учитывая результаты определений 1989 г., можно сказать, что за 25 лет содержание основных биогенных элементов резко не изменялось. Однако это не означает, что сброс сточных вод не приводит к изменению распределения и режима биогенов. Отсутствие больших различий среднего содержания общего фосфора объясняется отчасти тем, что значительная часть фосфора, поступающего весной с водами поверхностного стока, задерживается в Шекснинском водохранилище [4], а снижение его содержания в речных водах компенсируется непрерывным поступлением со сточными водами. Содержание же азота в поверхностном слое летом сильно зависит от метеорологических условий в прежде всего от температуры, в значительной степени определяющей интенсивности развития водорослей и в том числе азотфиксаторов.

**Главный плес.** Из-за интенсивной сработки уровня водохранилища в июле 1989 г. существенно сократился объем водной массы Главного плеса и соответственно увеличились площади пространства и объемы водных масс боковых плесов.

В пределах глубоководной части плеса концентрации общих азота и фосфора летом 1989 г. колебались мало, в среднем со-



ставляя 1 мг/л по азоту и 30 мкг/л по фосфору (см. табл. 1). Водная масса, представляющая собой в основном трансформированные зимние воды (Наволоч, Всехсвятское, Городок, Средний Двор), особенно бедна минеральными формами азота и общим фосфором. Соответственно на станциях этой части плеса концентрации хлорофилла в интегрированных пробах не превышали 10 мкг/л. На других глубоководных станциях, находящихся под влиянием весенних моложских и волжских вод, отмечено более высокое содержание нитратного азота и небольшое увеличение общего фосфора, здесь содержание хлорофилла в поверхностном слое оказалось примерно в 2 раза выше.

Сравнение содержания азота и фосфора в июле 1989 г. с аналогичными данными 1965 г. показало почти полное совпадение содержаний общего фосфора и снижение содержания общего азота в 1989 г. за счет органических соединений (см. табл. 2). Баланс азота, составленный для летних месяцев 1965 г., и тесная коррелятивная связь между содержанием хлорофилла и органического азота показали, что заметная часть общего азота, поступающего в это время, обусловлена фиксацией молекулярного азота [12].

Таким образом, содержание основных биогенных элементов в Главном плесе за 25 лет существенно не изменилось.

Малое содержание фосфора в воде и большое соотношение N: P в воде плеса позволяет рассматривать фосфор в качестве основного фактора, контролирующего развитие фитопланктона не только в глубоководной части, но и на мелководьях прибрежной зоны, а также на приустьевых участках малых притоков. Поэтому дополнительное поступление фосфора в условиях высоких значений летней температуры может существенно повысить интенсивность продукционных процессов.

Очень высокое содержание хлорофилла в воде открытых незащищенных от волнобоя мелководий у пос. Измайлово и Центрального мыса (см. табл. 1), по-видимому, обусловлено нагоном водорослей под воздействием ветра.

Волжский плес. Волжской водной массе свойственно более высокое содержание биогенных элементов, особенно фосфора, по сравнению с другими (см. табл. 1). По многолетним данным, сравнительно высокий уровень биогенов наблюдается во все сезоны года [5, 8]. Он обусловлен значительной сельскохозяйственной освоенностью площади водосбора Верхней Волги и сбросом сточных вод г. Твери — крупного промышленного центра. Влияние последнего фактора наиболее отчетливо проявляется в период межени.

Распределение фосфора в июле 1989 г. (постепенное снижение его содержания от с. Коприна к затону у г. Молога) отражает распространение волжской водной массы в направлении озерного Главного плеса. Волжскими водами заполнен Югский залив и

район основного русла Волги. Здесь на глубоководной станции у монумента „Волга” при относительно большом содержании фосфора концентрация нитратов составила 0,3 мг/л. Высокое содержание нитратов также характерно для волжских вод. Не исключено поступление волжских вод и в Шекснинскую горловину при интенсивной работе Угличской ГЭС.

Концентрация общего азота на русловых станциях в среднем составляла 1,12 мкг/л, общего фосфора — 85 мкг/л. Последнее значение было почти в 3 раза выше среднего содержания общего фосфора в Главном плесе. Соответственно отношение N: P в Волжском плесе летом 1989 г. снизилось до 14. Однако резкого повышения содержания хлорофилла здесь не наблюдалось. Следует отметить, что в первой половине июля автотрофная фаза развития экосистемы еще не достигла своего пика.

Летом 1989 г., в отличие от данных 1965 г., на глубоководных станциях в Волжском плесе получены более низкие содержания общего азота и более высокие, в среднем на 20 %, содержания общего фосфора. Содержание нитратного и аммонийного азота находилось в тех же пределах, что и в 1965 г. (см. табл. 2).

В прибрежной зоне на мелководье, не защищенном от волнобоя (у о. Хохотка), содержание биогенных элементов и хлорофилла были такими же, как и на глубоководной станции у с. Коприна. В защищенном мелководье, расположенном за о. Хохотка, содержание общего фосфора и интенсивность фосфатного обмена намного выше, чем в открытом плесе [3]. О высокой активности биохимических процессов в мелководной зоне с замедленным водообменом (заливы, заостровные участки), где грунты в меньшей степени размываются и обогащены биогенами за счет поступления с местными поверхностным стоком и внутриводоемных процессов, свидетельствуют также данные по содержанию хлорофилла и деструкции органического вещества в Югском заливе (см. табл. 1).

Таким образом, анализ содержания главных биогенных элементов в июле 1989 г. в разгар автотрофной фазы развития водоема и сопоставление полученных результатов с данными 1965 г., полученными в ту же фазу, не выявили существенного увеличения содержания биогенов в водных массах водохранилища.

Основные изменения относятся к Шекснинскому плесу, где под влиянием сброса сточных вод г. Череповца значительно увеличилось содержание азота и фосфора в районе города. Влияние стоков ниже устья р. Суды в значительной мере зависит от поступления воды из Шекснинского водохранилища, обуславливающего их разбавление. Так, в июне—августе 1989 г. сток из Шекснинского водохранилища составил только 0,17 км<sup>3</sup> (против 1,11 км<sup>3</sup> в 1987 г.), что привело летом 1989 г. к заметному росту содержания биогенных элементов в водной массе всего плеса.



Относительно высокий уровень содержания биогенных элементов сохранился в волжских водах — важнейшей составляющей водного баланса Рыбинского водохранилища.

Требуется объяснения наблюдаемая в 80-е годы тенденция к снижению по сравнению с 60-ми, содержания в воде общего азота за счет органических соединений.

Прежде всего возникает вопрос: не методическая ли это погрешность? В 80-е годы, и в том числе в 1989 и 1987 гг., применялся новый персульфатный метод определения общего азота. Его апробация и выяснение пригодности для природных вод, проведенные Н. А. Трифионовой [13], дали положительную оценку. Однако отмечена возможность занижения содержания общего азота в пробах воды высокой цветности с большим содержанием органического вещества гумусовой природы (концентрация  $C$  порядка 90—100 мг/л). Судя по цветности воды, которая во всех плесах в пробах 1989 г. варьировала в пределах 40—55°, содержание гумусовой органики не превышало 20—25 мг/л углерода. Об это же свидетельствуют данные Е. М. Бикбулатовой [1] о содержании  $C_{орг}$  в воде Рыбинского водохранилища в 1981—1982 гг. Концентрация  $C_{орг}$  во всех плесах во все сезоны не превышала 23,2 мг/л. Второй причиной снижения содержания общего азота может быть процесс денитрификации. По имеющимся данным, летом 1989 г. концентрация растворенного кислорода в придонном слое во всех плесах находилась в пределах 3,32—7,80 мг/л, что отвечало 37—83 % насыщения. Значения нижнего предела в основном наблюдались на глубоководных станциях Главного и Волжского плесов. В придонном слое Моложского плеса в 11 пробах минимальная концентрация растворенного кислорода составила 6,63 мг/л.

При таком содержании кислорода вряд ли может активно протекать процесс денитрификации. И, наконец, одной из вероятных причин снижения содержания азота в 80-е годы может быть проведение мелиоративных работ на водосборе. Осушение резко меняет природное состояние и свойства почв, улучшается их аэрация, способствующая разрушению органического вещества, что сказывается на составе почвенно-грунтовых вод. В них возрастает содержание минеральных компонентов, в том числе минеральных форм азота, и снижается содержание органических соединений [6]. Влияние этого фактора наиболее отчетливо должно проявляться в период межени, когда питание рек в основном осуществляется за счет грунтовых вод. Так, в Молодежном плесе наряду со снижением содержания азота, вероятно, его трудноусвояемой гумусовой фракции, наблюдается тенденция к увеличению суммы ионов от 60-х к 80-м годам. Средняя минерализация в летний период 1968—1974 гг. составила 167 мг/л [5], в 1980 г. — 185 мг/л [8], что соответствовало верхнему пределу значений в предыдущие годы. Цветность воды в июле 1989 г. по сравнению с цветностью в прошлые годы была

мала и варьировала в пределах 40—55°. Приведенные данные позволяют полагать, что мелиорация земель на водосборе Верхней Волги является немаловажным фактором изменения гидрохимического режима Рыбинского водохранилища, и в частности режима биогенных элементов. Следствием уменьшения в летний период содержания трудноусвояемой фракции органического азота и увеличения содержания его минеральных форм может быть изменение видового состава фитопланктона за счет выпадения форм, способных к фиксации молекулярного азота.

Большое содержание хлорофилла, наблюдаемое летом 1989 г. как в районах мелководья, так и в глубоководной части водоема, существенно различающихся по обеспеченности биогенными элементами, свидетельствует о том, что содержание азота и фосфора далеко не всегда контролирует развитие фитопланктона в такой многофакторной экосистеме, как водохранилище.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Бикбулатова Е. М. Сезонная динамика органического вещества и биогенных элементов в основных притоках и плесах Рыбинского водохранилища // Трансформация речных вод при регулировании и переброске стока. Борок, 1984.
2. Былинкина А. А. Исследование оборачиваемости фосфатов в водной толще водохранилищ // Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Борок, 1977.
3. Былинкина А. А., Генкал Л. Ф. Скорость оборота минерального фосфора и поглощения глюкозы в воде прибрежной и глубоководной части Рыбинского водохранилища // Биогенные элементы и органическое вещество в водохранилищах. Рыбинск, 1974.
4. Былинкина А. А., Трифионова Н. А. Об источниках поступления фосфора в Шекснинское водохранилище // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1983. № 58.
5. Волга и ее жизнь. Л., 1978.
6. Лиштван И. И., Быстрая А. В., Крайко В. М. Влияние осушительных мелиораций на содержание и состав органических веществ и биогенных элементов торфяно-болотных вод // Органическое вещество и биогенные элементы во внутренних водоемах. Петрозаводск, 1983.
7. Минаева Н. М. Формирование первичной продукции планктона Рыбинского водохранилища в летний период // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. Л., 1992.
8. Разгулин С. М., Гапеева М. В., Литвинов А. С. Баланс биогенных элементов и ионов в Рыбинском водохранилище в 1980 г. // Гидрохимические исследования волжских водохранилищ. Рыбинск, 1982.
9. Разгулин С. М., Гапеева М. В., Литвинов А. С. Сезонная динамика и баланс биогенных элементов в Рыбинском водохранилище // Географические аспекты рационального природопользования в Верхневолжском Нечерноземье. Ярославль, 1984.
10. Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. Л., 1977.
11. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972.
12. Трифионова Н. А. Содержание азота в Рыбинском водохранилище: Автореф. дис. канд. геогр. наук. М., 1974.
13. Трифионова Н. А. О персульфатном методе определения общего азота в природных водах // Органическое вещество и биогенные элементы во внутренних водоемах. Петрозаводск, 1983.



М. В. Гапеева

# БИОГЕОХИМИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ В ЭКОСИСТЕМЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Определено среднее содержание тяжелых металлов в воде, донных отложениях и гидробионтах Рыбинского водохранилища, которые соответствуют фоновым. Показано, что аномальное содержание металлов проявляется на импактном уровне, вблизи городов, портов, лодочных станций.

Проблема насыщения биосферы тяжелыми металлами (ТМ) привлекает пристальное внимание общественности. Металлы присутствуют в живых организмах в ничтожных количествах, но играют важную роль, входя в состав биологически активных веществ, регулирующих нормальную жизнедеятельность. Соотношение содержания металлов в организме выработалось на протяжении всего хода эволюции органического мира. Значительное отклонение от этих соотношений вызывает отрицательные, часто губительные последствия.

В настоящей работе дан обзор исследований по содержанию ТМ в экосистеме Рыбинского водохранилища.

Содержание ТМ в воде Рыбинского водохранилища. Впервые распределение ТМ в воде Рыбинского водохранилища исследовано в 1961 г. [10]. С помощью спектрального анализа показано, что медь поступает в водохранилище из р. Волги. Высокое содержание Cu (до 15 мкг/л), Ni, Pb, Sn и Zn в заводских стоках г. Череповца заметно не влияли на содержание ТМ в воде нижележащих участков Шекснинского плеса водохранилища. В р. Согоже, притоке водохранилища, было велико содержание Cr, Ni и Ga.

Распределение Cu в воде водохранилища в 1983, 1985, 1988—1989 гг. практически не изменилось. По-прежнему максимальное содержание Cu наблюдали в воде Волжского плеса. Содержание Cu в притоках Шекснинского плеса Ягорбе и Коште (до 18 мкг/л) мало влияло на среднее значение [3].

В 1989 г. максимальное содержание ТМ наблюдали в нижней части водохранилища. Среднее содержание ТМ в воде в 1988 г. было близко таковому в 1989 г. (табл. 1).

Таблица 1

Концентрация ТМ в воде водохранилища, мг/л  
(числитель — пределы колебаний, знаменатель — среднее)

Металл	1988 г.	1989 г.
Медь	0,5—6,2/1,4	0,4—177/2,0
Свинец	0,9—3,5/1,4	0,6—87/1,8
Кадмий	0,0—0,3/0,1	0,0—4,6/0,2
Цинк	4,0—800/12,2	6,0—460/18,4
Никель	0,6—95/1,0	0,6—95/1,8

Прибрежье водохранилища загрязняется ТМ даже в районах, где нет крупных промышленных предприятий. Весной и осенью 1982 г. среднее содержание Cu в воде значительно превышало ПДК (табл. 2).

Таблица 2

Изменение концентрации ТМ в воде водохранилища  
по сезонам 1982 г., мг/л

Металл	Весна	Лето	Осень	ПДК
Cu	0,8	0,21	0,25	0,1
Cd	0,002	0,005	0,010	0,001
Pb	0,07	0,27	0,01	0,1

В июле 1987 г. определены содержания в воде растворенных форм ТМ (табл. 3).

Таблица 3

Концентрация ТМ в воде в разных частях водохранилища, мг/л

Станция	Cu	Pb	Zn
Весьегонск	0,100	0,004	0,230
Борок Дарвинский	0,008	0,003	0,070
Напротив р. Себлы	0,004	0,004	0,016

В районе г. Весьегонска содержания Cu, Pb и Zn значительно выше, чем в среднем для всего водохранилища.

Содержание ТМ в донных отложениях Рыбинского водохранилища. Содержание и распределение ТМ в донных отложениях (ДО) водохранилища впервые исчерпывающе исследованы в ИБВВ РАН. Установлено, что обменная емкость грунтов водохранилища мала и зависит от содержания в них органического вещества [6]. Среднее содержание валовых форм Cu, Ni, Cr в ДО меньше, а содержания Zn и Pb больше среднего содержания этих элементов в осадочных породах [3].



В ДО доли общих форм исследуемых элементов разные (даны средние значения из 30 проб, отобранных на ст. Коприно):

Элемент	Cu	Pb	Cd	Zn	Ni	Cr	Co	Fe
Процент валового содержания	81,1	59,4	62,3	82,7	72,8	29,3	29,3	70,0

т. е. содержание Cr, Co и в меньшей степени Pb в кристаллической решетке алюмосиликатов больше, чем остальных металлов.

Содержание Ni, Co, Cr и Fe коррелирует с содержанием фосфора, а содержание Cu и Zn — с содержанием органического углерода и азота.

Распределение в поверхностном слое ДО (0—2 см) общих форм ТМ, растворимых в смеси азотной кислоты и перекиси водорода, показывает, что максимальное содержание ТМ четко локализуется в Шекснинском плесе. Причем среднее содержание ТМ (кроме Cr и Cd) увеличивается со временем [3]:

Элемент	Cu	Ni	Pb	Cd
Концентрация, мг/л	14,5±1,8 33,0±10,0	19,2±1,6 25,1±4,5	24,5±3,1 39,0±12,0	2,2±0,2 1,7±0,4
Элемент	Cr	Zn	Mn	
Концентрация, мг/л	16,0±1,5 7,4±1,2	117±13 359±201	690±62 760±66	

Примечание. Числитель — 1978 г. (39 станций), знаменатель — 1985 г. (19 станций).

В ДО значения ПДК для ТМ не установлены, поэтому, чтобы выяснить содержание общих форм ТМ в Рыбинском водохранилище, надо сравнить их с таковыми для других водоемов. Наиболее исследованы общие формы ТМ в донных отложениях рек Японии, для которых приведены средние содержания ТМ в ДО верховьев и низовьев 92 рек [18]. Содержание Zn в ДО водохранилища заметно больше, чем в ДО верховьев рек Японии, что объясняется питанием водохранилища болотными водами. Содержания остальных металлов довольно близки для ДО водохранилища и верховьев рек Японии, которые считаются незагрязненными (табл. 4).

Таблица 4

Содержание ТМ в ДО, мг/л			
ТМ	Водохранилище	Шекснинский плес	Реки Японии
Pb	16±12	24,5	19,13±15,84
Cu	13±9	14,5	27,57±20,00
Zn	136±111	117	79,89±44,50
Ni	15,3±8,1	19,2	18,8±16,8
Cd	1,59±1,04	2,2	0,5±0,4

Содержания ТМ в гидробионтах Рыбинского водохранилища. Для биоиндикации загрязнения водоемов широко используются водные беспозвоночные [12, 16]. Как показали лабораторные эксперименты [17], накопление Cd в мягких тканях определялось размером, возрастом, полом и общим состоянием здоровья моллюсков, в то время как в раковинах оно зависело от внешней концентрации металла и времени экспозиции.

В Рыбинском водохранилище содержания Pb и Zn в раковинах моллюсков *Dreissena pol.*, *Viviparus V.*, *Anodonta sp.* и *Unio sp.*, отобранных в сублиторали [14], больше, чем в раковинах моллюсков из рек Усмани и Ивница, расположенных на территории Воронежского заповедника [12]. Для оценки той или иной местности В. В. Ковальский [9] предложил сравнивать ее геохимический микроэлементный фон с таким же фоном в зонах с черноземной, наиболее плодородной почвой (Воронежская и Курская области), которые можно рассматривать как эталоны провинций, оптимальных в геохимическом отношении, где не встречаются эндемические заболевания. В Рыбинском водохранилище содержания в раковинах моллюсков таких жизненно важных элементов, как Cu и Co, меньше эталонных.

Содержания Pb и Zn в олигохетах Рыбинского водохранилища больше, чем в олигохетах эталонной провинции.

Повышенные содержания Pb и Zn в бентосе Рыбинского водохранилища хорошо согласуются с данными, полученными при анализе воды и донных отложений этого водоема.

Таблица 5

Индексы степени загрязнения металлами Шекснинского плеса

Станция	Вода	Грунт	Моллюски
1	0	0	0
2	1,39	0,91	Отсутствовали
3	1,58	0,11	
4	0,11	0,19	5,6
5	0,10	0,07	4,9
6	0,10	0,14	4,1
7	2,33	0,31	Отсутствовали
8	0,10	0,07	4,5
9	0,11	0,26	4,4
10	0,11	0,14	2,1
13	0	0,23	3,9
16	0	0,08	3,6

Поскольку техногенные аномалии чаще всего имеют полиэлементный состав, то для 12 станций в Шекснинском плесе водохранилища рассчитаны индексы степени загрязнения — ИСЗ



(табл. 5), представляющие собой средние геометрические факторы загрязнения (ФЗ) по каждому элементу:

$$\Phi Z = C_i / C_{\Phi}, \quad \text{ИСЗ} = \Phi Z_1 \cdot \Phi Z_2 \cdot \dots \cdot \Phi Z_n,$$

где  $C_i$  — содержание металла на  $i$ -й станции;  $C_{\Phi}$  — содержание металла на фоновой станции, расположенной выше г. Череповца,  $n$  — число металлов.

Станции, которые характеризуются высокими значениями ИСЗ, являются токсическими зонами для моллюсков.

Связь между содержанием металлов в воде и исчезновением рыбы впервые наблюдал Карпентер в 1927 г. [14]. С тех пор многочисленными исследованиями показана линейная зависимость содержания металлов в рыбах от их содержания в окружающей среде, причем для многих гидробионтов характерна депонирующая роль твердых покровных и скелетных структур [11].

На основании существования локальных стад леща в Рыбинском водохранилище, выявленных А. Г. Поддубным [13], отобрана чешуя леща из трех группировок: Волжской, Моложской и Шекснинской, по 30 особей в каждой. Максимальные содержания Zn в чешуе лещей, как и в воде, наблюдались в Шекснинском плесе, а Cu — в Волжском. Достоверность различий средних содержаний ТМ в чешуе оценивали с помощью  $t$ -критерия и более строгого  $U$ -критерия. Волжская и Шекснинская группировки лещей достоверно различаются по средним содержаниям Cu, Zn, Cd и Mn, Моложская и Шекснинская группировки не различаются ни по средним значениям, ни по характеру распределения (табл. 6 и 7) [4].

Таблица 6

Среднее содержание металлов в чешуе леща, мг/л

Плес	Cr	Mn	Co	Ni
Моложский	2,6±0,1	52,4±2,7	3,9±0,1	3,5±0,1
Волжский	3,0±0,1	46,6±2,6	4,2±0,1	4,8±0,1
Шекснинский	3,5±0,2	36,3±2,0	4,3±0,1	4,8±0,2

Плес	Cu	Zn	Cd	Pb
Моложский	1,6±0,1	38,0±0,8	1,2±0,1	17,2±0,6
Волжский	2,2±0,1	45,1±1,6	0,8±0,0	14,8±0,3
Шекснинский	2,0±0,1	47,5±1,2	1,2±0,6	15,6±0,7

Лещ в Рыбинском водохранилище является одним из основных видов промысловых рыб. Пищей старших возрастных групп леща на биоте серого ила служат личинки хирономид, олигохеты и моллюски. Наряду с ними в кишечнике лещей содержится и серый ил. Статистические связи между содержанием Cu и Zn в

чешуе лещей и в воде, олигохетах и донных отложениях описываются регрессивными уравнениями:

$$\begin{aligned} y &= 1,4 + 0,17x_1, & y &= 37,6 + 0,54x_1, \\ y &= 1,1 + 0,05x_2, & y &= 22,1 + 0,07x_2, \\ y &= 1,2 + 0,05x_3, & y &= 33,2 + 0,06x_3, \end{aligned}$$

где  $y$  — содержание металла в чешуе леща,  $x_1$  —  $x_3$  — содержание того же металла в воде, в олигохетах и в ДО соответственно.

Уравнения рассчитаны по средним содержаниям Cu и Zn в

Таблица 7

Сравнение по  $t$ - и  $U$ -критериям парных независимых выборок содержаний металлов в чешуе леща

Плес	Cu	Cr	Fe	Zn	Co	Cd	Ni	Pb	Mn
Волжский—Шекснинский	+	—*	—	+	—	+	—	—	+
Моложский—Шекснинский	+	+	+	+	—	—	+	—	+
Волжский—Моложский	+	+	+	+	—	+	+	+	—

Примечание. „+“ — различия достоверны, „—“ — различия недостоверны, „\*“ — различия по  $F$ -критерию.

воде и ДО Моложского, Волжского и Шекснинского плесов Рыбинского водохранилища за 1978, 1983, 1985 гг. и по средним содержаниям Cu и Zn в олигохетах и рыбах в каждом указанном плесе в 1985 г. [5].

В мышцах лещей концентрации ТМ определяли в 1987 г., когда в Шекснинский плес попала кислота, и в последующие 1988 и 1989 гг. В 1987 г. (табл. 8) содержания Pb, Cd, Ni и Cr превышали ПДК для пищевых продуктов [1], в последующие годы содержания этих металлов в мышцах лещей снизились.

Таблица 8

Средние содержания ТМ в мышцах лещей, мкг/г сырой массы

Год	Ni	Pb	Cd	Zn	Cr	Cu	As
1987	0,67	1,33	0,13	—	0,47	0,28	—
1988	—	0,46	0,07	9,1	0,17	0,25	0,02
1989	0,22	0,54	0,10	6,0	—	0,37	—
ПДК	0,50	1,00	0,10	40,0	0,30	10,0	1,0



Биогеохимическое распределение Hg в Рыбинском водохранилище. Исследование содержания Hg в экосистеме Рыбинского водохранилища впервые начато в 1989 г. в ИБВВ РАН. В природных водах Hg интенсивно связывается с твердыми взвешенными частицами. Фактор концентрирования ртути между взвесью и раствором составляет  $(1,34-1,88) \cdot 10^5$  [11]. Летом 1989 г. взвешенное вещество состояло на 90—98 % из органических частиц. Средняя концентрация взвешенных форм ртути составляла 0,0058—0,0092 мкг/л, пределы колебаний концентрации — 0,0010—0,0789 мкл/л. Содержание взвешенной формы ртути было максимальным в районе грузового порта г. Череповца.

Содержание ртути в ДО Шекснинского плеса водохранилища весной 1989 г. было намного больше, чем летом [2]:

Станция	Против д. Кабачино	Против р. Ягорбы	Ниже моста	Против р. Кошты
Концентрация Hg мг/кг	$\frac{12,5}{0,19}$	$\frac{32,5}{0,16}$	$\frac{10,0}{0,40}$	$\frac{30,0}{3,35}$
Станция	Против д. Торопо	Северная часть о. Ваганиха	Южная часть о. Ваганиха	
Концентрация Hg мг/кг	$\frac{5,0}{0,16}$	$\frac{18,8}{—}$	$\frac{43,3}{0,36}$	

Биоиндикацию Hg в водохранилище осуществляли с помощью зообентоса. Минимальное содержание Hg в олигохетах центральной части Главного плеса водохранилища, максимальное — в олигохетах Волжского плеса. Содержание ртути в мягких тканях моллюсков больше, чем в раковинах, что естественно, так как в живых организмах Hg связана в основном с белками. Пределы изменения содержания Hg в олигохетах и моллюсках водохранилища такие же, как в указанных организмах из относительно незагрязненных и слабозагрязненных водных экосистем Европейской части СНГ [2] (табл. 9).

Таблица 9

Концентрация Hg в живых организмах, мкг/кг сухого вещества

Объект	Олигохеты	Моллюски	
		мягкая ткань	раковина
Рыбинское водохранилище	0,05—0,94	0,17—0,35	0,03—0,10
Слабозагрязненная экосистема	0,15—1,50	0,08—0,60	—

Содержание Hg в рыбах не превышает ПДК для пищевых продуктов [1], в мышцах судаков оно было 0,02—0,10 мг/кг

сырой массы. Малое содержание Hg в гидробионтах указывает, что Hg присутствует в водохранилище в биологически малоактивной форме, однако нужны дальнейшие исследования по выяснению путей миграции металла в Рыбинском водохранилище.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Беспмятнова Г. П., Кротов Ю. С. Предельно допустимые концентрации химических веществ в окружающей среде. Л., 1985.
2. Бисеров В. И., Гапеева М. В., Цельмович О. Л., Широкова М. А. Ртуть в донных отложениях и макрозообентоса Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990.
3. Гапеева М. В., Ривьер И. К., Ершов Ю. В. и др. Оценка загрязнения Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища по гидрохимическим и гидробиологическим показателям // Гидрохим. матер. 1990. Т. 19.
4. Гапеева М. В., Цельмович О. Л. Использование чешуи леща для исследования распределения меди и цинка в Рыбинском водохранилище // 5-я Всесоюз. конф. по водной токсикологии: Тез. докл. Одесса, 1988.
5. Гапеева М. В., Цельмович О. Л. Статистические связи между содержанием меди и цинка в воде, донных отложениях, олигохетах и лещах Рыбинского водохранилища // 1-я Всесоюз. конф. по рыбохозяйственной токсикологии: Тез. докл. Рига, 1988.
6. Гапеева М. В., Цельмович О. Л. О распределении тяжелых металлов в донных отложениях Куйбышевского и Рыбинского водохранилищ // Водные ресурсы. 1989. Т. 1.
7. Гапеева М. В., Цельмович О. Л. Перераспределение некоторых тяжелых металлов в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища в связи с авариями в г. Череповце // Гидрохимические материалы. 1990. Т. 108.
8. Гапеева М. В., Цельмович О. Л., Широкова М. А. Ртуть в водохранилищах Волжского каскада // Ртуть в реках и водоемах: Тез. докл. Всесоюз. симпоз. Новосибирск, 1990.
9. Ковальский В. В. Геохимическая экология. М., 1974.
10. Кольцов Г. В. Распределение редких и рассеянных элементов в воде Рыбинского водохранилища осенью 1961 года // Динамика водных масс водохранилищ (в связи с распределением организмов). М., Л., 1965.
11. Мур Дж. В., Раммамурти С. Тяжелые металлы в природных водах. М., 1987.
12. Никаноров А. Т., Жулидов А. В., Покаржевский А. Д. Биомониторинг тяжелых металлов в пресноводных экосистемах. Л., 1985.
13. Рыбинское водохранилище. Л., 1972.
14. Цельмович О. Л., Гапеева М. В. Распределение некоторых микроэлементов, железа и марганца в моллюсках сублиторали Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1989, № 84.
15. Carpenter K. E. The lethal action of soluble metallic salts on fishes // Brit. J. Exp. Biol. 1927. Vol. 4.
16. Imlay M. J. Use of shells of fresh-water mussels in monitoring heavy metals and environmental stress: a review // Malacological Review. 1982. Vol. 15.
17. Marigomez J. A., Ireland M. P. A laboratory study of cadmium exposure in *Littorina littorea* in relation to environmental cadmium and exposure time // Sci. Total Environ. 1990. Vol. 90.
18. Nishida H., Suzuki S. A statistical view of heavy metal pollution index of river sediment // Bull. Environ. Contam. and Toxicol. 1984. Vol. 32, № 5.



Л. Г. Корнева

# ФИТОПЛАНКТОН РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА: СОСТАВ, ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ, ПОСЛЕДСТВИЯ ЭВТРОФИРОВАНИЯ

Проведен анализ современного состояния фитопланктона Рыбинского водохранилища. Представлен список водорослей. Выявлено упрощение ранговой структуры альгофлоры за счет сокращения числа внутривидовых таксонов. Дана оценка пространственной неоднородности фитопланктона и качества воды в водоеме. Обсуждаются причины запаздывания отклика биомассы водорослей на усиление антропогенной нагрузки.

Более тридцати лет, начиная с 50-х годов проводятся альгологические исследования планктона Рыбинского водохранилища. Данные получены главным образом на шести стандартных станциях, расположенных в русловой части Волжского и центральной части Главного плесов. В начале 60-х [55], в конце 60-х — начале 70-х [5, 27], а также в начале 80-х годов [43] в среднем с интервалом в 10 лет проводились периодические наблюдения в водах Шекснинского и Моложского плесов. Фитопланктон прибрежных мелководий изучался в 50-х [77], а также в начале 70-х [8, 41] и в конце 70-х — начале 80-х годов [21, 22]. Основные результаты, полученные в ходе исследования структурных характеристик планктонных альгоценозов, можно представить следующим образом: проведен флористический анализ фитопланктона, выявлена его сезонная периодичность и многолетняя динамика, обнаружены особенности состава и уровня развития фитопланктона отдельных плесов и специфика альгоценозов прибрежной зоны в зависимости от типа мелководий, оценена сапробность вод по индикаторным видам водорослей. Однако до сих пор не изучены закономерности формирования горизонтальной и вертикальной структур фитопланктона водохранилища. Кроме того, сведения об альгофлоре планктона относятся к периоду двадцатилетней давности. Поэтому назрела необходимость проследить изменения ее состава, которые могли произойти на современном этапе в ходе усиливающейся антропогенной нагрузки. Накопленные многолетние данные по средневегетационной биомассе фитопланктона (с 1954 г.) и содержании хлорофилла „а” в воде (с 1969 г.), косвенного количественного показателя биомассы водорослей, очень противоречивы. Последние свидетельствуют о переходе водоема в эвтрофную стадию

сукцессии [80]. Биомасса практически не меняется [43], что говорит о стабильности уровня трофности водохранилища. Выяснить причины этих несоответствий — также одна из актуальных задач.

Для анализа пространственного распределения фитопланктона в настоящем сообщении использованы материалы, собранные в период свободной поверхности на шести стандартных станциях в 1978 и 1979 гг. и на 12 станциях в 1981 г. (в том числе стандартных), расположенных во всех плесах водоема, с интервалом в 2 недели; на 28 станциях, расположенных на трех разрезах летом 1986 г.; и летом 1989 г. на 76 станциях, расположенных в глубоководной зоне и зоне прибрежного мелководья. Сезонная периодичность вертикального распределения фитопланктона прослежена с ноября 1978 г. по октябрь 1979 г. на глубоководной станции (глубиной до 18 м), расположенной у западного побережья Главного плеса на русле р. Мологи напротив д. Бор-Дорки. Для анализа альгофлоры водохранилища использованы материалы всех предыдущих лет наблюдений (1974, 1975, 1978—1981, 1986, 1989 гг.), собранные в разнообразных биотопах — в прибрежье, в глубоководной зоне и в разных плесах водохранилища.

Пробы отбирали метровым 4-литровым батометром системы Элморка. Количественный учет фитопланктона осуществляли в 5-миллилитровых концентратах, полученных методом прямой фильтрации воды под давлением не более 2,03—3,04 кПа последовательно через мембранные фильтры № 6 (диаметр пор 3—5 мкм) и № 5 (диаметр пор 1,2 мкм). Зимний фитопланктон для удобства дополнительно сгущали до объема 1—2 мл, а летний в период „цветения” воды синезелеными наоборот разбавляли до приемлемой концентрации. Пробы консервировали фиксатором, разработанным в ИБВВ РАН [52], составной частью которого является раствор Люголя. Клетки учитывали в счетной камере типа „Учинская” [18], объемом 0,01 мл под микроскопом МББ-1А при 500—700-кратном увеличении. Диатомовые водоросли определяли в постоянных препаратах с использованием масляной иммерсии. Ряд таксонов идентифицировали под сканирующим микроскопом. Подготовку пробы к подсчету и определение числа организмов в единице объема воды, исходя из их числа в камере, проводили по общепринятой методике [58, 63, 91].

Основная методическая трудность количественного учета фитопланктона камеральным способом заключалась в необходимости определения минимального объема выборки подсчитываемых организмов для репрезентативной оценки их генеральной совокупности, свойственной водоему. Одной из задач, которая предлежит при этом, является определение представительности выборки организмов в счетной камере по отношению к пробе. Следует различать размер выборки для оценки флористического богатства фитопланктона и для определения его численности [38]. Вопрос о представительности



выборки при оценке численности разработан в литературе лучше [35, 37, 38, 111, 115, 117]. Большинство авторов считают, что для достижения погрешности 10 % достаточно ограничиться подсчетом 400—600 особей из пробы, а для погрешности 20 % — 100 особей независимо от плотности популяций. Однако формула расчета погрешности и соответственно определение объема выборки, всегда связанной с предельно допустимой погрешностью среднего значения варьирующей величины, зависит от характера статистического распределения организмов [101]. Часто распределение планктонных гидробионтов рассматривается как пример биномиального, аппроксимируемого законом Пуассона на 5 %-м уровне значимости. Поэтому задаваемая точность подсчета ( $\Delta$ ) зависит от объема выборки ( $n$ ):

$$\Delta = 2\sqrt{\bar{x}/n},$$

где  $\bar{x}$  — среднее значение величины в выборке, значение  $t$ -критерия при 95 %-й доверительной вероятности.<sup>1</sup>

Если принять, что для регистрации одной клетки необходимо одно наблюдение и  $\bar{x} = 1$ , то формула упрощается:

$$\Delta = 2 \cdot 100/\sqrt{n},$$

где  $\Delta$  — в процентах.

Это равенство взято на вооружение рядом исследователей [11, 35, 111] и рекомендовано к работе с фитопланктоном. Пуассоновское распределение считается хорошей теоретической моделью для подсчета микроорганизмов и принимается непритесненно для учета фитопланктона на основе методической аналогии. Холмс и Видриг [108] считали, что в природе различные виды фитопланктона имеют скорее контагиозное распределение, чем случайное или равномерное. Авторы предложили графики, по которым можно получить оценку точности при известной степени агрегированности. Назев и другие [117] показали, что характер рассеивания организмов зависит еще и от их численности. Опытные данные продемонстрировали, что для учета численности фитопланктона более пригодно логарифмически нормальное распределение, а случайное и отрицательное биномиальное применимы только в исключительных случаях. Оценка характера распределения планктонных водорослей в камере проведены Т. И. Кольцовой и Е. Т. Угер [39]. Нельзя не согласиться с авторами, что рассеивание клеток на дне камеры зависит от степени перемешивания пробы, которое предшествует наполнению камеры. Хотелось бы добавить, что не менее важно и то, как происходит изъятие подпробы и наполнение камеры. С увеличением

опыта работы исследователя этот момент стандартизируется, что уменьшает общую методическую погрешность.

Чтобы получить достоверные результаты с 20 %-й погрешностью в случае монодоминантного сообщества, просчитано не менее 100 особей доминирующего вида в предположении, что их распределение случайное. Когда в пробе преобладали несколько видов, каждый из них учитывали также до 100 счетных единиц. Попутно регистрировали клетки всех остальных таксонов. В период весеннего и летнего „цветения” воды фитопланктоном для учета массовых видов просматривали две-три выборочные полосы камеры, принимая распределение водорослей равномерным. Все остальные таксоны просчитывали в объеме, в сумме составлявшем не менее 400 счетных единиц. Крупные одиночные клетки диатомовых, ценобии и колонии хлорококковых и синезеленых водорослей учитывали в объеме одной или нескольких камер. Бедные по составу и количеству водорослей зимние пробы просматривали тотально не менее чем в 10 наполнениях камеры.

Биомассу фитопланктона определяли обычным объемно-весовым методом, исходя из оценки численности каждого таксона, объема клеток его особей и приравнивая удельную массу водорослей к 1. Объемы клеток, соответствующие геометрическим фигурам — шару, цилиндру и двум сопряженным конусам, вычисляли с помощью таблиц для перевода линейных размеров в объемные [54]. Объемы клеток, имеющие более сложную пространственную конфигурацию (например роды *Pediastrum*, *Ceratium*, *Treubaria* и др.), рассчитывали отдельно. Линейные размеры получали путем измерения клеток каждого встреченного организма, т. е. при вычислении биомассы не использовали средние объемы клеток, как принято рядом исследователей [31, 33, 59, 89, 91, 116, 129 и др.]. При этом руководствовались тем, что размеры клеток тесно связаны с эколого-физиологическими показателями — скоростью роста и оседания, плавучестью, фотосинтетической активностью [19, 98, 123], а также с условиями обитания в различных биотопах [84, 116]. Кроме того, размеры могут сильно варьировать в процессе индивидуального жизненного цикла [36, 57, 70, 97, 98, 121]. В частности, в наших материалах по Рыбинскому водохранилищу обнаружены достоверные различия на 5 %-м уровне значимости у длины клеток *Aulacosira islandica*<sup>1</sup>, измеренной в весенний ( $27,8 \pm 1,5$ ), летний ( $20,9 \pm 0,9$ ) и осенний периоды ( $23,9 \pm 1,0$ ). Поэтому использование средних объемов клеток при расчете биомассы водорослей даже для одного водоема может привести к значительным погрешностям. Однако при проведении мониторинга наличие в базе данных характеристик индивидуальных размеров каждой особи позволяет судить о характере изменения этих размеров не только для сообщества в целом, но и для отдельных популяций. Спектр размеров фитопланктона в свою

<sup>1</sup> При 95 %-й доверительной вероятности  $t = 1,96$

<sup>1</sup> Фамилии авторов латинских названий приведены в табл. 1.



Таблица 1

Таксономический состав и эколого-географическая характеристика  
фитопланктона Рыбинского водохранилища (1974—1989 гг.)

Таксон	Место- обита- ние	Распро- стране- ние	Галоб- ность	Отно- шение к рН	Сапроб- ность
<b>Цуанопхита</b>					
<b>Chroococcales</b>					
<i>Aphanothece clathrata</i> W. et G. S. West f. <i>clathrata</i>	П	к	И	—	β
<i>A. clathrata</i> f. <i>brevis</i> (Bachm.) Elenk.	П	б	И	—	—
<i>A. stagnina</i> (Spleng.) B.-Peters. et Geitl.	П	к	И	И <sub>н</sub>	О—β
<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i> Nag.	П	к	И	И <sub>н</sub>	О—β
<i>C. pusillum</i> van Goor	П	к	И	—	—
<i>Eucapsis alpina</i> Clem. at Shantz	П	а	И	И <sub>н</sub>	—
<i>E. minor</i> (Skuja) Hollerb.	П	б	И	—	—
<i>Gloeocapsa cohaerens</i> (Breb.) Hollerb.	О	к	Ог	И <sub>н</sub>	—
<i>G. limnetica</i> (Lemm.) Hollerb.	П	к	И	—	—
<i>G. punctata</i> Näg. ampl. Hollerb.	О	к	Гл	—	—
<i>G. turgida</i> f. <i>quaternaria</i> (Zalessky) Hollerb.	Л	—	—	—	—
<i>G. turgida</i> f. <i>subnuda</i> (Hansg.) Hollerb.	Л	к	Гб	И <sub>н</sub>	—
<i>Gomphosphaeria lacustris</i> Chod. f. <i>lacustris</i>	П	к	И	И <sub>н</sub>	О—β
<i>G. lacustris</i> f. <i>compacta</i> (Lemm.) Elenk.	П	с—а	И	—	β
<i>G. nägeliana</i> (Ung.) Lemm.	П	б	И	Ал	β
<i>G. rosea</i> (Snow) Lemm.	П	б	И	—	О—β
<i>Merismopedia elegans</i> A. Br.	П	к	И	И <sub>н</sub>	О—β
<i>M. glauca</i> (Ehr.) Näg.	Л	к	И	Ал	—
<i>M. marssonii</i> Lemm.	П	к	И	—	—
<i>M. minima</i> G. Beck	О—П	к	Ог	Ал	—
<i>M. punctata</i> Meyen	П	к	И	И <sub>н</sub>	β
<i>M. tenuissima</i> Lemm.	П	к	Ог	И <sub>н</sub>	β—α
<i>Microcystis aeruginosa</i> Kütz. emend. Elenk.	П	к	Ог	Ал	β
<i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk.	Л	к	Ог	Ал	О—β
<i>M. holsatica</i> Lemm.	П	к	Ог	—	—
<i>M. pulvereae</i> (Wood) Forti emend. Elenk.	П	к	И	—	β
<i>M. viridis</i> (A. Br.) Lemm.	П	к	И	Ал	О—β
<i>M. wesenbergii</i> Komarek	П	к	Ог	Ал	β
<i>Pediochloris parallela</i> (Szaf.) Geitl.	О	—	—	—	—
<i>Rhabdoderma lineare</i> f. <i>spirale</i> (Wolosz.) Hollerb.	П	ст	Ог	—	—
<i>Rhabdoderma</i> sp.	П	б	И	Ал	—
<i>Sinechocystis crassa</i> Woronich.	П	б	И	Ал	—

Продолжение табл. 1

Таксон	Место- обита- ние	Распро- стране- ние	Галоб- ность	Отно- шение к рН	Сапроб- ность
<b>Nostocales</b>					
<i>Anabaena contorta</i> Bachm.	П	к	И	—	—
<i>A. hassalii</i> (Kütz.) Wittr.	П	к	И	—	—
<i>A. lemmermannii</i> P. Richt.	П	к	И	—	β
<i>A. scheremetievi</i> Elenk.	П	к	И	Ал	β
<i>A. spiroides</i> Kleb.	П	к	И	Ал	β
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Ralfs	П	к	Ог	—	β
<i>A. issatschenkoi</i> (Ussaczew) Pr.-Lawr.	П	к	Ог	—	О—β
<i>Gloeotrichia echinulata</i> (J. S. Smith) P. Richt.	П	к	И	—	О—β
<b>Oscillatoriales</b>					
<i>Lyngbya limnetica</i> Lemm.	П	к	Ог	И <sub>н</sub>	β—α
<i>Oscillatoria agardhii</i> Gom.	П	к	И	—	—
<i>O. granulata</i> Gardner	П	б	И	—	—
<i>O. lauterbornii</i> Smidle	Л	к	И	—	р
<i>O. limnetica</i> Lemm. f. <i>limnetica</i>	П	к	И	—	О—β
<i>O. limnetica</i> f. <i>acicularis</i> (Nyg.) V. Paljansk.	П	—	И	—	—
<i>O. limnetica</i> f. <i>brevis</i> Nyg.	П	—	И	—	—
<i>O. limosa</i> Ag.	Л	к	Гл	Ал	α
<i>O. redekei</i> van Goor	П	к	И	—	О—β
<i>O. setigera</i> Aptek.	П	—	И	—	—
<i>O. tenuis</i> Ag.	Л	к	Ог	—	α
<i>Oscillatoria</i> sp. sp.	Л	к	—	—	α—р
<i>Pseudanabaena catenata</i> Lauterb.	Л	—	Ог	—	—
<i>P. galeata</i> Böcher	Л	—	Ог	—	—
<i>Phormidium foveolarum</i> (Mont.) Gom.	П	к	Ог	—	α
<i>P. fragile</i> (Menegh.) Gom.	П	к	Ог	—	О
<i>P. frigidum</i> F. E. Fritsch.	П	к	И	—	—
<i>P. molle</i> (Kütz.) Gom.	Л	к	И	—	β
<i>P. mucicola</i> Hub.-Pest. et Naum.	Э	к	И	—	О—β
<i>Romeria chlorina</i> Böcher.	Б	—	И	—	—
<b>Chrysophyta</b>					
<b>Chromulinales</b>					
<i>Chrysococcus biporus</i> Skuja	П	к	И	И <sub>н</sub>	О—β
<i>C. cordiformis</i> Naumann	П	к	И	И <sub>н</sub>	О—β
<i>C. punctiformis</i> Pasch.	П	—	И	И <sub>н</sub>	О—β
<i>C. rufescens</i> Klebs var. <i>rufescens</i>	П	к	И	И <sub>н</sub>	О—β
<i>C. rufescens</i> var. <i>compressa</i> Skuja	П	—	И	—	—
<i>C. rufescens</i> var. <i>tripora</i> Lund	П	—	И	И <sub>н</sub>	О—β
<i>Kephyrion boreale</i> Skuja	П	б	И	—	О
<i>K. inconstans</i> (Schmid) Bourr.	Л	б	И	—	β
<i>K. rubri-claustri</i> Conrad	Л	б	И	—	О
<i>K. schmidii</i> (Schmid) Bourr.	Л	—	И	—	—
<i>Kephyrion</i> sp.	Л	—	И	—	—



Таксон	Место- обита- ние	Распро- стране- ние	Галоб- ность	Отно- шение к рН	Сапроб- ность
<b>Ochromonadales</b>					
<i>Dinobryon bavaricum</i> Jmhof	П	б	И	—	—
<i>D. divergens</i> Jmhof var. <i>divergens</i>	П	к	И	—	$\beta$
<i>D. divergens</i> var. <i>schauinslandii</i> (Lemm.) Brunnth.	П	—	И	И <sub>н</sub>	—
<i>D. sociale</i> Ehr. var. <i>sociale</i>	П	к	И	—	О
<i>D. sociale</i> var. <i>stipitatum</i> (Stein) Lemm.	П	к	И	—	О
<i>Mallomonas acaroides</i> Perty	П	к	И	—	$\beta$
<i>M. caudata</i> Iwanoff em. Krieg.	П	к	И	—	—
<i>M. denticulata</i> Matv.	П	к	И	—	—
<i>M. radiata</i> Conrad	Л	—	О <sub>г</sub>	—	—
<i>M. tonsurata</i> Teil. em Krieg. var. <i>tonsurata</i>	П	к	И	—	$\beta$
<i>M. tonsurata</i> var. <i>alpina</i> (Pasch. et Rutt.) Krieg.	П	б	И	—	—
<i>Mallomonas</i> sp. sp.					
<i>Spiniferomonas</i> sp.					
<i>Synura uvella</i> Ehr. em. Kors.	П	к	И	—	$\beta$
<i>Synura</i> sp. sp.					
<b>Stylococcales</b>					
<i>Bitrichia chodatii</i> (Reverdin) Chodat	П	б	И	—	О
<b>Bacillariophyta</b>					
<b>Thalassiosirales</b>					
<i>Cyclostephanos dubius</i> (Fricke) Round	П	б	И	Ал	$\beta$
<i>Cyclotella comta</i> (Ehr.) Kütz.	П	к	И	Ал	О
<i>C. meneghiniana</i> Kütz.	П	к	Гл	Ал	$\alpha$
<i>C. stelligera</i> Cl. et Grun.	П	к	И	Ал	$\beta$
<i>Skeletonema subsalsum</i> (A. Cl.) Bethge	П	—	Гл	—	—
<i>Stephanodiscus binderanus</i> (Kütz.) Krieg.	П	б	И	—	$\beta$
<i>S. delicatus</i> Genkal	П	к	И	—	—
<i>S. hantzschii</i> Grun.	П	к	И	Ал	$\alpha$
<i>S. incognitus</i> Kuzmin et Genkal	П	к	И	—	—
<i>S. invisitatus</i> Hohn et Hellerman	П	к	И	Ал	—
<i>S. minutulus</i> (Kütz.) Cleve et Möller	П	б	И	Ал	—
<i>S. rotula</i> (Kütz.) Hendey	П	к	И	Ал	О
<i>Thalassiosira bramaputrae</i> (Ehr.) Hak. et Locker	П	к	Гл	—	—
<b>Melosirales</b>					
<i>Aulacosira alpigena</i> (Grun.) Krammer	П	с—а	И	Ал	$\chi$
<i>A. ambigua</i> (Grun.) Sim.	П	к	И	Ал	О
<i>A. distans</i> (Ehr.) Sim.	П	с—а	И	И <sub>н</sub>	$\beta$

Таксон	Место- обита- ние	Распро- стране- ние	Галоб- ность	Отно- шение к рН	Сапроб- ность
<i>A. granulata</i> (Ehr.) Sim.	П	к	И	Ал	$\beta$
<i>A. islandica</i> (O. Mull.) Sim.	П	с—а	И	И <sub>н</sub>	$\beta$
<i>A. italica</i> (Ehr.) Sim.	П	к	И	Ал	$\beta$
<i>A. subarctica</i> (O. Mull.) Haworth	П	с—а	И	Ал	—
<i>Melosira varians</i> Ag.	П	к	Гл	Ал	$\beta$
<b>Biddulphiales</b>					
<i>Acanthoceros zachariasii</i> (Brun) Sim.	П	к	И	—	О— $\beta$
<b>Araphales</b>					
<i>Asterionella formosa</i> Hass.	П	к	И	Ал	О— $\beta$
<i>A. gracillima</i> (Hantzsch.) Heib.	П	б	И	—	О
<i>Ceratoneis arcus</i> var. <i>linearis</i> f. <i>recta</i> (Skv. et Meyer) Pr.-Lavr.	О	с—а	Гб	—	—
<i>Diatoma hiemale</i> (Lyngb.) Heib.	О	с—а	И	—	$\chi$
<i>D. tenuis</i> Agardh.	П	б	Гл	И <sub>н</sub>	О— $\beta$
<i>D. vulgare</i> Bory var. <i>vulgare</i>	Л	к	И	Ал	$\beta$
<i>D. vulgare</i> var. <i>breve</i> Grun.	О	к	И	—	—
<i>D. vulgare</i> var. <i>ovale</i> (Fricke) Hust.	О	к	И	Ал	—
<i>D. vulgare</i> var. <i>productum</i> Grun.	О	б	И	Ал	$\beta$
<i>Fragilaria bicapitata</i> A. Mayer.	Л	к	Гб	—	О
<i>F. capucina</i> Desm. var. <i>capucina</i>	П	к	И	Ал	$\beta$
<i>F. capucina</i> var. <i>mesolepta</i> Rabenh.	П	к	И	Ал	—
<i>F. construens</i> (Ehr.) Grun var. <i>construens</i>	Л	к	И	Ал	О— $\beta$
<i>F. construens</i> var. <i>binodis</i> (Ehr.) Grun.	О	к	И	Ал	—
<i>F. construens</i> var. <i>subsalsina</i> Hust.	О	б	Гл	—	—
<i>F. construens</i> var. <i>triundulata</i> Reich.	Л	к	И	—	—
<i>F. construens</i> var. <i>venter</i> (Ehr.) Grun.	О	к	И	Ал	—
<i>F. crotonensis</i> Kitt.	П	к	Гл	Ал	О— $\beta$
<i>F. leptostauron</i> (Ehr.) Hust.	Л	б	Гб	Ал	—
<i>F. pinnata</i> Ehr. var. <i>pinnata</i>	Л	к	Гл	Ал	О
<i>F. pinnata</i> var. <i>lancettula</i> (Schum.) Hust.	Л	б	И	Ал	—
<i>Meridion circulare</i> Ag.	Л	к	Гб	Ал	$\chi$
<i>Opephora martyi</i> Herib.	О	б	И	Ал	—
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz.	П	к	И	Ал	О— $\beta$
<i>T. flocculosa</i> (Roth) Kütz.	П	с—а	И	Ал	$\chi$ —О
<i>Tetracyclus rupestris</i> (A. Br.) Grun.	О	б	И	—	$\chi$
<i>Synedra acus</i> Kütz. var. <i>acus</i>	П	к	И	Ал	О— $\beta$
<i>S. acus</i> var. <i>angustissima</i> Grun.	П	к	И	И <sub>н</sub>	О— $\beta$
<i>S. acus</i> var. <i>radians</i> Kütz.	П	к	И	—	—
<i>S. berolinensis</i> Lemm.	П	к	И	—	$\beta$
<i>S. pulchella</i> (Ralfs) Kütz.	О	к	Мг	—	$\beta$ — $\alpha$
<i>S. rumpens</i> Kütz.	О	к	И	И <sub>н</sub>	О— $\beta$
<i>S. ulna</i> (Nitzsch.) Ehr. var. <i>ulna</i>	Л	к	И	И <sub>н</sub>	$\beta$
<i>S. ulna</i> var. <i>amphirhynchus</i> (Ehr.) Grun.	Л	к	И	—	—



Таксон	Место- обита- ние	Распро- стране- ние	Галоб- ность	Отно- шение к рН	Сапроб- ность
<i>S. ulna</i> var. <i>danica</i> Kütz.	Л	к	И	Ал	$\beta$
<i>S. vaucheriae</i> Kütz.	Л	б	Гб	Ац	$\beta-\alpha$
Raphales					
<i>Achnanthes dispar</i> Cl.	О	б	Гл	Ал	—
<i>Achnanthes lanceolata</i> (Breb.) Grun.	О	к	И	Ал	$\chi$
<i>f. lanceolata</i>	О	с—а	И	Ал	—
<i>A. lanceolata f. capitata</i> O. Müll.	О	с—а	И	Ал	—
<i>A. lanceolata</i> var. <i>elliptica</i> Cl.	О	с—а	И	Ал	—
<i>A. lanceolata</i> var. <i>minuta</i> (Skv.) Sheshuk.	О	—	И	—	—
<i>A. lanceolata</i> var. <i>rostrata</i> (Ostr.) Hust.	О	к	И	Ал	—
<i>A. lanceolata f. ventricosa</i> Hust.	О	к	И	—	—
<i>A. linearis</i> (W. Sm.) Grun.	О	б	И	Ин	$\chi-O$
<i>A. minutissima</i> Kütz.	О	к	И	Ин	$O-\beta$
<i>A. pergalloii</i> Brun et Herib.	О	б	И	—	—
<i>Amphora libyca</i> Ehr.	Б	к	И	Ал	—
<i>A. pediculus</i> (Kütz.) Grun.	Б	к	И	Ал	$\beta$
<i>Caloneis bacillum</i> (Grun.) Cl.	Б	б	И	Ал	$\chi$
<i>Cocconeis disculus</i> var. <i>diminuta</i> (Pank.) Sheshuk.	О	б	И	Ал	$\chi$
<i>C. disculus</i> var. <i>minor</i> Fontell	О	б	—	—	—
<i>C. placentula</i> Ehr. var. <i>placentula</i>	О	б	И	Ал	О
<i>C. placentula</i> var. <i>euglypta</i> (Ehr.) Cl.	О	б	И	Ал	—
<i>C. placentula</i> var. <i>intermedia</i> (Herib. et Perag.) Cl.	О	к	И	—	—
<i>Cymatopleura solea</i> (Breb.) W. Sm.	Л	к	И	Ал	$\beta$
<i>var. solea</i>	Л	к	И	Ал	$\beta$
<i>C. solea</i> var. <i>apiculata</i> (W. Sm.) Ralfs	Л	к	И	Ал	$\beta-\alpha$
<i>C. solea</i> var. <i>regula</i> (Ehr.) Grun.	Л	к	И	—	—
<i>Cymbella aequalis</i> W. Sm.	О	б	И	—	—
<i>C. cistula</i> (Ehr.) Kirch.	О	б	И	Ал	$\beta$
<i>C. elginensis</i> Krammer	О	к	И	Ал	—
<i>C. hebridica</i> (Grun.) Cl.	О	с—а	И	Ац	—
<i>Cymbella hybrida</i> Grun.	О	с—а	И	Ал	—
<i>C. minuta</i> Hilse	О	к	И	Ин	О
<i>C. naviculiformis</i> Auersw.	О	б	И	Ин	$\beta$
<i>C. prostrata</i> (Berk.) Cl.	О	к	И	Ал	$\beta$
<i>C. silesiaca</i> Bleisch.	О	к	И	Ин	$O-m$
<i>Diploneis alliptica</i> (Kütz.) Cl.	Б	к	И	Ал	—
<i>D. marginistriata</i> Hust.	Б	б	И	Ин	—
<i>D. oculata</i> (Breb.) Cl.	Б	б	И	Ин	$\beta$
<i>Entomoneis ornata</i> (Bailey) Reimer	П	к	И	Ал	$\beta$
<i>Epithemia adnata</i> (Kütz.) Breb.	О	к	И	Ал	—
<i>Eunotia faba</i> (Ehr.) Grun.	О	с—а	Гб	Ац	—
<i>E. lunaris</i> (Ehr.) Grun.	Л	к	И	Ин	$\chi$

Таксон	Место- обита- ние	Распро- стране- ние	Галоб- ность	Отно- шение к рН	Сапроб- ность
<i>E. pectinalis</i> (Dillw.? Kütz.) Rabenh.	Л	к	И	Ац	$\chi$
<i>E. tenella</i> (Grun.) Hust.	Л	с—а	Гб	—	—
<i>Comphonema angustatum</i> (Kütz.) Rabenh.	О	б	И	Ал	$O-\beta$
<i>G. angustum</i> Ag.	О	б	И	Ал	О
<i>G. parvulum</i> (Kütz.) Grun.	О	к	Гл	—	—
<i>G. truncatum</i> Ehr.	О	б	И	Ин	$\beta$
<i>G. ventricosum</i> Greg.	О	с—а	И	—	$\chi$
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kütz.) Rabenh.	О	б	И	Ал	$\beta$
<i>G. attenuatum</i> (Kütz.) Rabenh.	Б	б	И	Ал	$\beta$
<i>G. nodiferum</i> (Grun.) Reimer	О	б	И	Ал	$\beta$
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun.	Б	к	И	Ин	$\alpha$
<i>Navicula bacillum</i> Ehr.	Б	к	И	Ин	$\beta$
<i>N. capitata</i> Ehr. var. <i>capitata</i>	Л	к	И	Ал	$\beta$
<i>N. capitata</i> var. <i>hungarica</i> (Grun.) Ross	Л	к	Гл	Ал	—
<i>N. capitata</i> var. <i>lueneburgensis</i> (Grun.) Patrick	Л	б	Гл	—	—
<i>N. capitatoradiata</i> Germain	Л	к	И	Ал	$\beta$
<i>N. carl</i> Ehr.	О	к	Гл	Ал	—
<i>N. cincta</i> (Ehr.) Ralfs	Б	к	Гл	—	—
<i>N. cryptocephala</i> Kütz.	Л	к	И	Ал	$\alpha$
<i>N. costulata</i> Grun.	Б	к	Гл	Ал	—
<i>N. elginensis</i> (Greg.) Ralfs.	Б	б	И	Ин	$\beta$
<i>N. exigua</i> (Greg.) Grun.	Б	к	И	—	—
<i>N. gastrum</i> (Ehr.) Kütz.	Б	к	И	Ин	$\beta$
<i>N. göppertiana</i> (Bleisch) H. L. Smith	О	б	И	Ал	—
<i>N. ignota</i> var. <i>palustris</i> (Hust.) Lund	Б	с—а	Гб	—	—
<i>N. lacustris</i> Greg.	Б	б	И	Ин	—
<i>N. lanceolata</i> (Ag.) Ehr.	Б	к	И	Ал	—
<i>N. minuscula</i> var. <i>muralis</i> (Grun.) Lange-Bertalot	Б	к	Ог	—	—
<i>N. meniscus</i> Schum. var. <i>meniscus</i>	Б	б	Гл	Ал	$\alpha$
<i>N. meniscus</i> var. <i>upsaliensis</i> Grun.	Б	б	—	—	—
<i>N. mutica</i> Kütz.	Б	к	И	—	—
<i>N. pelliculosa</i> (Breb.) Hilse	Б	к	И	—	—
<i>N. peregrina</i> (Ehr.) Kütz.	Б	к	Мг	—	—
<i>N. peregrina</i> var. <i>lanceolata</i> Skv.	Б	б	И	—	—
<i>N. peregrina</i> var. <i>minuta</i> Skv.	Б	б	И	—	—
<i>N. placentula</i> (Ehr.) Kütz.	Б	к	И	Ал	О
<i>N. pseudanglica</i> Lange-Bertalot	Б	к	И	Ал	—
<i>N. pupula</i> Kütz. var. <i>pupula</i>	Б	к	Гл	Ин	$\beta$
<i>N. pupula</i> var. <i>mutata</i> (Krass.) Hust.	Б	к	Гл	—	—
<i>N. radiosa</i> Kütz.	Б	б	И	Ин	$\beta$
<i>N. reinhardtii</i> Grun.	Б	к	И	—	—
<i>N. rhynchocephala</i> Kütz.	Л	к	И	Ал	$\alpha$
<i>N. tripunctata</i> (O. F. Müll.) Bory	Б	б	И	Ал	$\beta$
<i>N. tuscula</i> Ehr.	Б	б	И	Ал	—



Таксон	Место- обита- ние	Распро- стране- ние	Галоб- ность	Отно- шение к pH	Сапроб- ность
<i>N. vanheurckii</i> Patr.	Б	б	И	Ац	х
<i>N. veneta</i> Kütz.	Л	к	Гл	Ал	α
<i>N. viridula</i> (Kütz.) Ehr.	Л	к	И	Ал	α
<i>Neidium dubium</i> (Ehr.) Cl. f. <i>dubium</i>	Б	с—а	И	—	—
<i>N. dubium</i> f. <i>constrictum</i> Hust.	Б	—	И	—	—
<i>Nitzschia acicularis</i> (Kütz.) W. Sm.	П	б	И	—	β—α
<i>N. acula</i> Hantz.	О	б	И	—	—
<i>N. capitellata</i> Hust.	Б	б	И	Ин	—
<i>N. fonticola</i> Grun.	Б	б	И	Ал	О
<i>N. heufleriana</i> Grun.	Б	б	И	—	О—β
<i>N. levidensis</i> (W. Sm.) Grun.	Б	б	Гл	—	—
<i>N. linearis</i> W. Sm. var. <i>linearis</i>	Б	б	И	Ал	О
<i>N. linearis</i> var. <i>tenuis</i> (W. Sm.) Grun.	Б	б	И	Ал	—
<i>N. palea</i> (Kütz.) W. Sm. var. <i>palea</i>	Б	б	И	Ин	α
<i>N. paleacea</i> Grun.	П	б	И	—	β
<i>N. pusilla</i> Grun.	П	к	И	—	—
<i>N. recta</i> Hantz.	Б	б	И	Ал	α
<i>N. sigma</i> (Kütz.) W. Sm.	Л	к	Мг	—	—
<i>N. sublinearis</i> Hust.	Б	б	И	—	—
<i>N. vermicularis</i> (Kütz.) Hantz.	Б	б	И	—	β
<i>Pinnularia borealis</i> Ehr.	Б	с—а	И	Ин	х
<i>P. braunii</i> (Grun.) Cl.	Б	с—а	Гб	Ин	—
<i>P. gibba</i> var. <i>linearis</i> Hust.	Б	б	И	Ин	—
<i>P. microstauron</i> (Ehr.) Cl.	Б	к	И	Ин	х
<i>P. pulchra</i> var. <i>angusta</i> (Cl.) Krammer	Б	к	И	—	—
<i>P. viridis</i> (Nitzsch.) Ehr.	Б	б	И	Ин	β
<i>Rhoicosphenia curvata</i> (Kütz.) Grun.	О	г	Гл	Ал	β
<i>Stauroneis anceps</i> Ehr.	Б	б	И	Ин	β
<i>S. pygmaea</i> Krieg.	Б	—	Гб	—	—
<i>Surirella angusta</i> Kütz.	Л	к	И	Ал	β
<i>S. linearis</i> W. Sm.	Л	б	И	Ин	β
<i>S. minuta</i> Breb.	Л	к	И	Ал	β
<i>S. turgida</i> W. Sm.	Л	к	И	—	β
<b>Xanthophyta</b>					
<b>Heterococcales</b>					
<i>Centritractus africanus</i> Fritsch et Rich	Л	к	И	Ац	—
<i>C. belonophorus</i> Lemm.	П	к	Ог	Ин	О—β
<i>Goniochloris fallax</i> Fott	П	к	Гл	Ин	—
<i>G. mutica</i> (A. Br.) Fott	Л	к	Ог	Ин	—
<i>G. pulchra</i> Pasch.	П	к	Ог	Ин	—
<i>G. schmithii</i> (Bourr.) Fott	Л	к	Ог	—	—
<i>G. triradiata</i> Pasch.	Л	к	И	—	—

Таксон	Место- обита- ние	Распро- стране- ние	Галоб- ность	Отно- шение к pH	Сапроб- ность
<b>Tribonematales</b>					
<i>Tribonema affine</i> G. S. West	П	б	Гб	Ин	—
<i>T. ambiguum</i> Skuja	П	б	И	Ал	—
<i>T. angustissimum</i> Pasch.	П	к	И	Ал	О
<i>T. minus</i> Hazen	П	к	И	Ин	х—β
<i>T. monochloron</i>	Л	к	Ог	Ин	—
<i>T. subtilissimum</i>	П	б	И	Ин	—
<i>Tribonema</i> sp. sp.					
<b>Cryptophyta</b>					
<b>Cryptomonadales</b>					
<i>Chroomonas acuta</i> Uterm.	П	к	И	—	β—α
<i>Cryptomonas curvata</i> Ehr.	П	к	Ог	Ин	β
<i>C. erosa</i> Ehr.	Л	к	Гл	Ин	α
<i>C. marssonii</i> Skuja	П	к	И	—	О—β
<i>C. obovata</i> Skuja	П	к	И	Ин	О
<i>Cryptomonas ovata</i> Ehr.	П	к	И	Ин	α
<i>Cryptomonas</i> sp. sp.					
<i>Rhodomonas lens</i> Pasch.	П	а	И	Ин	—
<b>Dinophyta</b>					
<b>Gymnodiniales</b>					
<i>Gymnodinium</i> sp. sp.					
<b>Peridinales</b>					
<i>Ceratium hirundinella</i> тип <i>furcoides</i> (Levander) Schröder	П	к	И	Ин	О
<i>Glenodinium berolinense</i> (Lemm.) Lind.	П	к	Ог	Ин	О—m
<i>G. gymnodinium</i> Penard	Л	к	Ог	Ин	О—β
<i>G. penardiforme</i> (Lind.) Schiller	П	к	И	Ин	—
<i>G. penardii</i> Lemm.	П	к	И	Ин	О—m
<i>G. pulvisculus</i> (Ehr.) Stein	П	к	Ог	Ин	—
<i>G. pygmaeum</i> (Lind.) Schiller	П	к	И	Ин	—
<i>G. quadridens</i> (Stein) Schiller	П	к	Ог	Ин	—
<i>Glenodinium</i> sp. sp.					
<i>Peridinium aciculiferum</i> Lemm.	П	к	Ог	Ин	О—β
<i>P. latum</i> Pauls	П	к	Ог	Ал	—
<i>Peridinium</i> sp.					
<b>Euglenophyta</b>					
<b>Euglenales</b>					
<i>Colacium</i> sp.					
<i>Cryptoglana</i> sp.					
<i>Euglena acus</i> Ehr.	Л	к	И	Ин	β
<i>E. ehrenbergii</i> Klebs	Л	к	И	Ин	О



Таксон	Место- обита- ние	Распро- стране- ние	Галоб- ность	Отно- шение к рН	Сапроб- ность
<i>Lepocinclis ovum</i> (Ehr.) Lemm.	Л	к	И	И <sub>н</sub>	$\alpha$
<i>L. steinii</i> Lemm.	Л	к	И	И <sub>н</sub>	$\beta$
<i>Phacus caudatus</i> Hübner	Л	к	И	И <sub>н</sub>	$\beta$
<i>P. curvicauda</i> Swir.	Л	к	И	И <sub>н</sub>	$\beta$
<i>P. cylindraceus</i> Popova	Л	—	И	—	—
<i>P. longicauda</i> (Ehr.) Duj. var. <i>longicauda</i>	Л	к	И	И <sub>н</sub>	$\beta-\alpha$
<i>P. longicauda</i> var. <i>tortus</i> Lemm.	Л	к	И	И <sub>н</sub>	$\beta-\alpha$
<i>P. monilatus</i> Stokes	Л	к	Гб	И <sub>н</sub>	—
<i>P. parvulus</i> Klebs	Л	к	И	И <sub>н</sub>	$\beta$
<i>P. pomiformis</i> (Conrad) Pochman	Л	—	Ог	—	—
<i>P. pumilus</i> Popova	Л	—	—	—	—
<i>P. pyrum</i> (Ehr.) Stein	П	к	И	И <sub>н</sub>	О— $\beta$
<i>P. skuja</i> Skv.	Л	к	И	И <sub>н</sub>	О— $\beta$
<i>Strombomonas acuminata</i> (Schmarda) Defl.	Л	к	И	И <sub>н</sub>	О— $\beta$
<i>S. eurystoma</i> (Stein) Popova	П	к	Ог	—	—
<i>S. fluviatilis</i> (Lemm.) Defl.	П	к	И	И <sub>н</sub>	О— $\beta$
<i>S. tambowica</i> (Swir.) Defl.	П	к	Ог	И <sub>н</sub>	$\beta$
<i>S. vermontii</i> (Defl.) Defl.	Л	—	Ог	—	—
<i>Trachelomonas abrupta</i> Swir.	П	к	И	И <sub>н</sub>	0
<i>T. acanthostoma</i> var. <i>minor</i> Drez.	П	к	И	И <sub>н</sub>	—
<i>T. ailia</i> Drez.	Л	к	И	И <sub>н</sub>	О— $\beta$
<i>T. armata</i> var. <i>steinii</i> Lemm.	Л	к	И	И <sub>н</sub>	—
<i>T. cylindrica</i> Ehr.	Л	к	И	—	$\beta$
<i>T. dybowski</i> Drez.	Л	к	И	И <sub>н</sub>	—
<i>T. granulata</i> var. <i>poltavica</i> Swir.	Л	—	И	И <sub>н</sub>	—
<i>T. hispida</i> (Perty) Stein emend Defl. var. <i>hispida</i>	П	к	И	И <sub>н</sub>	$\beta$
<i>T. hispida</i> var. <i>crenulato-collis</i> (Maskell) Lemm.	П	к	И	И <sub>н</sub>	—
<i>T. intermedia</i> Dang.	П	к	И	И <sub>н</sub>	0
<i>T. lacustris</i> Drez. var. <i>lacustris</i>	П	к	И	И <sub>н</sub>	О— $\beta$
<i>T. lacustris</i> var. <i>sabulata</i> (Skv.) Popova	П	—	И	И <sub>н</sub>	—
<i>T. oblonga</i> Lemm. var. <i>oblonga</i>	П	к	И	И <sub>н</sub>	$\beta$
<i>T. oblonga</i> var. <i>pulcherrima</i> (Playf.) Popova	П	к	Гб	И <sub>н</sub>	—
<i>T. planctonica</i> Swir. f. <i>planctonica</i>	П	к	И	Ал	О— $\beta$
<i>T. planctonica</i> f. <i>ornata</i> (Skv.) Popova	П	к	И	Ал	—
<i>T. rotunda</i> Swir.	Л	к	И	И <sub>н</sub>	0
<i>T. scabra</i> Playf.	Л	к	И	И <sub>н</sub>	$\beta$
<i>T. stokesii</i> Drez. emend. Defl.	П	—	И	И <sub>н</sub>	$\beta$
<i>T. verrucosa</i> Stokes	Л	к	И	И <sub>н</sub>	$\beta$
<i>T. volvocina</i> Ehr. var. <i>volvocina</i>	П	к	И	И <sub>н</sub>	О— $\beta$
<i>T. volvocina</i> var. <i>subglobosa</i> Lemm.	П	к	И	И <sub>н</sub>	О— $\beta$
<i>T. volvocinopsis</i> Swir.	П	к	И	И <sub>н</sub>	0

Таксон	Место- обита- ние	Распро- стране- ние	Галоб- ность	Отно- шение к рН	Сапроб- ность
<b>Chlorophyta</b>					
<b>Chlamydomonadales</b>					
<i>Carteria globosa</i> Korsch.	П	к	И	—	—
<i>Chlamydomonas dinobryonis</i> G. M. Smith.	П	к	И	—	—
<i>C. globosa</i> Snow	П	к	Ог	И <sub>н</sub>	$\beta$
<i>C. kvildensis</i> Ettl	П	—	Гб	И <sub>н</sub>	—
<i>C. monadina</i> Stein var. <i>monadina</i>	П	к	И	—	$\beta$
<i>C. monadina</i> var. <i>globulifera</i> Korsch.	П	—	Гб	И <sub>н</sub>	—
<i>C. pertusa</i> Chodat	П	к	Ог	Ал	$\beta$
<i>C. reinhardtii</i> Dangeard	П	к	Ог	И <sub>н</sub>	$\alpha$
<i>C. sphagnicola</i> (Fritsch) Fritsch et Takeda	П	к	Гб	И <sub>н</sub>	О— $\beta$
<i>Chlamydomonas</i> sp. sp.	П	к	И	—	—
<i>Chlorogonium acutiforme</i> Bourr.	П	к	И	—	$\alpha-p$
<i>C. euchlorum</i> Ehr.	П	к	И	—	—
<i>Chlorogonium maximum</i> Skuja	П	б	И	—	$\beta$
<i>C. minimum</i> Playf.	П	—	Гб	—	$\beta$
<i>Coccomonas orbicularis</i> Stein	П	к	Ог	Ал	$\beta$
<i>C. platyformis</i> Jane	Л	—	—	—	—
<i>Gloeomonas mucosa</i> (Korsch.) Ettl	П	—	Гб	И <sub>н</sub>	—
<i>G. ovalis</i> Klebs	П	к	Гб	И <sub>н</sub>	$\beta$
<i>Hemitoma meandrocystis</i> Skuja	П	—	И	—	—
<i>Phacotus coccifer</i> Korsch.	П	—	И	И <sub>н</sub>	—
<i>Pteromonas aculeata</i> Lemm.	П	к	И	—	$\beta$
<i>P. angulosa</i> (Car.) Lemm.	П	к	И	—	$\beta$
<i>P. armata</i> Korsch.	Л	—	И	—	—
<i>P. golenkiniana</i> Pasch.	Л	к	И	—	—
<i>P. meyeriana</i> Kabanov	П	—	И	—	—
<i>P. pseudoangulosa</i> Peterfi	Л	—	И	—	—
<i>P. robusta</i> Korsch.	Л	—	—	—	—
<i>P. takedana</i> West.	П	—	Гб	И <sub>н</sub>	—
<i>P. torta</i> Korsch.	П	к	И	—	—
<b>Volvocales</b>					
<i>Gonium pectorale</i> O. F. Müller	П	к	И	—	$\alpha$
<i>Eudorina elegans</i> Ehr.	П	к	И	—	$\beta$
<i>Pandorina charkowiensis</i> Korsch.	П	к	И	—	$\beta$
<i>P. morum</i> (O. F. Müll.) Bory	П	к	И	—	$\beta$
<i>P. smithii</i> Chod.	П	—	И	—	—
<i>Volvox aureus</i> Ehr.	П	к	И	—	О— $\beta$
<i>V. globator</i> Linne	П	к	И	—	О— $\beta$
<b>Tetrasporales</b>					
<i>Chlamydomonadopsis vermicola</i> (Korsch.) Fott	Э	—	—	—	—



Таксон	Место- обита- ние	Распро- стране- ние	Галоб- ность	Отно- шение к рН	Сапроб- ность
<b>Chlorococcales</b>					
<i>Actinastrum gracillimum</i> G. M. Smith	П	к	И	—	—
<i>A. fluviatile</i> (Schrod.) Fott	П	к	И	—	—
<i>A. hantzschii</i> Lagerh. var. <i>hantzschii</i>	П	к	И	—	$\beta$
<i>A. hantzschii</i> var. <i>subtile</i> Wolosz.	П	к	И	—	—
<i>Ankistrodesmus bibrarianus</i> (Reinsch) Kors.	П	к	И	—	$\beta$
<i>A. falcatus</i> (Corda) Ralfs	Л	к	И	—	$\beta$
<i>A. fusiformis</i> Corda	П	к	И	—	$\beta$
<i>A. gracilis</i> (Reinsch) Kors.	П	к	И	Ал	$\beta$
<i>Ankyra ocellata</i> (Kors.) Fott	П	к	Ог	—	—
<i>A. paradoxoides</i> Cirik	П	—	И	—	—
<i>Characium acuminatum</i> A. Br. in Kütz.	Э	к	И	—	—
<i>Chlorella ellipsoidea</i> Gern.	Л	к	И	ИИ	—
<i>C. vulgaris</i> Beij.	П	к	Ог	ИИ	$\alpha-\beta$
<i>Chlorolobion braunii</i> (Nag.) Kom.	Л	к	Ог	ИИ	—
<i>C. saxatile</i> (Kom.-Legn.) Kom.	О	—	—	—	—
<i>Chloroplana terricola</i> Hollerb.	Э	—	—	—	—
<i>Closteriococcus viernheimensis</i> Schmidle	П	—	И	—	—
<i>Closteriopsis acicularis</i> (G. M. Smith) Becher et Swale	П	к	И	Ал	—
<i>C. longissima</i> (Lemm.) Lemm.	П	к	И	—	$O-\beta$
<i>Coccomyxa Lacustris</i> (Chod.) Pasch.	П	б	И	—	$O-\beta$
<i>Coelastrum astroideum</i> De-Not.	П	к	И	ИИ	$\beta$
<i>C. cambricum</i> Arch.	Л	б	И	ИИ	О
<i>C. cruciatum</i> Schmidle	Л	—	—	—	—
<i>C. indicum</i> Turn.	Л	к	Ог	—	—
<i>C. microporum</i> Näg.	П	к	И	—	$\beta$
<i>C. pseudomicroporum</i> Kors.	П	к	И	—	$\beta$
<i>C. sphaericum</i> Näg.	П	к	И	ИИ	—
<i>Coenochloris mucosa</i> (Kors.) Hind.	П	к	И	—	—
<i>C. pyrenoidosa</i> Kors.	П	—	Ог	—	—
<i>C. ovalis</i> Kors.	П	к	И	—	—
<i>Coenocystis micrococca</i> Kom.	П	ст	—	—	—
<i>C. planctonica</i> Kors.	П	к	И	—	—
<i>C. reniformis</i> Kors.	П	б	Гб	ИИ	—
<i>C. sybcylindrica</i> Kors.	П	к	И	—	—
<i>Crucigenia lauterbornii</i> (Schmidle) Schmidle	П	к	И	—	—
<i>C. quadrata</i> Morr.	П	к	И	—	—
<i>C. fenestrata</i> (Schmidle) Schmidle	П	к	И	—	$\beta$
<i>C. tetyapedia</i> (Kirchn.) W. et G. S. West	П	к	И	—	$O-\beta$
<i>Crucigeniella apiculata</i> (Lemm.) Kom.	П	к	И	—	$\beta$
<i>C. pulchra</i> (W. et G. S. West) Kom.	П	к	И	Ал	$\beta$
<i>C. rectangularis</i> (Näg.) Kom.	П	к	И	—	$\beta-\alpha$

Таксон	Место- обита- ние	Распро- стране- ние	Галоб- ность	Отно- шение к рН	Сапроб- ность
<i>Dactylosphaerium jurisii</i> Hind.	П	—	И	Ал	$\alpha$
<i>Desmatractum indutum</i> (Geitl.) Pascher	П	к	И	—	—
<i>Dicellula planctonica</i> Svir.	П	к	И	Ал	$\beta$
<i>Dictyochlorella globosa</i> (Kors.) Silva	П	к	И	ИИ	—
<i>D. reniformis</i> (Kors.) Silva	П	—	И	—	—
<i>Dictyosphaerium ehrenbergianum</i> Näg.	П	к	И	—	$\beta$
<i>D. chlorelloides</i> (Naum.) Kom. et Perm.	Л	к	И	Ал	—
<i>D. pulchellum</i> Wood var. <i>pulchellum</i>	П	к	Ог	ИИ	$\beta$
<i>D. pulchellum</i> var. <i>minutum</i> Defl.	Л	к	И	—	—
<i>D. sphagnale</i> Hind.	П	—	Гб	ИИ	—
<i>D. subsolitarium</i> van Goor	П	к	И	—	—
<i>D. tetrachotomum</i> Printz.	П	к	—	—	$\beta-\alpha$
<i>Didymocystis bicellularis</i> (Chod.) Kom.	Л	к	И	—	$\beta$
<i>D. incospicua</i> Kors.	П	к	И	—	$\beta$
<i>D. inermis</i> (Fott) Fott	П	к	И	—	$O-\beta$
<i>D. lineata</i> Kors.	Л	к	И	—	—
<i>D. planctonica</i> Kors.	П	к	И	—	$\beta$
<i>Dimorphococcus lunatus</i> A. Br.	П	к	И	ИИ	$O-\beta$
<i>Diplochlorella lunata</i> (Fott) Fott	П	к	И	—	—
<i>Eutetramorus planctonicus</i> (Kors.) Bourr.	П	к	И	—	—
<i>E. polycoccus</i> (Kors.) Kom.	П	к	И	—	—
<i>Fotterella tetrachlorelloides</i> Buck.	П	к	И	—	—
<i>Francia armata</i> (Lemm.) Kors.	П	к	И	ИИ	—
<i>F. echidna</i> (Bohl.) Bourr.	П	к	Ог	ИИ	—
<i>F. ovalis</i> (France) Lemm.	П	—	—	—	—
<i>Francia sp.</i>	П	к	И	ИИ	$\beta$
<i>Fusola viridis</i> Snow	Л	к	И	ИИ	—
<i>Golenkinia brevispina</i> Kors.	П	—	И	—	—
<i>G. radiata</i> Chod.	П	к	И	—	$\beta$
<i>Golenkiniopsis longispina</i> (Kors.) Kors.	П	к	И	—	—
<i>G. parvula</i> (Voronish.) Kors.	П	к	И	—	—
<i>G. solitaria</i> (Kors.) Kors.	П	к	И	—	—
<i>Granulocystis verrucosa</i> (Roll) Hind.	П	—	И	—	—
<i>Hyaloraphidium arcuatum</i> Kors.	Л	—	И	—	—
<i>H. contortum</i> Pasch.	Л	к	И	—	—
<i>H. rectum</i> Kors.	Л	—	И	—	—
<i>Keratococcus bicaudatus</i> (A. Br.) Boye-Pet.	О	с-а	—	—	—
<i>Kirchneriella contorta</i> (Schmidle) Bohl. var. <i>contorta</i>	П	к	И	—	—
<i>K. contorta</i> var. <i>elegans</i> (Playf.) Kom.	П	к	И	—	—
<i>K. diana</i> (Bohl.) Comas var. <i>diana</i>	П	ст	—	—	$m$
<i>K. diana</i> var. <i>major</i> (Kors.) Comas	П	к	И	—	—
<i>K. irregularis</i> (G. M. Smith) Kors.	П	к	И	—	$\beta$



Продолжение табл. 1

Таксон	Место- обита- ние	Распро- стране- ние	Галоб- ность	Отно- шение к pH	Сапроб- ность
<i>K. lunaris</i> (Kirchn.) Moeb.	П	к	И	—	$\beta$
<i>K. obesa</i> (W. West) Schmidle	П	к	И	—	$\beta$
<i>K. obtusa</i> (Kors.) Kom.	П	к	И	—	—
<i>Korschipalmella microscopica</i> (Kors.) Fott	Л	—	Гб	Ин	—
<i>Lagerheimia balatonica</i> (Scherff. in Kol) Hind.	П	к	И	—	—
<i>L. chodatii</i> Bern.	П	к	И	—	—
<i>L. ciliata</i> (Lagerh.) Chod.	П	к	И	—	$\beta$
<i>L. citrifomis</i> (Snow) Collins	П	к	И	—	—
<i>L. genevensis</i> (Chod.) Chod.	П	к	И	—	$\beta$
<i>L. longiseta</i> (Lemm.) Wille	П	к	И	—	$\beta$
<i>L. subsalsa</i> Lemm.	П	к	И	Ин	—
<i>L. wratislaviensis</i> Schröd.	П	к	И	—	$\beta$
<i>Micractinium pusillum</i> Fres.	П	к	Ог	—	$\beta$
<i>M. quadrisetum</i> (Lemm.) G. M. Smith	П	к	Ог	—	—
<i>Monoraphidium arcuatum</i> (Kors.) Hind.	П	к	И	—	$\beta$
<i>M. circinale</i> (Nyg.) Nyg.	П	—	И	Ал	—
<i>M. contortum</i> (Thur.) Kom.-Legn.	П	к	И	—	$\beta$
<i>M. griffithii</i> (Berk.) Kom.-Legn.	П	к	И	—	$\beta$
<i>M. irregulare</i> (G. M. Smith) Kom.-Legn.	П	к	И	Ин	—
<i>M. komarkovae</i> Nyg.	П	к	И	Ин	—
<i>M. minutum</i> (Näg.) Kom.-Legn.	П	к	И	Ал	$\beta-\alpha$
<i>M. mirabile</i> (W. et. G. S. West) Pankov	П	к	И	—	—
<i>M. pusillum</i> (Printz) Kom.-Legn.	П	к	И	Ин	$\beta$
<i>Nephrocystium agardhianum</i> Næg.	П	к	И	Ин	О
<i>N. limneticum</i> (G. M. Smith) G. M. Smith	П	к	И	—	—
<i>Oocystidium ovale</i> Kors.	П	к	Ог	—	—
<i>Oocystis borgei</i> Snow.	П	—	И	—	$\beta$
<i>O. lacustris</i> Chod.	П	к	Ог	—	$0-\beta$
<i>O. marssonii</i> Lemm.	П	к	И	—	$\beta$
<i>O. novae-semlicae</i> Wille	Л	с—а	И	—	—
<i>O. parva</i> W. et G. S. West	П	к	И	—	$\beta-\alpha$
<i>O. solitaria</i> Wittr. in Wittr. et Nordst	П	к	И	Ал	$\beta$
<i>O. submarina</i> Lagerh. var. <i>submarina</i>	П	к	Гл	—	—
<i>O. submarina</i> var. <i>variabilis</i> Skuja	П	—	—	—	—
<i>Oonephris obesa</i> (W. West) Fott	О—Б	к	И	Ин	—
<i>O. palustris</i> Kom.	Л	—	Гб	Ин	—
<i>Paradaxia multiseta</i> Svir.	П	к	Ог	—	—
<i>P. pelletieri</i> Druart. et Reym.	П	—	—	—	—
<i>Pediastrum biradiatum</i> Meuen	П	к	И	Ин	$\beta$
<i>P. boryanum</i> (Turp.) Menegh. var. <i>boryanum</i>	П	к	Ог	Ин	$\beta$
<i>P. boryanum</i> var. <i>cornutum</i> (Racib.) Sulek	П	к	Ог	Ин	—

Продолжение табл. 1

Таксон	Место- обита- ние	Распро- стране- ние	Галоб- ность	Отно- шение к pH	Сапроб- ность
<i>P. boryanum</i> var. <i>longicorne</i> Reinsch	П	к	И	Ин	—
<i>P. duplex</i> Meyen var. <i>duplex</i>	П	к	И	—	$\beta$
<i>P. duplex</i> var. <i>gracillimum</i> W. et G. S. West	П	к	И	—	—
<i>P. duplex</i> var. <i>reticulatum</i> Lagerh.	П	к	Гб	—	—
<i>P. duplex</i> var. <i>subgranulatum</i> Racib.	П	к	И	—	—
<i>P. kawraiskyi</i> Schmidle	П	к	И	Ин	$0-\beta$
<i>P. simplex</i> Meyen	П	к	И	—	$0-\beta$
<i>P. tetras</i> (Ehr.) Ralfs	П	к	И	—	$\beta$
<i>Planctococcus sphaerocystiformis</i> Kors.	П	к	Гб	—	—
<i>Podonedra bicaudata</i> Geitl.	Э	—	—	—	—
<i>Polyedriopsis spinulosa</i> (Schmidle) Schmidle	П	к	И	—	$\beta$
<i>Pseudodictyosphaerium fluviatile</i> (Hind.) Hind.	П	—	И	—	—
<i>Pseudocharacium acuminatum</i> Kors.	Э	к	И	—	—
<i>Quadricoccus ellipticus</i> Hortob.	П	к	И	—	—
<i>Quadrigula closterioides</i> (Bohl.) Printz	П	к	И	Ин	$0-\beta$
<i>Raphidocelis mucosa</i> (Kors.) Kom.	П	—	Ог	—	—
<i>Scenedesmus aculeolatus</i> Reinsch	Л	к	И	Ин	$\beta$
<i>S. acuminatus</i> (Lagerh.) Chod. var. <i>acuminatus</i>	П	к	И	—	$\beta$
<i>S. acuminatus</i> var. <i>tetrademoides</i> G. M. Smith	П	—	—	—	—
<i>S. acutiformis</i> Schröd	П	к	И	—	$\beta$
<i>S. acutus</i> Meyen	П	к	И	—	$\beta$
<i>S. apiculatus</i> (W et G. S. West) Chod.	П	к	И	—	—
<i>S. armatus</i> Chod.	П	к	И	—	$\beta$
<i>S. bicaudatus</i> Dedus.	П	к	И	—	$\beta$
<i>S. brasiliensis</i> Bohl.	Л	к	Ог	—	$\beta$
<i>S. brevispina</i> (G. M. Smith.) Chod.	П	к	И	Ин	—
<i>S. calyptratus</i> Comas	П	—	Гб	Ин	—
<i>S. caudato-aculeolatus</i> Chod.	П	к	И	Ин	—
<i>S. circumfusus</i> Hortob.	П	к	И	—	—
<i>S. costato-granulatus</i> Skuja	П	к	—	—	$\beta$
<i>S. costatus</i> Schmidle	П	к	И	Ин	—
<i>S. danubialis</i> Hortob.	П	—	—	—	—
<i>S. denticulatus</i> Lagerh.	П	к	И	Ин	$\beta$
<i>S. disciformis</i> (Chod.) Fott. et Kom.	П	к	И	Ин	$\beta$
<i>S. dispar</i> (Breb.) Rabenh.	Л	к	Ог	Ин	$\beta$
<i>S. ecoris</i> (Ehr.) Chod.	П	к	—	—	$\beta$
<i>S. ellipsoideus</i> Chod.	П	с—а	И	—	—
<i>S. exaltatus</i> Hortob.	П	—	И	—	—
<i>S. granulatus</i> (W. et G. S. West) Chod. f. <i>granulatus</i>	П	к	И	—	—
<i>S. granulatus</i> f. <i>elegans</i> Hortob.	П	к	И	—	—



Продолжение табл. 1

Таксон	Место- обита- ние	Распро- стране- ние	Галоб- ность	Отно- шение к pH	Сапроб- ность
<i>S. gutwinskii</i> var. <i>heterospina</i> Bodrock.	П	—	—	—	—
<i>S. helveticus</i> Chod.	П	к	И	—	$\beta$
<i>S. heteracanthus</i> Guerr.	Л	ст	—	—	—
<i>S. hystrix</i> Lagerh.	П	к	Ог	Ал	$\beta$
<i>S. incrassatus</i> Bohl.	П	к	И	Ин	—
<i>S. intermedius</i> Chod. var. <i>intermedius</i>	П	к	И	Ин	—
<i>S. intermedius</i> var. <i>acaudatus</i> Hortob.	П	к	И	Ин	—
<i>S. intermedius</i> var. <i>balatonicus</i> Hortob.	П	к	И	Ин	—
<i>S. lefevrii</i> Dafl.	П	к	И	—	$\beta$
<i>S. longispina</i> Chod.	П	к	Ог	Ин	О— $\beta$
<i>S. magnus</i> Meyen	П	к	Ог	Ин	О— $\beta$
<i>S. morzinensis</i> Defl.	П	к	—	—	—
<i>S. nanus</i> Chod.	П	к	И	Ин	О— $\beta$
<i>S. obliquus</i> (Turp.) Kütz.	П	к	И	—	$\beta$
<i>S. obtusus</i> Meyen var. <i>obtus</i>	П	к	И	Ин	$\beta$
<i>S. obtusus</i> var. <i>alternans</i> (Reinsch) Comp.	П	—	—	—	—
<i>S. opoliensis</i> P. Richt. var. <i>opoliensis</i>	П	к	Ог	Ин	$\beta$
<i>S. opoliensis</i> var. <i>acaudatus</i> Hortob. et Nemeth	П	к	Ог	—	—
<i>S. opoliensis</i> var. <i>carinatus</i> Lemm.	П	к	Ог	—	—
<i>S. ovalternus</i> Chod. var. <i>ovalternus</i>	П	к	И	—	—
<i>S. ovalternus</i> var. <i>graevenitzii</i> (Bern.) Chod.	П	—	—	—	—
<i>S. parisiensis</i> Chod.	Л	—	—	—	—
<i>S. peccensis</i> Uherk.	П	—	И	—	—
<i>S. praetervisus</i> Chod.	П	к	Ог	—	—
<i>S. protuberans</i> Fritsch	П	к	И	Ин	—
<i>S. pseudodenticulatus</i> Hegew. et Schnepf	Л	к	—	—	—
<i>S. pseudogranulatus</i> Masj.	О—П	—	—	—	—
<i>S. pseudohelveticus</i> Kipj.	П	—	И	—	—
<i>S. pseudohystrix</i> Masj.	Л	—	—	—	—
<i>S. quadricauda</i> (Turp.) Breb.	Л	к	Ог	Ин	$\beta$
<i>S. semicristatus</i> Uherk.	П	—	И	—	$\beta$
<i>S. semipulcher</i> Hortob.	П	к	И	Ин	$\beta$
<i>S. sempervirens</i> Chod.	П	к	И	—	$\beta$
<i>S. serratus</i> (Corda) Bohl.	П	к	Ог	—	—
<i>S. smithii</i> Teil.	Л	к	—	—	—
<i>S. soli</i> Hortob.	П	—	—	—	—
<i>S. sooi</i> var. <i>collaris</i> (Hortob.) Hortob.	П	—	—	—	—
<i>S. spinoso-aculeolatus</i> Chod.	П	—	И	—	—
<i>S. spinosus</i> Chod.	П	к	И	—	—
<i>S. striatus</i> Dedus.	П	—	—	—	—
<i>S. tenuispina</i> Chod.	П	к	И	Ин	—

Продолжение табл. 1

Таксон	Место- обита- ние	Распро- стране- ние	Галоб- ность	Отно- шение к pH	Сапроб- ность
<i>S. velitaris</i> Kom.	П	к	И	Ин	О— $\beta$
<i>S. verrucosus</i> Roll	П	к	И	Ин	—
<i>S. vesiculosus</i> (Prosk.) Peterfi	П	—	—	—	—
<i>Schroederia nitzschoides</i> (G. S. West) Kors.	П	к	И	—	—
<i>S. robusta</i> Kors.	П	к	И	—	$\beta$
<i>S. setigera</i> (Schröd.) Lemm.	П	к	И	—	$\beta$
<i>S. spiralis</i> (Printz) Kors.	П	к	И	—	—
<i>Schroederiella papillata</i> Kors.	П	—	И	—	—
<i>Siderocellis ornata</i> (Fott) Fott	Л	к	И	—	$\beta$
<i>Sorastrum spinulosum</i> Näg.	П	к	И	Ин	О— $\beta$
<i>Sphaerocystis planctonica</i> (Kors.) Bourr.	П	к	И	—	—
<i>S. schroeteri</i> Chod.	П	к	И	—	О
<i>Tetrachlorella alternans</i> (G. M. Smith) Kors.	П	к	И	—	—
<i>T. incerta</i> Hind.	П	—	—	—	—
<i>T. ornata</i> Kors.	П	—	—	—	—
<i>Tetrademus cumbricus</i> G. S. West var. <i>cumbricus</i>	П	к	И	—	—
<i>T. cumbricus</i> var. <i>apiculatus</i> Kors.	П	—	И	—	—
<i>T. lunatus</i> Kors.	П	—	И	—	—
<i>T. wisconsinensis</i> f. <i>sibirica</i> (Printz) Fott et Kom.	П	—	И	—	—
<i>Tetraedron caudatum</i> (Corda) Hansg.	П	к	И	—	$\beta$
<i>T. incus</i> (Teil.) G. M. Smith.	П	к	И	Ал	$\beta$
<i>T. longispinum</i> (Perty) Hansg. sensu Gucunski	Л	к	Ог	—	—
<i>T. minimum</i> (A. Br.) Hansg.	П	к	И	—	$\beta$
<i>T. triangulare</i> Kors.	П	к	И	—	$\beta$
<i>Tetrastrum elegans</i> Playf.	П	к	И	—	О— $\beta$
<i>T. glabrum</i> (Roll) Ahlstr. et Tiff.	П	к	И	—	$\beta$
<i>T. punctatum</i> (Schmidle) Ahlstr. et Tiff.	П	к	И	—	$\beta$
<i>T. peterfii</i> Hortob.	П	—	—	—	—
<i>T. staurogeniaeforme</i> (Schröd.) Lemm.	П	к	И	—	$\beta$
<i>T. triacanthum</i> Kors.	П	к	И	—	$\beta$
<i>Treubaria euryacantha</i> (Schmidle) Kors.	П	—	И	—	—
<i>T. planctonica</i> (G. M. Smith) Kors.	П	к	И	—	$\beta$
<i>T. schmidlei</i> (Schröd.) Fott	П	к	И	—	$\beta$
<i>Treubaria setigera</i> (Arch.) G. M. Smith	П	к	И	—	—
<i>T. triappendiculata</i> Bern.	П	к	И	—	—
<i>Trochiscia aciculifera</i> (Legerh.) Hansg.	П	к	Гб	Ин	О
<i>Westella botryoides</i> (W. West) De-Willd.	П	к	И	—	$\beta$



Продолжение табл. 1

Таксон	Место- обита- ние	Распро- стране- ние	Галоб- ность	Отно- шение к pH	Сапроб- ность
<i>Willea irregularis</i> (Wille) Schmidle	Л	б	И	—	—
<b>Ulotrichales</b>					
<i>Binuclearia lauterbornii</i> (Schmidle) Pr.-Lavr.	П	к	Ог	—	—
<i>Elakatothrix acuta</i> Pasch.	П	к	И	—	β
<i>E. gelatinosa</i> Wille	П	к	И	—	О
<i>E. genevensis</i> (Reverd.) Hind.	Л	к	Ог	Ин	β
<i>Gloeotila pelagica</i> (Nyg.) Skuja	П	—	И	—	—
<i>Koliella longiseta</i> (Vischer) Hind.	Л	к	И	Ин	β
<i>K. sempervirens</i> (Chod.) Hind	Л	к	И	—	—
<i>K. tatrae</i> var. <i>bratislavensis</i> Hind.	П	—	П	—	—
<i>Stigeoclonium tenue</i> (Ag.) Kütz.	Б	к	Ог	—	α
<i>Ulothrix</i> sp. sp.					
<b>Microsporales</b>					
<i>Microspora stagnorum</i> (Kütz.) Lagerh.	Б	к	Ог	—	—
<b>Oedogoniales</b>					
<i>Oedogonium</i> sp. sp.					
<b>Zygnematales</b>					
<i>Mougeotia elegantula</i> Wittrock	П	к	И	—	—
<i>Mougeotia</i> sp.					
<i>Spirogyra</i> sp. sp.					
<i>Zygnema</i> sp.					
<b>Desmidiiales</b>					
<i>Closterium acerosum</i> (Schränk.) Ehr.	П	к	И	Ал	α
<i>C. aciculare</i> Tuff. West. var. <i>aciculare</i>	П	к	И	Ин	β
<i>C. aciculare</i> var. <i>subpronum</i> W. et G. S. West	П	—	И	Ин	—
<i>C. acutum</i> (Lyngb.) Breb.	П	к	Гб	Ин	т
<i>C. parvulum</i> Näg. f. <i>parvulum</i>	П	к	И	Ин	β
<i>C. parvulum</i> f. <i>majus</i> W. West	П	к	И	Ин	—
<i>C. paracerosum</i> Gay	П	к	Ог	Ин	—
<i>C. pronum</i> Breb.	П	к	И	Ин	—
<i>Cosmarium bioculatum</i> Breb. var. <i>bioculatum</i>	П	к	И	Ин	—
<i>C. bioculatum</i> var. <i>depressum</i> (Schaarschm.) Schmidle	П	к	И	Ин	—
<i>C. depressum</i> (Näg.) Lund.	П	к	И	Ин	—
<i>C. formosulum</i> Hoff	П	к	И	Ин	β

Продолжение табл. 1

Таксон	Место- обита- ние	Распро- стране- ние	Галоб- ность	Отно- шение к pH	Сапроб- ность
<i>C. impressulum</i> Elfv.	П	к	И	Ин	β
<i>C. kjelmanii</i> Wille	П	к	И	Ин	—
<i>C. meneghinii</i> Breb.	П	к	И	Ин	—
<i>C. obtusatum</i> Schmidle	П	к	И	Ин	β
<i>C. phaseolus</i> Breb.	П	к	И	Ин	—
<i>C. pyramidatum</i> Breb.	П	—	И	Ин	—
<i>C. truncatellum</i> Perty	П	к	И	Ин	—
<i>Cosmoastrum brebissonii</i> (Arch.) Pal.-Mordv.	П	к	И	Ин	—
<i>Desmidium</i> sp.					
<i>Spondilosium planum</i> (Wolle) W. et. G. S. West	П	б	И	Ин	β
<i>S. secedens</i> (De Bary) Arch.	Л	к	И	Ин	—
<i>Stauroastrum arachne</i> var. <i>curvatum</i> W. et. G. S. West	П	к	И	Ин	—
<i>S. gracile</i> Ralfs	П	к	И	Ин	О—β
<i>S. aff. inflexum</i> Breb.	П	к	И	Ин	—
<i>S. paradoxum</i> var. <i>parvum</i> West	П	к	И	Ин	—
<i>Stauroastrum</i> sp.					
<i>Teilingia excavata</i> (Ralfs) Bourr.	П	к	И	Ин	—
<i>T. granulata</i> (Roy et Biss.) Bourr.	П	к	И	Ин	—
<i>T. wallichii</i> (Jacobs.) Bourr.	П	к	И	Ин	—

Примечания: 1. Местообитание: П — планктонный, О — обитатель обра-  
станий, Б — бентосный, Л — литеральный, Э — эписионтный. 2. Распростра-  
нение: к — космополитный; а — альпийский; с-а — северо-альпийский; б — бо-  
реальный; ст — субтропический; — — вид, малоизученный в биогеографическом  
отношении. 3. Галобность: Мг — мезогалоб, Ог — олигогалоб, Гб — галофоб, И  
— индифферент, Гл — галофил. 4. Отношение к pH: Ал — алкалофил, Ин —  
индифферент, Ац — ацидофил. 5. Сапробность: χ — ксеносапробный, О — оли-  
госапробный, т — мезосапробный, β — β мезосапробный, α — α-мезосапробный,  
ρ — полисапробный.

очередь является важнейшей характеристикой при оценке взаи-  
модействий различных компонентов водных экосистем и показате-  
лем их трофического состояния [124].

Для оценки биоценотического разнообразия использовали эн-  
тропийный индекс Шеннона—Уивера [73]:

$$H = - \sum (b_i / B) \log_2(b_i / B),$$

где  $b_i$  — биомасса  $i$ -го вида,  $B$  — суммарная биомасса всего со-  
общества.



Сапробность вод определяли по индексу Пантле—Букка в модификации Сладечека [118, 122]:

$$S = \sum b_i s / B,$$

где  $s$  — индикаторная значимость,  $b_i$  — биомасса отдельных видов,  $B$  — суммарная биомасса.

Агрегированность фитопланктона оценивали с помощью индекса пятнистости Ллойда [3]:

$$C = (\sigma^2 - \bar{x}) / \bar{x}^2 + 1.$$

При анализе горизонтальной структуры фитопланктона формализовали данные методом главных компонент [1, 28]. При этом взаимоотношения популяций в сообществе рассматривали как статистические связи, сформированные комплексом абиотических и биотических факторов, что следует из принадлежности биологических сообществ к классу сложных систем [67]. Результирующим показателем этого взаимодействия является расположение точки (станции) в пространстве главных компонент. Такой метод позволяет установить характер распределения альгоценозов и их связи, а также устранить редукционистский подход при анализе сообществ, когда используются данные только по доминирующим организмам. В качестве признаков использовали численность отдельных видов водорослей ( $Q$ -техника). Результаты интерпретировали в координатах первых двух главных компонент. Поскольку информация, заключенная в них, составляла 40—70 % суммарной дисперсии, то для оценки истинных расстояний между точками (станциями) наносили кратчайшую связывающую сеть, рассчитанную по евклидовому расстоянию (мере несходства) [30]. Переменные соответствовали численности наиболее часто встречающихся таксонов. С увеличением числа параметров, т. е. числа встреченных видов, куда входили и редкие малочисленные представители альгофлоры, скоррелированность признаков уменьшалась. Из-за этого снижалась суммарная дисперсия, приходящаяся на первые два главных компонента.

Сводный список водорослей составили на основе системы, принятой в серии „Определитель пресноводных водорослей СССР” [17, 23, 29, 32, 72] и в справочнике „Водоросли” [10]. Поскольку генетическое положение таксонов низшего ранга еще оспаривается в литературе, то они расположены в списке в алфавитном порядке. Роды и порядки внутри отдела диатомовых водорослей распределяли согласно новой классификации [24]. Дополнительно при

определении использовали флоро-систематические сводки Клеве—Эйлер [99], Краммера и Ланге—Берталота [114]. Синезеленые идентифицировали по работам Стармаха [125] и Н. В. Кондратьевой [40], золотистые — Стармаха [126, 129], зеленые — Комарека и Фотта [113], Этла [120], Ферстерак [103], Хиндака [107], Е. К. Косинской [50] и Н. О. Мошковой [69], эвгленовые — Стармаха [127] и З. И. Асаул [2], криптофитовые и финофлагелляты — О. М. Матвиенко и Р. М. Литвиненко [61]. При эколого-географической характеристике придерживались наиболее разработанных систем, принятых в экологии и биогеографии водорослей. В систематическом списке приведены сведения о принадлежности таксонов к кокой-либо естественной группировке (планктон, бентос и др.). При делении видов на классы галобности следовали системе Кольбе [79], предложенной для диатомовых водорослей. Для оценки отношения таксонов к рН воды использовали шкалу, разработанную также для диатомовых Хустедтом [110] в ее упрощенном варианте [20]. При этом вслед за Порком [76] расширено понятие „индифферент”, которое стало ближе к категории „эврионный” (по Хустедту, в этот разряд входят виды, обитающие только при рН-7 —нейтрофилы). Таксоны разделяли на группы сапробности по спискам Сладечека [122] и Вегла [134].

Эколого-флористический анализ фитопланктона. Первые подробные сведения об альгофлоре планктона Рыбинского водохранилища получены в 50—60-е годы [51, 88]. В дальнейшем они неоднократно пополнялись результатами детального изучения центрических диатомовых [14 — 16 и др.] и золотистых водорослей [4, 6, 7]. Данные наблюдений 1974—1989 гг. приведены в табл. 2. Кроме общего сводного списка водорослей в литературе есть материалы изучения состава фитопланктона Шекснинского [55] и Моложского [5] плесов. Основу сводного списка составили зеленые и диатомовые водоросли (см. табл. 1). Второе место по числу таксонов принадлежало синезеленым. Высокая флористическая насыщенность объясняется сложной морфометрией водохранилища, где выделяются озерный и речные плесы, и соответственно большим разнообразием биотопов. Сравнение плесов по составу фитопланктона (по данным 1984 г.) показало, что Моложский отличался наибольшим систематическим разнообразием диатомовых, Главный — зеленых (табл. 3).

Несмотря на очень близкое суммарное число таксонов рангом ниже рода, планктон плесов водохранилища различался по уровню процентного сходства альгофлоры (по коэффициенту Серенсена) (табл. 4).

Больше всего состав фитопланктона различался в Шекснинском и Волжском плесах. Довольно близок по составу фитопланктон Волжского и Моложского плесов.



Таблица 2

Соотношение различных систематических групп фитопланктона в водохранилище (числитель — число видов, знаменатель — число видов, разновидностей и форм)

Годы	Сине-зеленые	Золотистые	Диатомовые	Желто-зеленые	Криптофитовые	Динофитовые	Эвгленовые	Зеленые	Всего
1953—1969	78	62	158	16	6	8	45	197	570
	129	70	258	16	6	8	57	230	774
1953—1969*	92	61	161	16	6	8	44	193	581
	120	69	212	16	6	8	56	203	690
1974—1989	58	23	132	14	8	13	38	300	586
	61	26	171	14	8	13	45	327	665
Всего	100	65	209	23	9	17	60	365	848
	141	75	276	23	9	17	78	398	1017
Число общих таксонов, %	45	36	57	47	71	38	54	49	50
	40	36	55				45	47	45

\* С учетом новых систематических поправок.

Таблица 3

Таксономический состав фитопланктона в различных плесах водохранилища

Плес	Сине-зеленые	Золотистые	Диатомовые	Желто-зеленые	Криптофитовые	Динофитовые	Эвгленовые	Зеленые	Всего
Главный	32	15	61	6	3	5	3	160	285
Волжский	27	8	92	2	3	6	4	100	231
Шекснинский	20	9	91	7	2	5	7	90	231
Моложский	18	10	126	3	2	8	11	77	255

Таблица 4

Коэффициент сходства альгофлоры планктона различных плесов водохранилища, %

Плес	Главный	Волжский	Шекснинский	Моложский
Главный	0	52	50	46
Волжский	52	0	49	60
Шекснинский	50	49	0	53
Моложский	46	60	53	0

С учетом новых систематических поправок общее число таксонов, обнаруженных за время исследований 1974—1989 гг., очень сходно с их числом, полученным в предыдущий период наблюдений. Осталось прежним и соотношение крупных таксономических групп водорослей. Однако по наличию и отсутствию видов и внутривидовых таксонов состав планктона, выявленный за эти два периода, сходен всего на 45—50 %, что соответствует уровню сходства фитопланктона различных плесов водохранилища. Небольшая схожесть состава водорослей связана с несоответствием единичных находок, выявление которых в значительной мере случайно. Тем не менее, обнаружение редких организмов крайне необходимо, так как это структурный биопотенциал водоемов. Из числа достаточно обильных таксонов следует отметить появление в последние годы *Glenodinium quadridens* (динофитовые), *Rhodomonas lens* (криптофитовые) и видов из рода *Chlorogonium* (зеленые). Можно предположить, что представители этих групп водорослей будут и в дальнейшем прогрессировать в водоеме. Между двумя периодами исследования больше всего различался состав золотистых водорослей. Такая разница прежде всего обусловлена более тщательной методической изученностью (с применением электронной микроскопии) этой группы в предшествующие годы. Высокое флористическое сходство было характерно для диатомовых, эвгленовых и криптофитовых водорослей, особенно на видовом уровне.

При оценке взаимодействия рангов таксономической структуры флоры в сравнительной флористике высших растений часто используют три показателя, представляющих отношение числа видов и родов к числу семейств и числа видов к числу родов [95]. Известная степень космополитичности планктонной флоры позволяет использовать для характеристики этих соотношений таксоны лишь самого низшего ранга — роды, виды, разновидности и формы. Поэтому для флористического анализа альгологами чаще всего и используется так называемый родовой коэффициент [12, 94] — отношение числа видов к числу родов. На примере фитопланктона озер Северо-Двинской системы [46] и Шекснинского и Рыбинского водохранилищ [47] показано, что этот коэффициент менялся очень мало — от 2 до 3. Поэтому для структурной оценки сравниваемых альгофлор Рыбинского водохранилища применялось также отношение числа видов к числу внутривидовых таксонов. Оказалось, что этот коэффициент, равный в последние годы 7,4, значительно увеличился по сравнению с предыдущим, равным 5,3, что свидетельствует о сокращении числа таксонов рангом ниже вида. Это приводит к упрощению структуры альгофлоры, что может быть следствием влияния антропогенного эвтрофирования.

С учетом всех имеющихся данных (1953—1989 гг.) в фитопланктоне Рыбинского водохранилища выявлено 1017 видов, раз-



новидностей и форм водорослей (см. табл. 2). Это число сопоставимо с числом таксонов, обнаруженных в водохранилищах волжского (1502) [13] и днепровского (1309) каскадов [78].

В эколого-географическом отношении альгофлора планктона Рыбинского водохранилища по-прежнему представлена широко распространенными видами, обитающими в пресных водоемах и предпочитающими нейтральные или щелочные воды (табл. 5).

Таблица 5

Эколого-географические характеристики планктона  
Рыбинского водохранилища

Характеристика вида	Число видов	Характеристика вида	Число видов
Местообитание		Галофилы	26
Планктонные	409	Мезогалобы	3
Бентосные	58	Отношение к pH	
Обрастатели	58	Ацидофилы	10
Литоральные	111	Индиференты	198
Эпибионтные	6	Алкалифилы	105
Географическое расположение		Сапробность	
Космополитные	446	Ксеносапробы	13
Альпийские	2	Ксено-олигосапробы	2
Северо-альпийские	22	Олигосапробы	27
Бореальные	78	Олиго-мезосапробы	3
Субтропические	4	Мезосапробы	2
Малоизученные	83	Олиго-β-мезосапробы	62
Галобность		β-мезосапробы	165
Олигогалобы	68	β-α-мезосапробы	13
Галофобы	30	α-мезосапробы	22
Индиференты	476	α-мезо-полисапробы	3
		Полисапробы	1

Число индикаторов органического загрязнения (313), полученное главным образом за счет β-мезосапробных и олиго-β-мезосапробных организмов, вполне достаточно, чтобы осуществлять сапробиологический анализ вод.

Вертикальное распределение. На участках, приуроченных к бывшим руслам рек слой температурного скачка либо слабо выражен, либо его нет совсем [88]. Стратифицированы воды лишь озерной части водохранилища, но на непродолжительное время. При оценке вертикального распределения водорослей особенно интересны материалы, собранные в период ледостава, поскольку для Рыбинского водохранилища это обсуждается впервые.

Осенняя вегетация фитопланктона в ноябре 1978 г. завершилась диатомовыми *Aulacosira islandica* и *Stephanodiscus*

*binderanus*, характерными для весенне-осеннего комплекса водорослей, при суммарной биомассе 1,4 г/м<sup>3</sup>. Во время формирования ледового покрова, в декабре, биомасса в столбе воды уменьшилась до 0,067 г/м<sup>3</sup>. Зимой основную долю биомассы создавали крупнопанцирные диатомовые *Aulacosira islandica* (до 0,032 г/м<sup>3</sup>) и динофлагелляты из родов *Clenodinium* и *Gymnodinium* (до 0,015 г/м<sup>3</sup>) (рис. 1). На отдельных глубинах доминировали зеленые — *Binuclearia lauterbornii* (до 0,004 г/м<sup>3</sup>), *Pediastrum duplex* (0,001 г/м<sup>3</sup>) и синезеленые — *Oscillatoria lauterbornii* (до 0,033 г/м<sup>3</sup>). Однако численно преобладали мелкококлеточные зеленые и синезеленые водоросли [45]. Последние, представленные в основном *Oscillatoria lauterbornii* — обитатели гипolimниона, в условиях обратной зимней температурной стратификации предпочитали нижние слои воды и могли быть кормовым объектом зоопланктона, скапливающегося на тех же горизонтах [85].

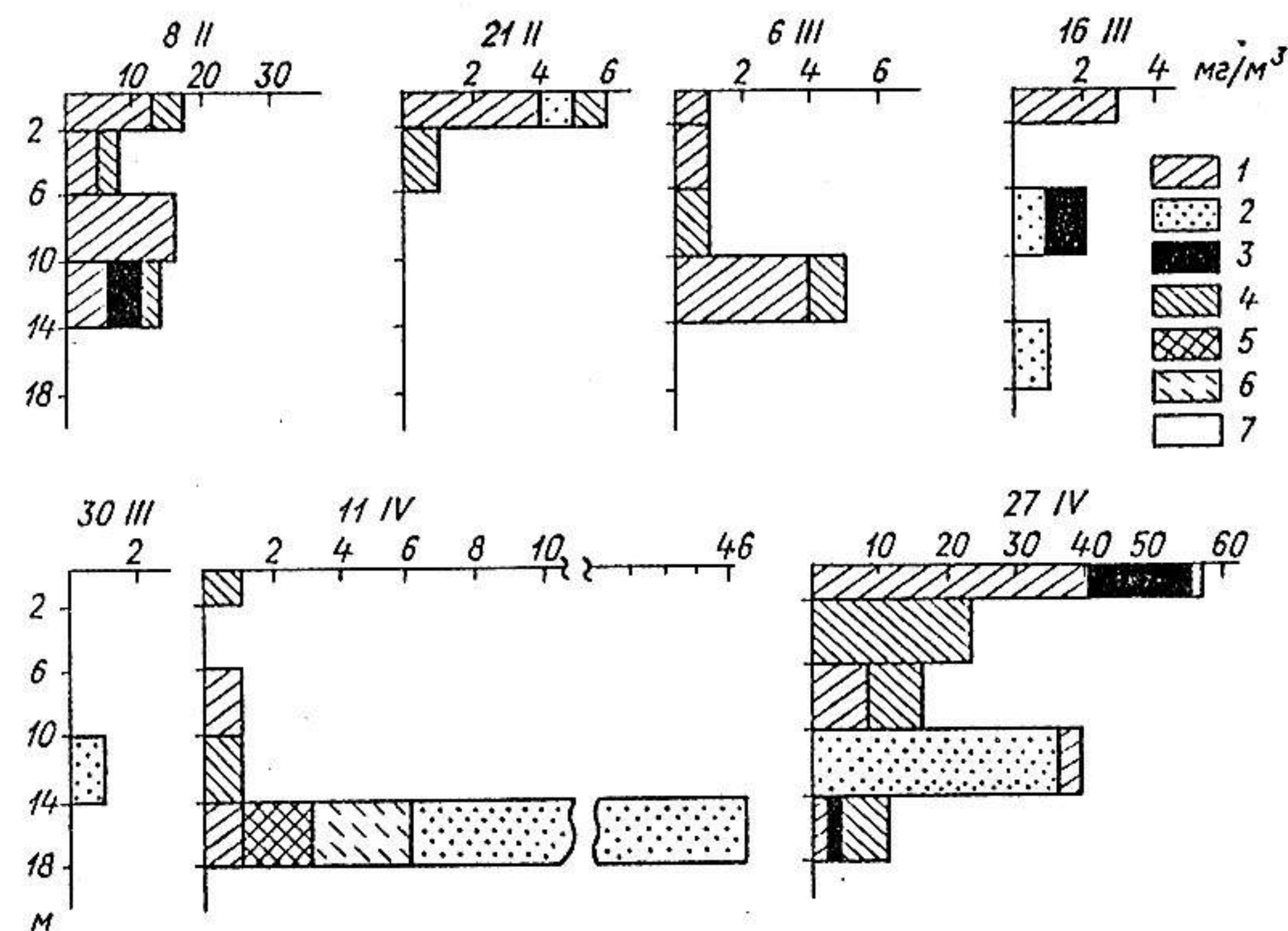


Рис. 1. Вертикальное распределение биомассы фитопланктона в период ледостава.

1 — диатомовые, 2 — синезеленые, 3 — зеленые, 4 — динофитовые, 5 — золотистые, 6 — эвгленовые, 7 — прочие.



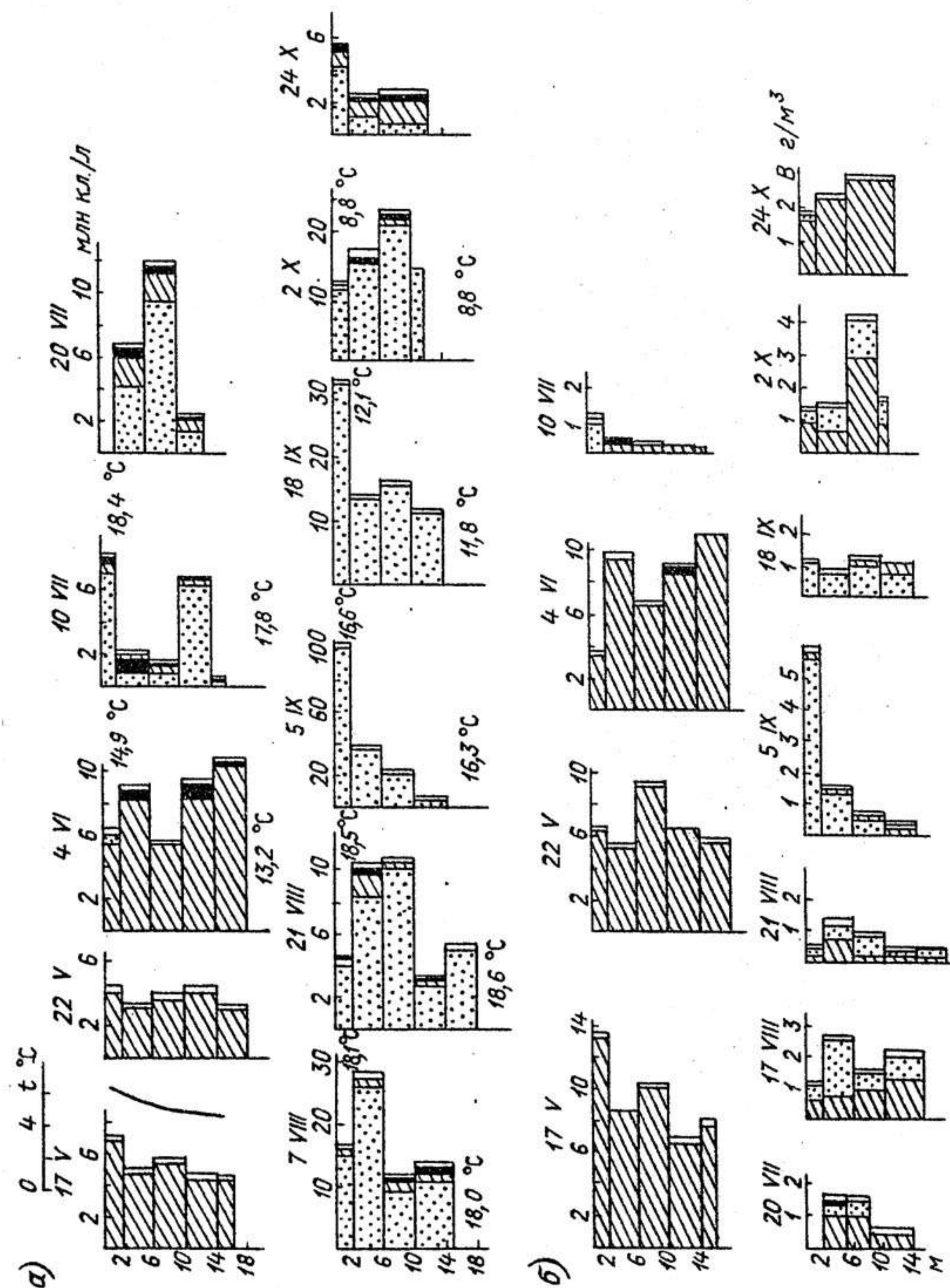


Рис. 2. Вертикальное распределение температуры воды, численности (а) и биомассы (б) фитопланктона в период свободной поверхности. Усл. обозн. см. на рис. 1.

После освобождения водохранилища ото льда начало весенней вегетации фитопланктона было обусловлено появлением *Aulacosira islandica*, которая уже в конце апреля концентрировалась в 2-метровом слое подо льдом, достигая биомассы  $0,03 \text{ г/м}^3$ , вместе с динофлагеллятами ( $0,02 \text{ г/м}^3$ ) и зелеными жгутиковыми водорослями из рода *Chlamydomonas*. В мае количественные показатели фитопланктона были распределены по вертикали равномерно (рис. 2) и доминирующий состав водорослей на различных горизонтах был однообразен. Численно в это время превалировал мелкоклеточный *Stephanodiscus minutulus* — типичный весенний компонент фитопланктона водохранилища. Однако основная доля биомассы создавалась за счет *Aulacosira islandica*. В начале июня, когда вода прогрелась до  $15^\circ \text{C}$ , наряду с этим видом по биомассе преобладали другие диатомовые, формирующие полидоминантный поздневесенний комплекс фитопланктона — *Stephanodiscus rotula*, *Diatoma elongatum*, *Asterionella formosa*, *Aulacosira subarctica*, *Stephanodiscus binderanus*. Соотношение их на разных горизонтах менялось. Можно проследить, что динамика вертикального распределения *Stephanodiscus rotula* повторяла ход изменения биомассы *Diatoma elongatum*, а *Asterionella formosa* — *Aulacosira subarctica* (рис. 3). В природных горизонтах скапливался *Stephanodiscus binderanus*, а *Aulacosira islandica* концентрировалась глубже 2 м и у дна. С одной стороны, разобщались в пространстве отдельные группы водорослей, что необходимо для ослабления конкурентных отношений, с другой — возникла их сопряженность внутри группы, способствующая более полной реализации экологической ниши.

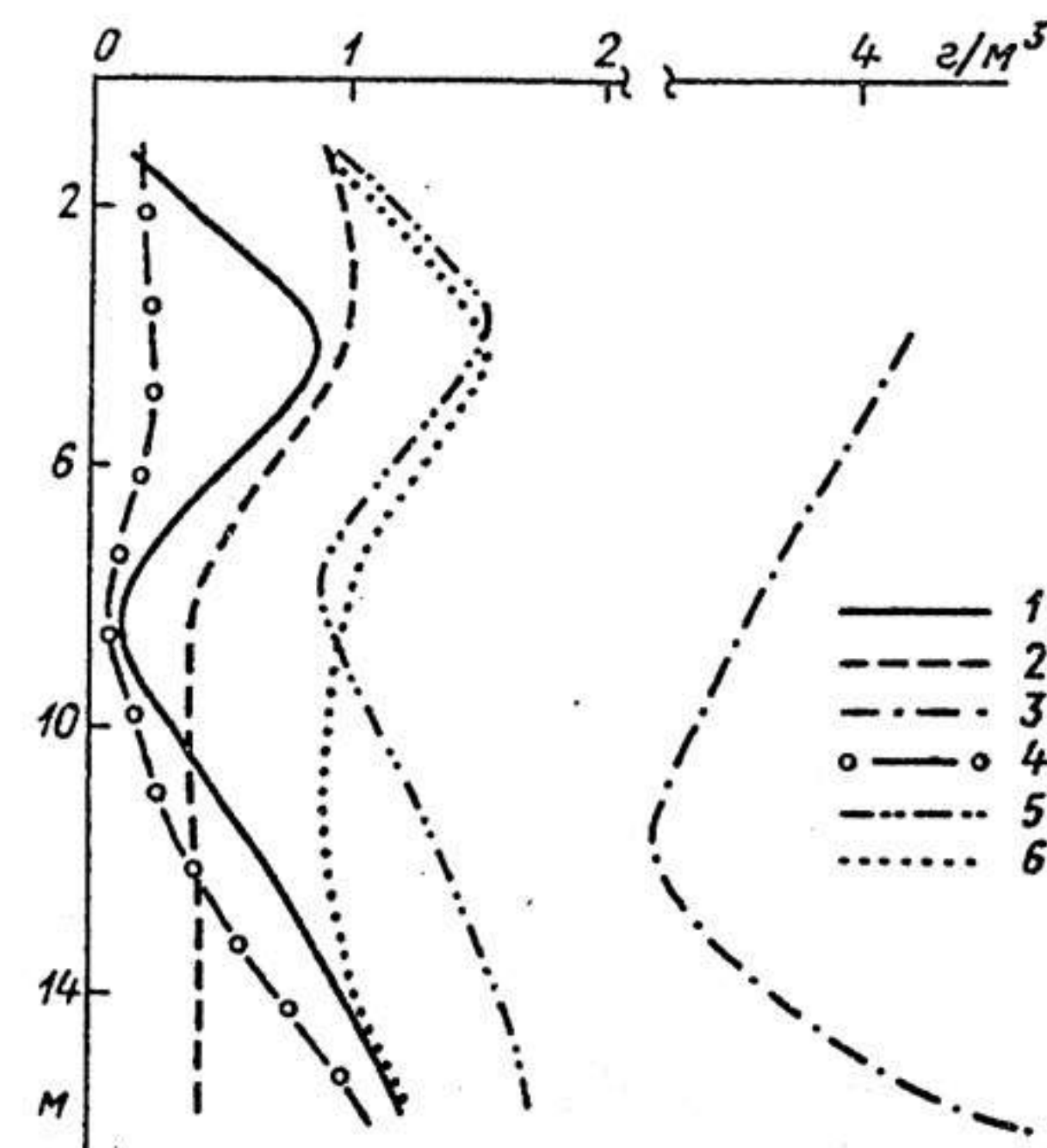


Рис. 3. Вертикальное распределение биомассы отдельных видов водорослей в июне 1979 г.  
1 — *Stephanodiscus rotula*, 2 — *Asterionella formosa*, 3 — *Aulacosira islandica*, 4 — *Stephanodiscus binderanus*, 5 — *Diatoma elongatum*, 6 — *Aulacosira subarctica*.



Летом в период массового развития синезеленых выравнивается температура между поверхностными и придонными горизонтами, свидетельствовала о постоянном перемешивании водной толщи, однако распределение водорослей было достаточно неоднородным. Синезеленые, обладая меньшей удельной массой, чем диатомовые, в большей мере зависели от ветровой и гидрологической ситуации в водоеме. При этом, имея и собственный механизм плавучести [106, 112], в штилевую погоду они образовывали подповерхностный максимум. Иногда их можно было обнаружить и на глубинных горизонтах. Вертикальные перемещения синезеленых в основном охватывали 10-метровый слой воды. Как правило, распределение фитопланктона в летнее время имело один пик. В местах поверхностного скопления синезеленых летом 1989 г. были отобраны пробы из 5-сантиметрового слоя воды. Общая биомасса фитопланктона в слое (поверхность — дно)  $1,65 \text{ г/м}^3$ , у поверхности она составляла  $25,3 \text{ г/м}^3$  за счет *Microcystis aeruginosa* ( $21,3 \text{ г/м}^3$ ). Очевидно, вертикальная дифференциация фитопланктона летом затрагивает очень узкие слои воды. Метровый батометр, использующийся как орудие лова фитопланктона, непригоден для оценки его микро-распределения. Поверхностные скопления синезеленых могут серьезно влиять на световой и кислородный режим в водоеме. Исследования на гипертрофном южноафриканском водохранилище показали, что поверхностные уплотнения *Microcystis aeruginosa* при численности около 1000 млрд кл./л ослабляли проходящую солнечную радиацию и снижали свободный газообмен [135], создавая анаэробные условия. Численность синезеленых в Рыбинском водохранилище с учетом их скоплений не превышала 300—400 млн кл./л. Летом 1989 г. концентрация  $\text{O}_2$  в придонных горизонтах составляла  $7,23 \pm 0,17 \text{ мг/л}$ , что в 1,5 раза меньше, чем в поверхностных, где она равна  $8,41 \pm 0,14 \text{ мг/л}$ . Наибольшие различия (в 2—3 раза) кислородного показателя по глубине ( $4,44 \pm 0,31 \dots 8,98 \pm 0,39 \text{ мг/л}$ ) наблюдались на станциях, расположенных на русле Волжского, Шекснинского и в центральной части Главного плесов, соответствующих судовому ходу. Однако на этих же участках отмечена и самая низкая численность синезеленых водорослей в столбе воды (12—76 млн кл./л). Наибольшая концентрация  $\text{O}_2$  ( $15,5 \text{ мг/л}$ ), наблюдавшаяся на мелководье восточного побережья Шекснинского плеса (пристань Мякса), была обусловлена интенсивной фотосинтетической деятельностью синезеленых, биомасса которых составляла  $12 \text{ г/м}^3$ , численность — 200 млн кл./л. Кислородное голодание в водохранилище, в принципе, исключено из-за хорошего перемешивания водной толщи. Сильное снижение концентрации  $\text{O}_2$  в придонных горизонтах могло быть вызвано активными деструкционными процессами, усиливающимися вдоль основного фарватера.

В начале осеннего периода сезонной сукцессии максимум численности фитопланктона был на глубине 10 м (см. рис. 2 а). Поздней осенью распределение диатомовых *Aulacosira islandica* и *Stephanodiscus binderanus* было более равномерным, а синезеленые по-прежнему концентрировались в поверхностных горизонтах. Сезонная динамика коэффициента вертикальной вариации биомассы и численности (рис. 4 кривые 3, 4), по которой можно судить о степени неоднородности распределения фитопланктона в толще воды, имела три максимума. Наибольшая неоднородность вертикального распределения наблюдалась в период летнего и осеннего минимума (см. рис. 4 кривые 1, 2), когда менялся доминирующий состав сообществ фитопланктона — летом диатомовые замещались синезелеными, а осенью синезеленые — диатомовыми. Вероятно, появление в водной толще молодых клеток из спор, покоящихся на дне водоема, и создавало эту неоднородность. Так, в июне прослеживалось накопление биомассы *Aulacosira islandica* ( $4,6 \text{ г/м}^3$ ) в придонных слоях воды (см. рис. 3) — явный признак усиливающейся седиментации отмирающих клеток, которая обычно следует после периодов массового развития большинства видов фитопланктона [130]. В течение всего лета *Aulacosira islandica* постоянно присутствовала на глубинных горизонтах в незначительном количестве (до  $0,3 \text{ г/м}^3$ ). В начале октября биомасса этого вида резко возросла (до  $1,8 \text{ г/м}^3$ ) и уже в конце месяца *Aulacosira islandica* доминировала также в эвфотной зоне. Наметились тенденции вертикального выравнивания ее биомассы.

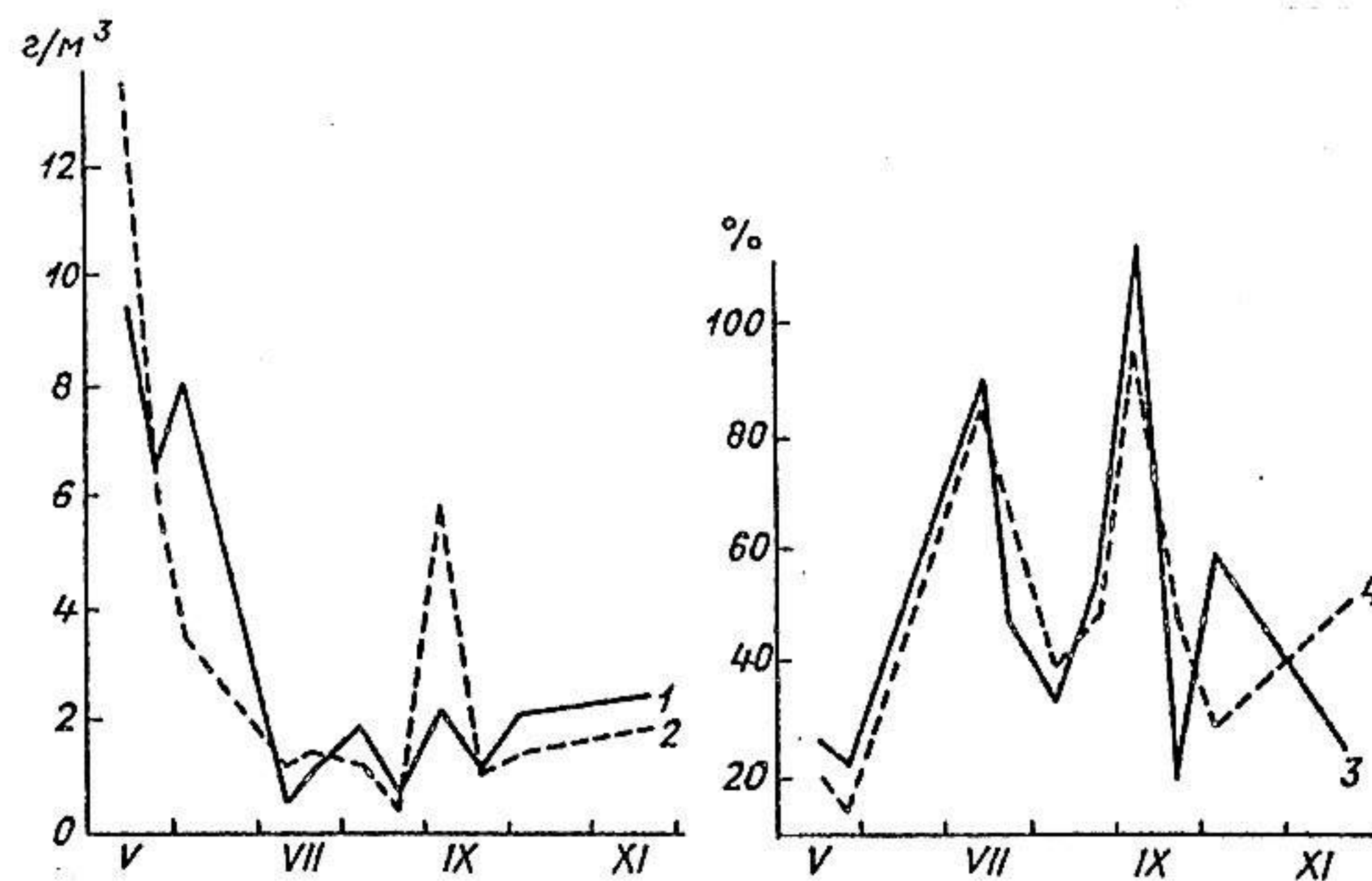


Рис. 4. Сезонная динамика биомассы (1, 2), коэффициента вертикальной вариации биомассы (3) и численности (4) фитопланктона. 1 — слой поверхность—дно, 2 — слой 0—2 м.



Таким образом, картина равномерного вертикального распределения фитопланктона прослеживалась весной и осенью при доминировании диатомовых водорослей. Летом максимум синезеленых перемещался в пределах 14-метрового слоя, охватывающего практически всю толщу воды. Подобное явление характерно и для диатомического оз. Сиверского (Вологодская обл.) [42]. Только летом в озере миграции синезеленых и динофлагеллят ограничивались слоем температурного скачка, выполняющего функцию „второго дна”. Приуроченность отдельных групп водорослей к определенным гидрологическим фазам неслучайна и тесно связана не только с условиями водной среды, но и с биологическими особенностями растительных гидробионтов, т. е. причины вертикальных перемещений водорослей носят как экзогенный, так и эндогенный характер. В свое время Рейнолдс [119] уже высказывал мысль, что в стратифицированных водоемах сезонная сукцессия фитопланктона определяется влиянием термического и химического градиентов. На примере Сиверского озера показано, что преобладание диатомовых водорослей в период весенне-осеннего перемешивания в условиях более высокой плотности среды детерминировано их природной потребностью в большей степени подвижности воды. Перемешивание воды необходимо для постоянного поддержания во взвешенном состоянии их „тяжелых” кремниевых панцирей в толще воды. Интересно, что иногда даже летом сильное ветровое перемешивание может стимулировать вспышку размножения диатомовых [119]. Не следует полностью исключать и саморегуляцию плавучести диатомей. Представители фитопланктона, не обладающие жгутиковым аппаратом, могут перемещаться за счет изменения удельной массы клеток. В частности, при фотосинтезе, когда накапливаются углеводы, удельная масса водорослей увеличивается, а при темновом дыхании, когда образуются белки и липиды, она уменьшается [62]. В условиях интенсивного перемешивания менее требовательные к световым условиям диатомовые адаптируются к средней освещенности в перемешиваемом слое, так как сокращается время их пребывания в эвфотной зоне [100]. Все это дает селективное преимущество диатомовым для массовой вегетации весной и осенью. В отличие от диатомовых синезеленые водоросли имеют более универсальный механизм регулирования плавучести за счет изменения тургорного давления в газовых вакуолях. Имея высокую скорость оседания, вполне достаточную для преодоления, например, глубины 18 м за 8 ч [132], синезеленые могут образовывать глубинные максимумы [120], пересекая даже температурный и плотностной градиенты [104]. Нередко их скопления можно наблюдать и в придонных слоях воды [93, 96]. Но, как правило, синезеленые образуют один пик, формирование которого на отдельных горизонтах следует рассматривать как факт адаптации к определенным условиям за счет пассивного механизма, увеличивающего время пребывания клеток на определенном горизонте [109]. Установлено, что в поверх-

ностных слоях при дефиците питательных веществ [112] и при повышенной интенсивности света [133], которая стимулирует накопление углеводов („балласта”) в клетках, снижается плавучесть и синезеленые начинают погружаться. При лимитировании по свету наблюдается увеличение плавучести, и синезеленые поднимаются в верхние слои воды. Наличие на исследуемом участке Рыбинского водохранилища максимума синезеленых на глубине, превышающей среднюю толщину перемешиваемого слоя (при скорости ветра 5—10 м/с она составляла 7—9 м [9]), можно определить как случай саморегуляции вертикального перемещения водорослей. Формирование двух пиков (в начале июля), вероятно, связано с усилением выедания фитопланктона. Вертикальные миграции водорослей, которые у неподвижных форм происходят при перемешивании водной среды, а у подвижных — за счет собственной способности обеспечивать себя оптимальными условиями питания и света, необходимы для роста водорослей. Это доказывают опыты в мешках по искусственному перемещению фитопланктона [104]. Клетки, надолго задерживающиеся на определенной глубине, не способны к размножению.

**Горизонтальное распределение.** Несмотря на то, что Рыбинское водохранилище относится к разряду мелких, хорошо перемешиваемых водоемов, в распределении фитопланктона по акватории водоема отмечена значительная неоднородность. Речные плесы более продуктивны как по средним многолетним показателям, так и по средним за сезон (табл. 6).

Таблица 6

Биомасса фитопланктона, г/м <sup>3</sup>					
Плес	1970	1971	1972	1981	Средняя многолетняя
Волжский+Главный	1,18*	3,06*	3,41*	2,72	3,06±1,60
Шекснинский	2,20**	1,81**	7,37***	5,52	4,44
Моложский	3,53**	2,83**	8,21***	3,80	4,50

Примечание. „\*“ — „\*\*\*“ — данные работ [87, 27, 5] соответственно.

Известно, что мелководная зона водохранилища отличается высоким уровнем развития фитопланктона и его ценотического разнообразия [41], а также спецификой таксономического состава [8, 77]. Горизонтальная неоднородность фитопланктона наблюдалась во время исследований в течение всего периода свободной поверхности и в глубоководной зоне. Его агрегированность нарастала по мере увеличения биомассы водорослей. Зависимость между нормированной биомассой и индексом Ллойда, оценивающим неоднородность распределения фитопланктона, описывалась линейным уравнением



$$C_L = 0,88 \lg B + 0,48 \quad (r = 0,77, n = 38).$$

При повышении агрегированности фитопланктона в свою очередь снижалось его ценотическое разнообразие. Связь между значениями индекса Ллойда и Шеннона—Уивера аппроксимировалась обратной линейной зависимостью при достоверном коэффициенте корреляции:

$$C_L = 1,93 - 0,41 H \quad (r = 0,47, n = 31).$$

В среднем самая высокая неоднородность распределения фитопланктона отмечалась в водах Главного плеса ( $C_L = 1,36$ ) в противоположность речным участкам водохранилища ( $C_L = 0,94...1,19$ ). Скопления водорослей в озерной части тесно связаны с циркуляционными процессами, характерными для ее водных масс [74]. Здесь же, по данным 1981 г., наблюдался и наиболее низкий уровень ценотического разнообразия фитопланктона:

Плес.....	Главный	Моложский	Волжский	Шекснинский
$\bar{H}$ .....	$2,20 \pm 0,11$	$2,35 \pm 0,16$	$2,36 \pm 0,18$	$2,95 \pm 0,12$

По соотношению различных отделов водорослей речным плесам свойственна самая большая доля диатомовых (табл. 7).

Таблица 7

Соотношение биомассы водорослей в плесах водохранилища, %

Год	Главный	Волжский	Шекснинский	Моложский
1969	$\frac{30}{64}$	$\frac{6}{89}$	—	—
1970	$\frac{52}{40}$	$\frac{22}{69}$	$\frac{33}{62}$	$\frac{23}{76}$
1971	$\frac{33}{58}$	$\frac{24}{70}$	$\frac{18}{70}$	$\frac{13}{85}$
1972	—	—	$\frac{18}{74}$	$\frac{18}{79}$
1978	$\frac{24}{64}$	$\frac{22}{65}$	—	—
1979	$\frac{31}{49}$	$\frac{9}{80}$	—	—
1981	$\frac{55}{39}$	$\frac{41}{56}$	$\frac{17}{70}$	$\frac{31}{64}$

Примечания: 1. За 1969—1971 гг. — данные В. А. Елтзаровой [27], за 1972 г. по Моложскому плесу — данные И. М. Балонова [5], за 1972 г. — по Шекснинскому плесу и за 1978—1981 гг. — данные автора. 2. Числитель — синезеленые, знаменатель — диатомовые.

В Центральном плесе заметно увеличение участия синезеленых, которые в отдельные годы составляли до 50 % средневегетационной биомассы фитопланктона.

По средней за сезон сапробности, оцененной по индикаторным видам водорослей, воды всех плесов водохранилища сходны и относятся к  $\beta$ -мезосапробному классу [48].

Пространственная неоднородность фитопланктона Рыбинского водохранилища связана с разнообразием абиотических факторов, свойственным такому большому и сложному по морфометрии водоему. Сезонную последовательность горизонтальной гетерогенности фитопланктона можно проследить по данным 1981 г.

В 1981 г. активная вегетация водорослей, обусловленная диатомовыми, началась в речных плесах водохранилища — Волжском и Шекснинском. Этому способствовала высокая температура воды (до 15° С) и достаточная обеспеченность притоков биогенными веществами в зимне-весенний период [83]. Основную долю биомассы водорослей Шекснинского плеса составляла *Aulacosira islandica*, поступающая с шекснинскими водами. Фитопланктон Волжского плеса отличался обилием мелкоклочных видов из рода *Stephanodiscus*: *S. hantzschii* и *S. minutulus*, попадавших с волжскими водами. В Главном плесе, где все еще сохранялась низкая зимняя температура воды, поверхностная гетеротермия способствовала горизонтальному расслоению фитопланктона. Так, максимальные численность (24 млн. кл./л) и биомасса (16 г/м<sup>3</sup>) водорослей отмечались в южной, наиболее прогретой части водоема. В северной части численность фитопланктона составляла всего 2 млн. кл./л, биомасса — 0,32 г/м<sup>3</sup>. Фитопланктон Моложского плеса в этот период, несмотря на высокую температуру воды и биогенную обеспеченность, по уровню развития можно было сравнить с планктоном центральной части Главного плеса, где наблюдалось лишь начало весенней вегетации диатомовых, обусловленной появлением представителей рода *Stephanodiscus*. Весенний максимум диатомовых в Моложском плесе по времени сильно запаздывал. После смены доминантов на *Aulacosira granulata* весенний пик водорослей был приурочен к началу периода летнего минимума фитопланктона Главного плеса.

Летнее развитие синезеленых *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa* начиналось в западной части центрального плеса в конце июня. В течение июля их вегетация охватила весь водоем, затрагивая первоначально воды Шекснинского и Моложского плесов. На протяжении всего летнего периода основная масса водорослей обычно концентрировалась в южной и восточной частях водоема (ст. 2 и 5) (рис. 5 б). „Цветение“ синезелеными не распространялось лишь на верхний участок Шекснинского плеса (ст. 28), где практически круглый год преобладали диатомовые. Но уже в конце августа горизонтальная неоднородность



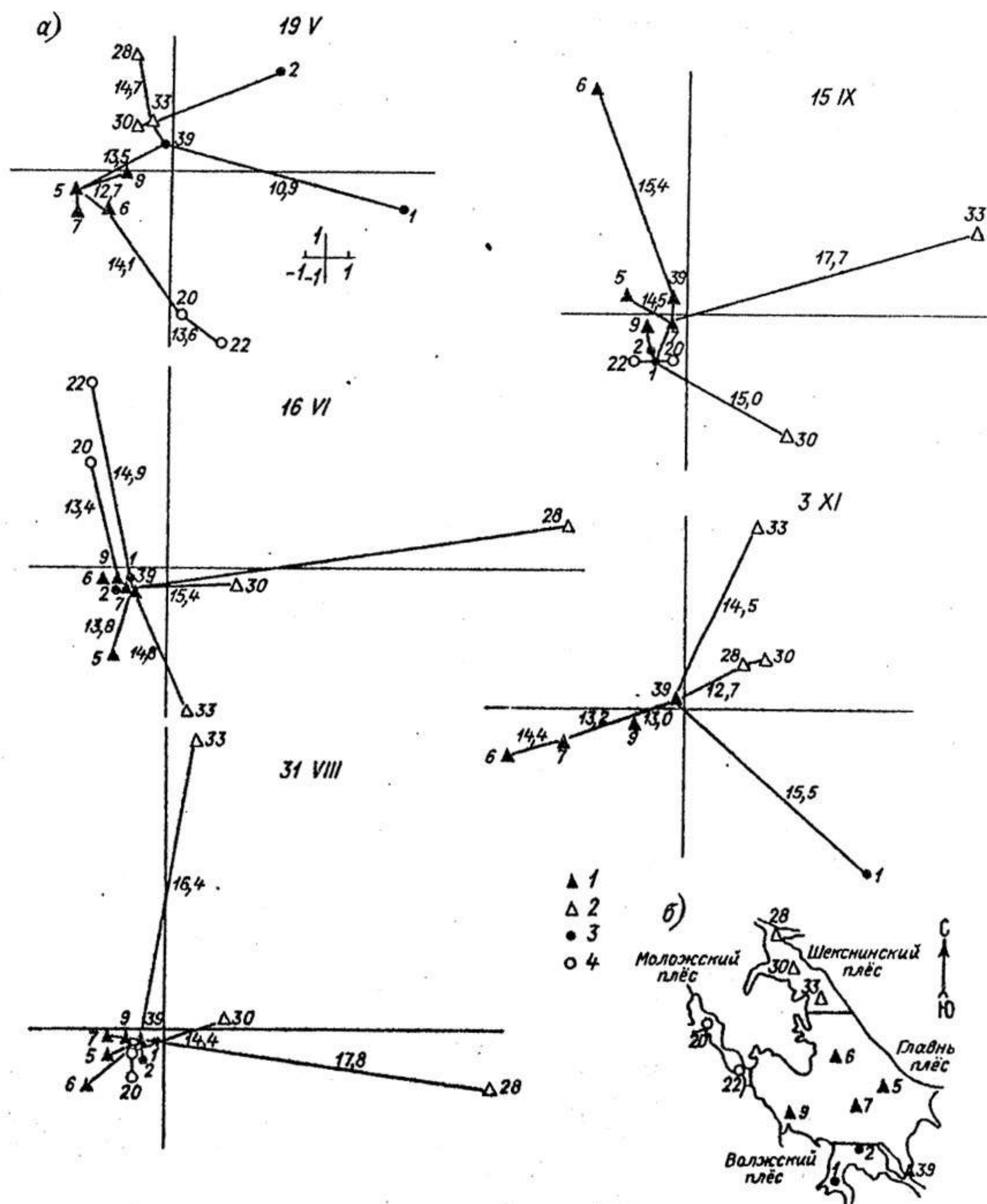


Рис. 5. Распределение станций в пространстве первых двух главных компонент (а) и их расположение (б) в 1981 г. в Главном (1), Шекснинском (2), Волжском (3) и Моложском (4) плесах.

распределения фитопланктона увеличивалась. Влияние вод центрального плеса сказывалось только до станций, граничащих с речными участками (ст. 2 и 33). В центральной части водохранилища выделялся северо-западный участок (ст. 5 и 6), где наблюдалось скопление *Microcystis aeruginosa*. На остальной акватории доминировал *Aphanizomenon flos-aquae*. В начале сентября, когда синезеленые почти полностью были вытеснены диатомовыми, поступающими из речных плесов, их остаточное пятно было заметно на ст. 6. При этом состав доминирующих видов, представленный *Aulacosira islandica* и *Stephanodiscus binderanus*, по всему водоему был удивительно однообразен. Анализ данных с помощью метода главных компонент, учитывающий участие не только доминирующих таксонов, показал, что наибольшая горизонтальная ценотическая гетерогенность фитопланктона наблюдалась весной и осенью (см. рис. 5 а). В пространстве двух первых главных компонент станции каждого плеса занимали отдельное место во всех координатных углах. В летний период (31/VIII) обычно самостоятельные пространственные классы образовывали станции только Шекснинского плеса. Это объясняется неравномерностью развития фитопланктона вдоль продольной оси этого участка. Летний максимум в верховье плеса был обусловлен диатомовыми, а на последующих участках их постепенно заменяли синезеленые, поступающие из центральной части водохранилища. Наиболее близки в ценотическом отношении воды Главного и Волжского плесов. В период летнего минимума (16/VI) прежде всего станции Волжского плеса присоединялись к классу центрального озера участка. Такая картина устойчиво прослеживалась в течение всего лета. Осенью рассеивание станций по разным координатным плоскостям свидетельствовало об увеличении горизонтальной дискретности распределения фитопланктона.

При анализе горизонтальной структуры альгоценозов следует учитывать, что данные на различных станциях получены неодновременно, так как технически неосуществим одновременный отбор проб с одного судна на таком большом водоеме, как Рыбинское водохранилище. Однако эта возможность представилась летом 1986 г., когда работы проводились с двух судов одновременно на трех разрезах, охватывающих практически всю акваторию. Эти материалы позволили оценить и краткосрочные изменения горизонтального распределения фитопланктона [42]. Оказалось, что при устойчивой погоде в течение 5 сут картина пространственной неоднородности распределения фитопланктона довольно постоянна. Ценотически однородны воды Главного плеса. Фитопланктон речных участков имел наибольшее разнообразие альгоценозов, что отражает их гетерогенность (рис. 6). Дифференциация станций в пространстве главных компонент четко совпадала с градицией вод по гидрофизическим показателям [92], соответствующим морфометрическим особенностям Рыбинского водохранилища.







Детальная картина горизонтального распределения фитопланктона в Волжском и Главном плесах, которые наиболее близки в ценоотическом отношении, получены по данным стандартных наблюдений в 1979 г. (рис. 7 а). Самая большая неоднородность прослеживалась в минимумах его сезонной динамики (см. рис. 7 б) — станции разбросаны по разным координатным углам и соединены в одной точке. В максимумах, наоборот, замечена определенная последовательность расположения станций, что свидетельствует об их тесной взаимосвязи. В данный период наибольшее сходство наблюдалось между участками Волжского плеса (ст. 1 и 2).

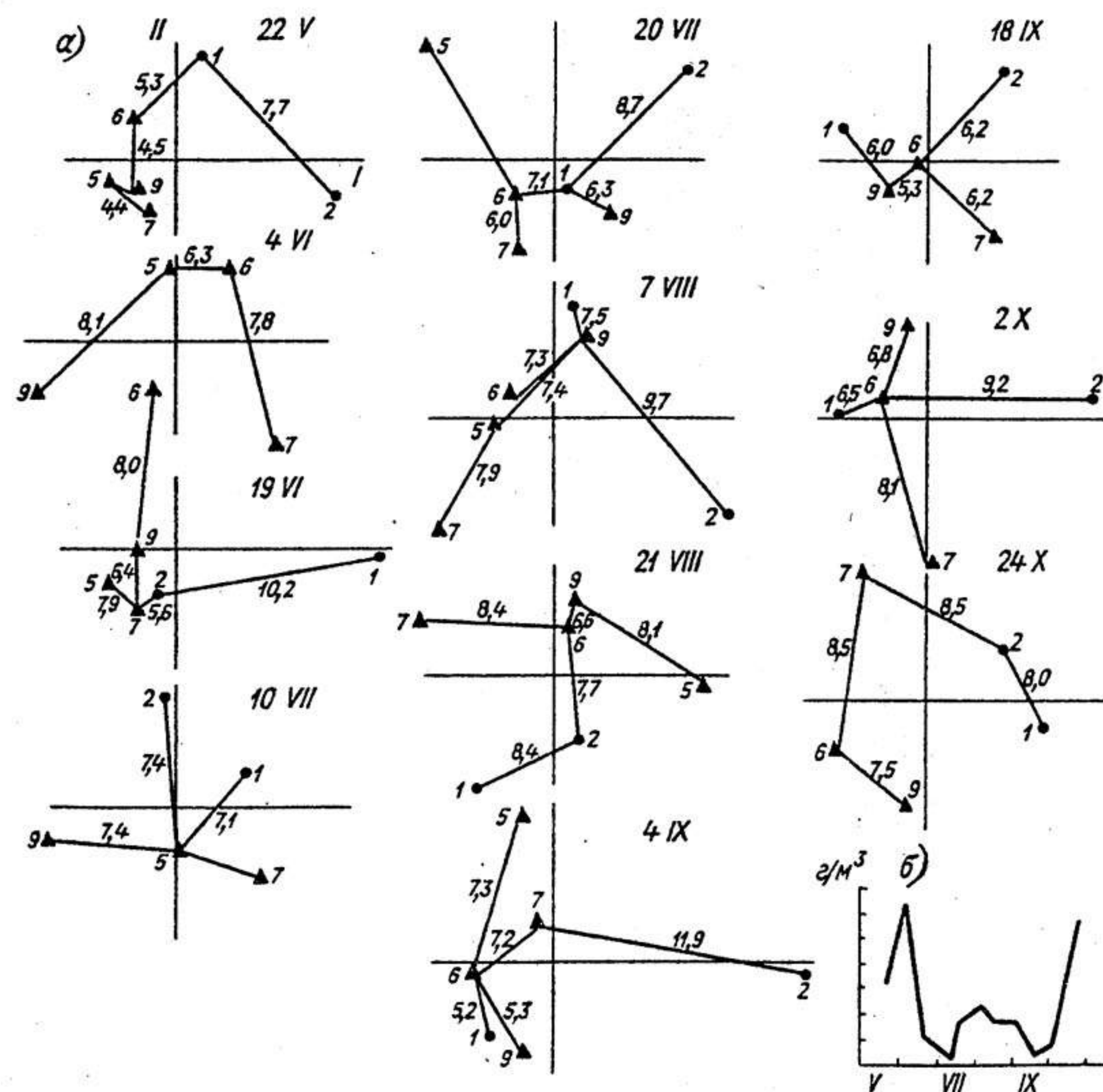


Рис. 7. Распределение станций в пространстве первых двух главных компонент (а) и сезонная динамика биомассы фитопланктона (б) в 1979 г. Усл. обозн. см. рис. 5. Номера станций те же, что и на рис. 5 б.

В семи случаях из одиннадцати из основной группы точек выделялась ст. 2 (у бывшего г. Молога). Фитопланктон этой станции отличался не только своеобразием альгоценозов, но и самой высокой средней за сезон биомассой (табл. 8). Своеобразие данного участка можно объяснить его расположением в зоне смешения двух разных водных масс — моложской и волжской, и можно назвать его зоной экотона.

Таблица 8

Средняя за период свободной ото льда поверхности биомасса фитопланктона в различных участках водохранилища, г/м³

Станция	1978 г.	1979 г.	1981 г.	
	0—2 м	0—дно	0—2 м	0—дно
<b>Волжский плес</b>				
1	0,990 ± 0,217	1,247 ± 0,471	3,590 ± 0,730	3,084 ± 0,670
2	2,279 ± 0,545	4,046 ± 1,735	6,298 ± 1,320	4,461 ± 0,960
Средняя	1,634 ± 0,332	2,647 ± 0,925	4,840 ± 0,930	3,743 ± 0,584
<b>Главный плес</b>				
7	1,235 ± 1,152	2,200 ± 0,730	2,790 ± 0,780	1,770 ± 0,520
5	1,263 ± 0,543	2,040 ± 0,570	4,980 ± 1,490	2,890 ± 0,890
6	1,433 ± 0,453	2,014 ± 0,763	2,540 ± 0,670	2,370 ± 0,730
9	1,077 ± 0,256	1,684 ± 1,271	2,300 ± 0,560	1,910 ± 0,330
Средняя	1,260 ± 0,219	1,980 ± 0,310	3,240 ± 0,450	2,360 ± 0,320
<b>Моложский плес</b>				
20	—	—	4,100 ± 1,250	3,190 ± 0,820
22	—	—	3,510 ± 0,930	3,000 ± 0,820
Средняя	—	—	3,800 ± 0,760	3,100 ± 0,560
<b>Шекснинский плес</b>				
33	—	—	5,810 ± 1,170	4,310 ± 0,900
30	—	—	4,720 ± 0,780	4,360 ± 0,760
28	—	—	6,090 ± 1,370	5,360 ± 1,190
Средняя	—	—	5,520 ± 0,630	4,660 ± 0,550

Из изложенного следует, что глубоководная зона водохранилища очень разнородна как по составу альгоценозов, так и по уровню их развития. Поэтому при оценке уровня трофности водохранилища по средним за сезон показателям полностью теряется информация о своеобразии его отдельных районов.

По данным 1978—1981 гг., со средней за сезон биомассой ( $B$ ) фитопланктона хорошо скоррелирована максимальная летняя биомасса ( $B_{\text{макс}}$ ). Взаимосвязь этих показателей описывалась линейным уравнением (рис. 8):

$$B = 0,41 B_{\text{макс}} + 0,59 \quad (r = 0,92, n = 34).$$



Это подтверждает мнение других авторов о том, что летний фитопланктон хорошо отражает состояние трофности водоемов [71, 90]. Исходя из этого для определения границ горизонтальной неоднородности распределения фитопланктона Рыбинского водохранилища использованы материалы летних сборов 1989 г., выполненных на большом числе станций, охватывающих практически все биотопы. Поскольку такие подробные сведения приводятся впервые, то следует более детально остановиться на их результатах.

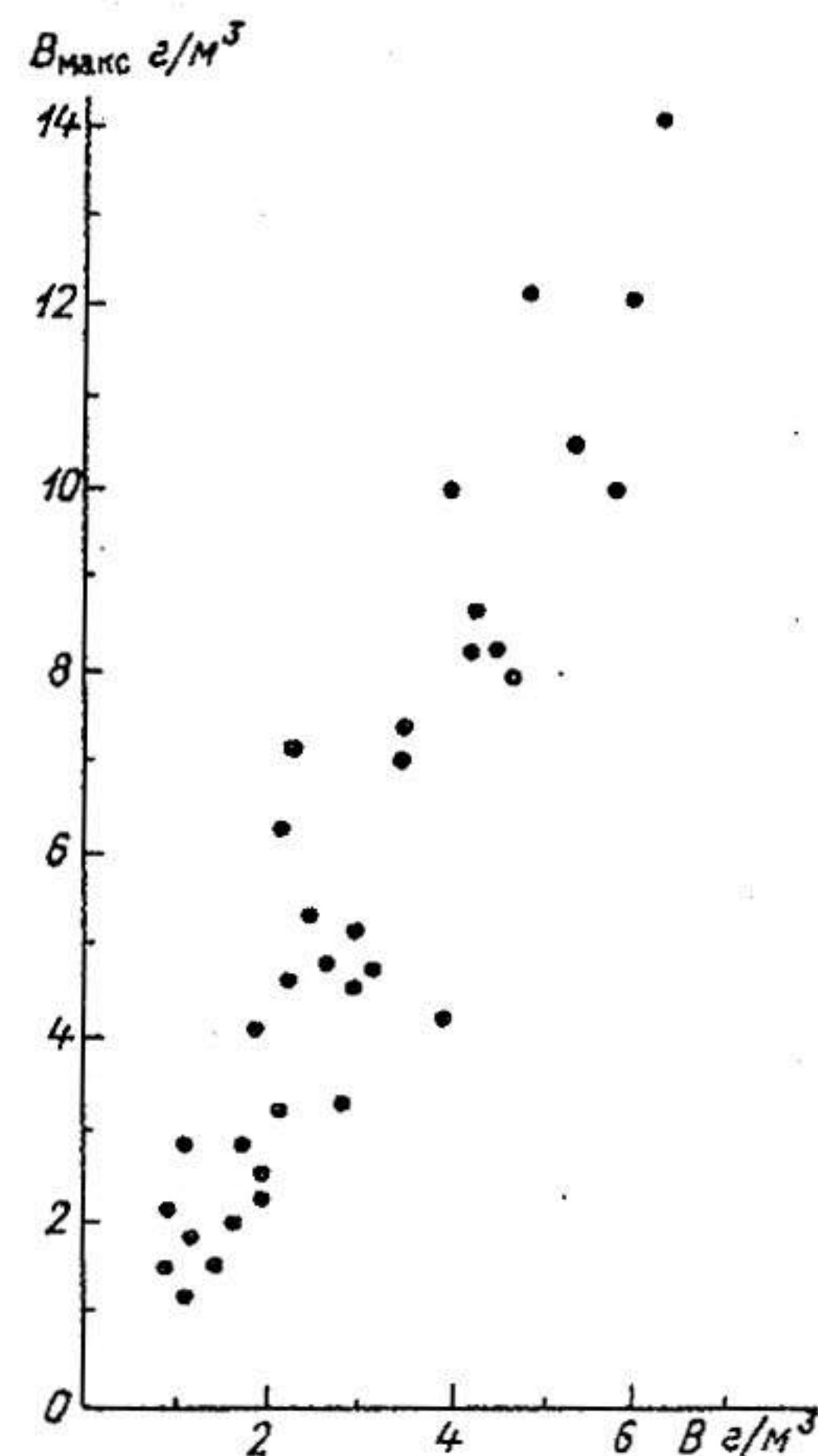


Рис. 8. Связь между максимальной летней (по оси ординат) и средней за сезон (по оси абсцисс) биомассой фитопланктона в Рыбинском водохранилище.

В летний период 1989 г. (июль—август) по всему водоему численно преобладали синезеленые водоросли (рис. 9), представленные тремя видами: *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* и *M. holsatica*. В Моложском и Шекснинском плесах господствовал *Aphanizomenon flos-aquae* за исключением мелководий восточного побережья Шекснинского плеса, где доминировал *Microcystis holsatica*. Этот вид численно превалировал на обширной акватории, охватывая всю юго-западную часть водоема. На станциях, расположенных в центре водохранилища, в альгоценозах преобладал *Microcystis aeruginosa*, занимающий на остальных участках сопутствующее положение.

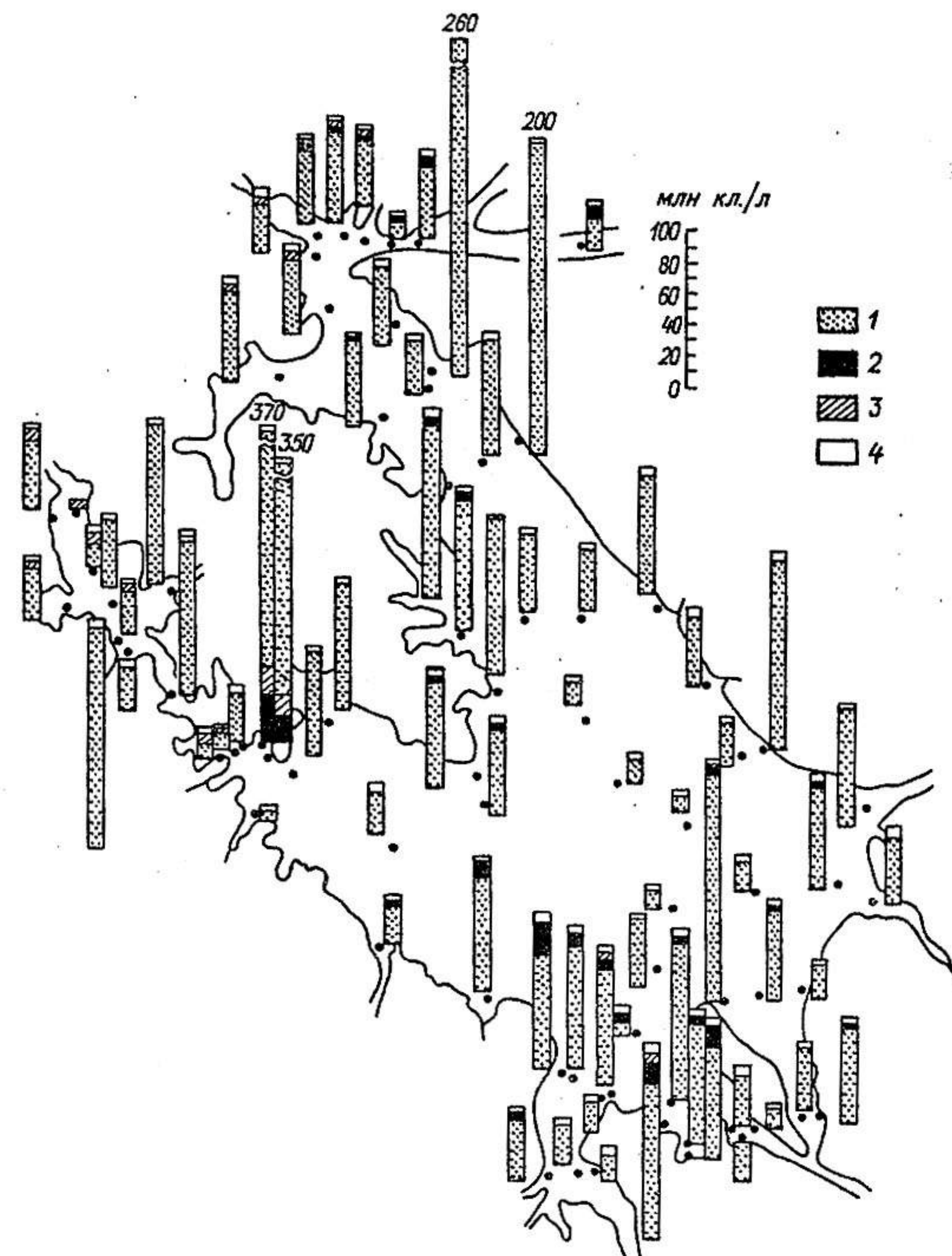


Рис. 9. Распределение численности фитопланктона по акватории Рыбинского водохранилища летом 1989 г.  
1 — синезеленые, 2 — зеленые, 3 — диатомовые, 4 — прочие.



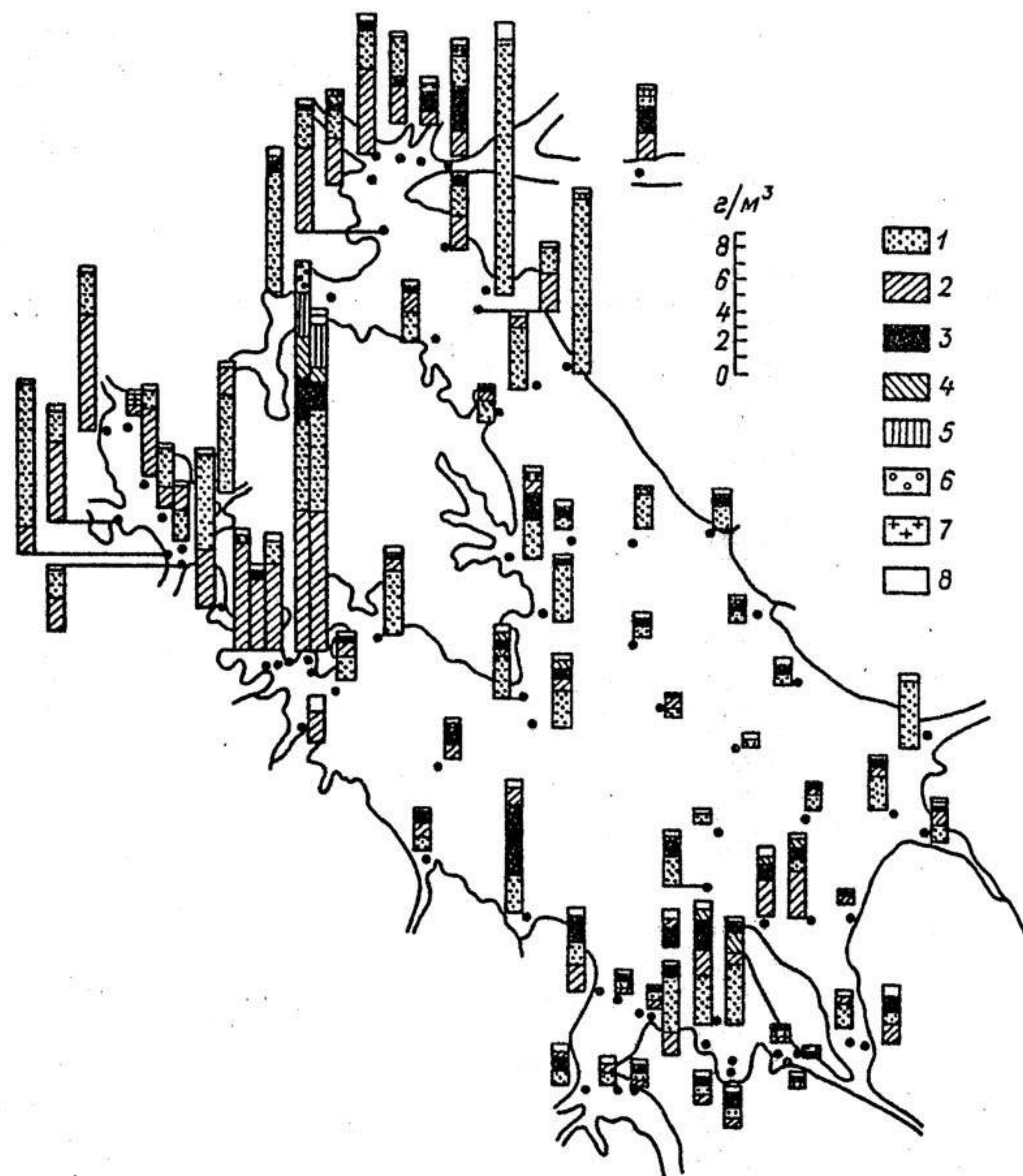


Рис. 10. Распределение биомассы фитопланктона по акватории Рыбинского водохранилища летом 1989 г.  
1 — синезеленые, 2 — диатомовые, 3 — зеленые, 4 — криптофитовые, 5 — динофитовые, 6 — эвгленовые, 7 — золотистые, 8 — прочие.

Суммарную биомассу фитопланктона создавали главным образом три группы водорослей — синезеленые, диатомовые и зеленые (рис. 10). В открытых участках центральной и южной частей водоема доминировал *Microcystis aeruginosa*, а на отдельных участках побережья — *Aphanizomenon flos-aquae*. В водах, примыкающих к западному побережью, господствовали зеленые: *Mougeotia elegantula*. В русловых плесах заметно увеличивалось

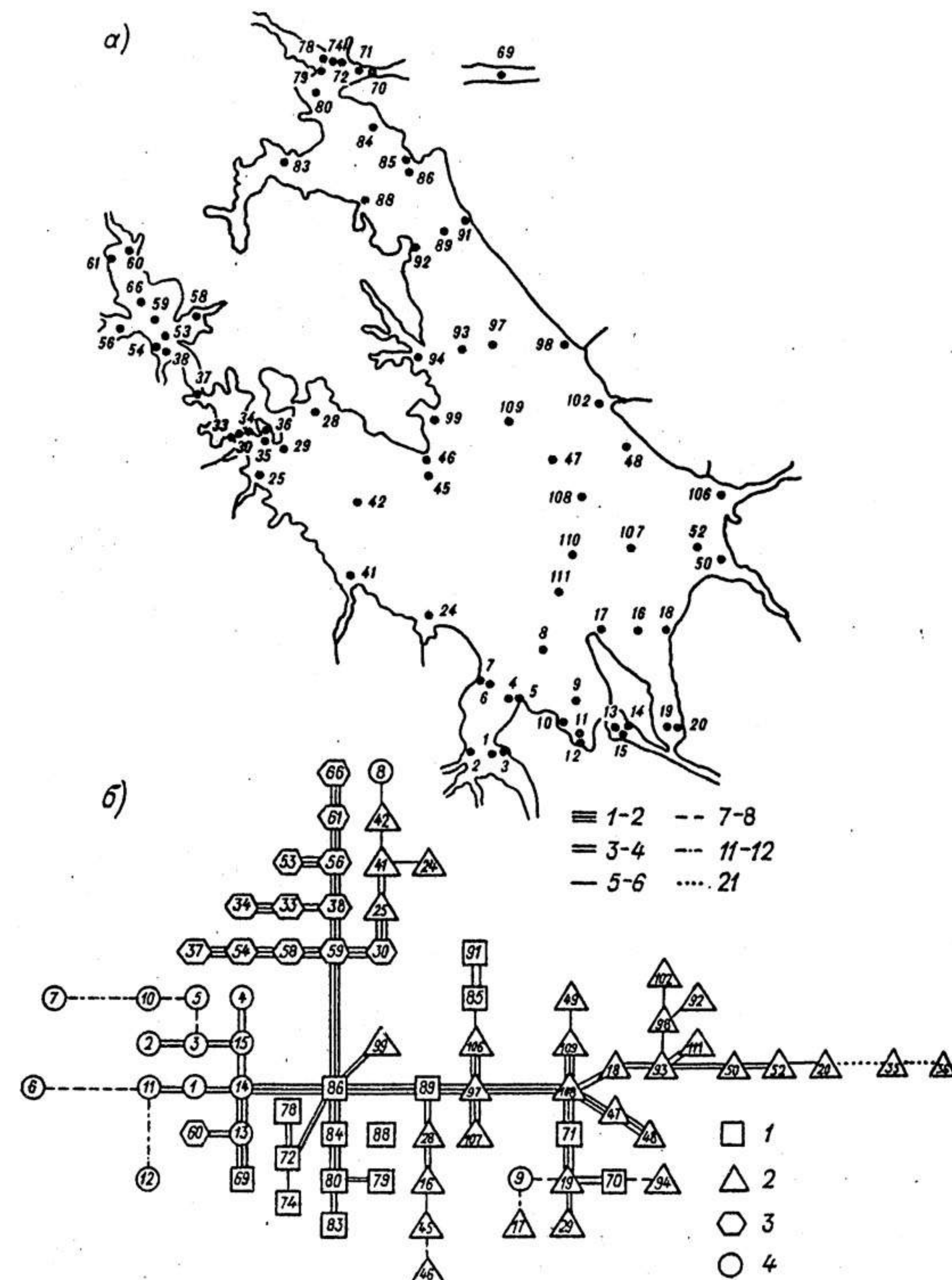


Рис. 11. Расположение станций (а) и дендрит их альгоценоотического сходства (б) летом 1989 г.

1 — станции Шекснинского, 2 — Главного, 3 — Моложского, 4 — Волжского плесов; цифры внутри условных знаков — сила связи по мере убывания.



участие диатомовых: в Моложском и Шекснинском — за счет *Aulacosira granulata* и *Stephanodiscus binderanus*, в Волжском — *Skeletonema subsalsum*. На отдельных станциях в качестве структурообразующих видов выступали динофлагелляты. В частности, в Мшичинском заливе (рис. 11 а) (ст. 35 и 36) доминировал *Ceratium hirundinella*, на глубоководной станции в районе пос. Переборы (ст. 13) превалировал *Peridinium latum*. На отдельных участках южной акватории водохранилища и в Мшичинском заливе можно отметить значительную долю биомассы криптоноад. Наибольшая биомасса свойственна сообществам Моложского и Шекснинского плесов (табл. 9), что повторяет общую тенденцию, полученную по средневегетационным показателям.

Таблица 9

Биомасса фитопланктона Рыбинского водохранилища  
в летний период 1989 г., г/м<sup>3</sup>  
(числитель — разброс, знаменатель — среднее значение)

Плес	Зона	
	мелководная	глубоководная
Главный	0,905–8,887/4,37±0,57	0,898–5,437/2,68±0,61
Волжский	0,917–8,126/4,01±0,88	0,794–7,097/2,48±0,79
Моложский	7,561–25,858/13,48±2,82	1,366–10,503/5,39±0,97
Шекснинский	2,345–17,312/9,07±2,71	3,028–9,109/6,11±0,56

В целом биомасса водорослей на мелководьях в 1,5–2,0 раза больше, чем в глубоководной зоне водохранилища. Связь биомассы с глубиной выражалась обратной степенной зависимостью (рис. 12). Биотическое разнообразие альгоценозов в среднем по плесам убывало по мере нарастания биомассы водорослей:

Плес.....	Волжский	Главный	Шекснинский	Моложский
$\bar{H}$ м.....	4,42±0,18	3,44±0,14	3,38±0,28	2,84±0,26
$\bar{B}$ г/м <sup>3</sup> ....	3,29±0,61	3,47±0,35	7,04±0,94	9,16±1,73

Уровни ценотического разнообразия открытой части водоема и его мелководной зоны существенно не различались. Можно лишь отметить его увеличение в прибрежных альгоценозах Моложского и Шекснинского плесов.

Синэкологический анализ, проведенный методом главных компонентов, показал, что все станции (76) по мере скоррелированности численности таксонов (101) в альгоценозах вытянулись вдоль второй и четвертой координатных плоскостей. Сокращение анализируемого числа водорослей до 45 практически не изменило картину пространственного распределения

станций (рис. 13). Только точки, характеризующие мелководье Мшичинского залива, переместились из четвертого в первый координатный угол, занимая по-прежнему обособленное положение. Это характеризует их альгоценотическую специфику. Все остальные участки образовали один большой класс, в котором их координаты были настолько взаимосвязаны, что по ним можно провести линию регрессии. Внутри этого класса наибольший градиент (удаленность друг от друга) наблюдался между станциями верхнего участка молоджского плеса (крайние точки во 2-й координатной плоскости) и мелководий Волжского плеса (ряд нижних точек в 4-м координатном углу). Совсем не вычленились участки побережья, за исключением защищенного мелководья Мшичинского залива. Причина этого может заключаться в том, что в прибрежной зоне станции располагались в основном в пределах 2-метровой изобаты, т. е. полосы наибольшего контакта и интенсивного обмена с открытой частью водохранилища. Своеобразие же планктонных альгоценозов увеличивается по мере их приближения к урезу воды, начиная с глубин около 1 м, как было показано ранее на примере разреза Коприно—Борок [41]. Отсутствие градации на классы может объясняться и растянутостью во времени отбора проб. Чтобы подробнее рассмотреть взаимосвязь и расположение отдельных станций, по евклидовому расстоянию построен дендрит, где учтены порядок и степень сходства различных участков водоема (см. рис. 11 б). Оказалось, что несмотря на близость станций в пространстве главных компонентов, по составу фитопланктона можно вычленивать три водные массы: молоджскую, шекснинскую и вол-

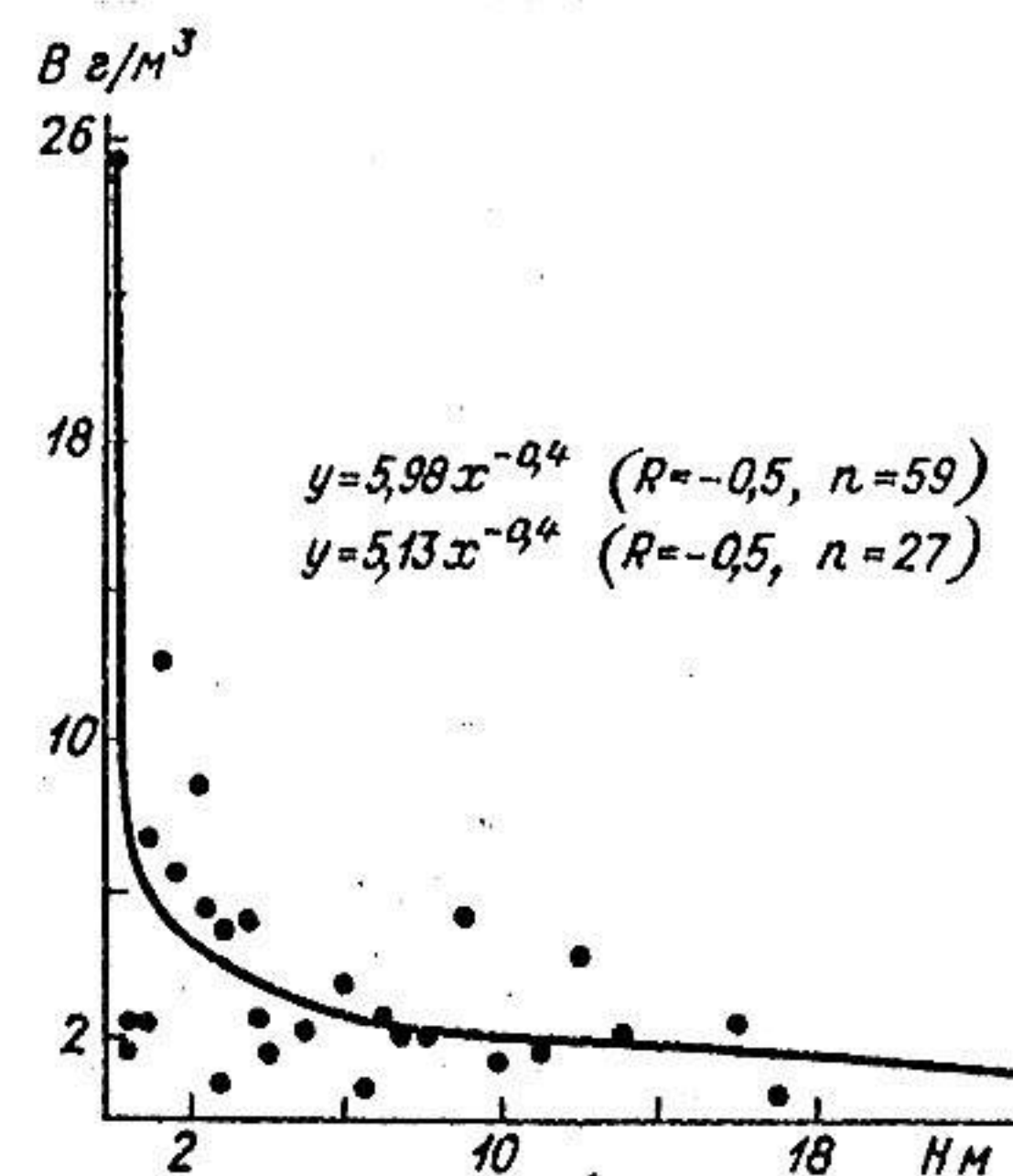


Рис. 12. Зависимость биомассы фитопланктона от глубины в Рыбинском водохранилище летом 1989 г.



жскую. Причем влияние вод Моложского плеса распространялось вдоль западного побережья Главного (ст. 24, 25, 41 и 42) вплоть до ст. 8, расположенной на стыке волжских и моложских вод (зона экотона). Центральная часть водохранилища в альгоцено-тическом отношении определялась в основном шексинскими водами. Таким образом, в период наибольшей однородности фитопланктона летом по соотношению водорослей можно выделить три главные водные массы, сформированные тремя реками, образовавшими этот водоем.

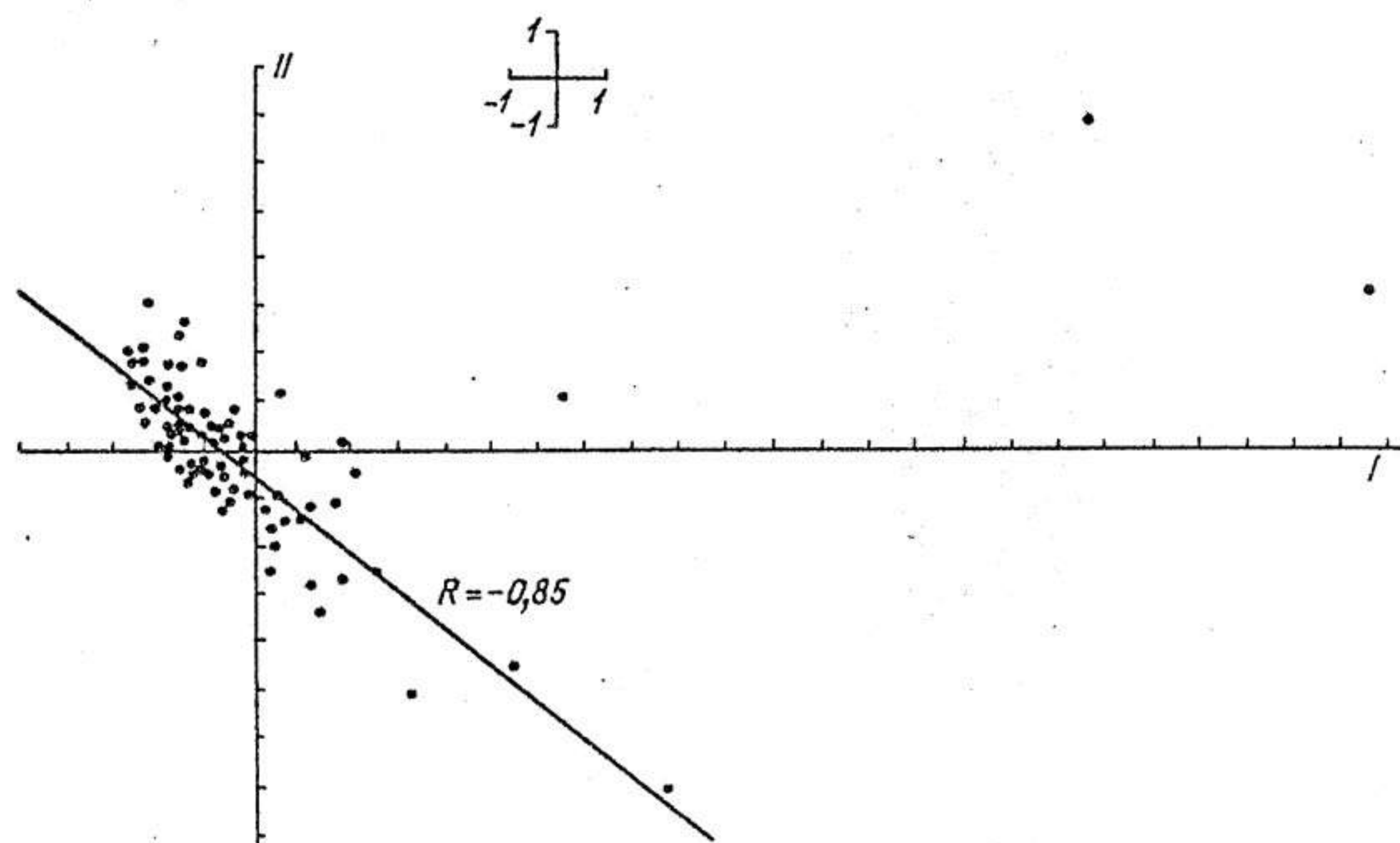


Рис. 13. Расположение станций в пространстве первых двух главных компонентов летом 1989 г.

Горизонтальной неоднородностью фитопланктона предопределяется и вариабельность степени трофности водохранилища. Однако известные шкалы для оценки типологии водоемов разработаны исходя из средних за сезон значений биомассы фитопланктона. Чтобы определить возможность использования имеющихся классификаций для летнего фитопланктона, необходимо проследить частотный характер распределения его биомассы по аналогии, предложенной для градации вод по численности бактериопланктона Братского водохранилища [60]. Кривые распределения биомассы фитопланктона Волжского и Главного плесов (по данным 1978—1981 гг.) и в сумме по всем

четырем плесам водохранилища очень близки (рис. 14). Их асимметричность свидетельствует о наличии факторов, способствующих появлению биомассы меньше, чем средняя биомасса в эти годы ( $1,4\text{--}2,7\text{ г/м}^3$ ). Перелом полученных кривых наблюдался в классе с биомассой  $3\text{--}4\text{ г/м}^3$ , что равнозначно границе между мезотрофными и эвтрофными водами по типологии С. П. Китаева [34]. Все частоты, расположенные ниже этой границы, характеризовали

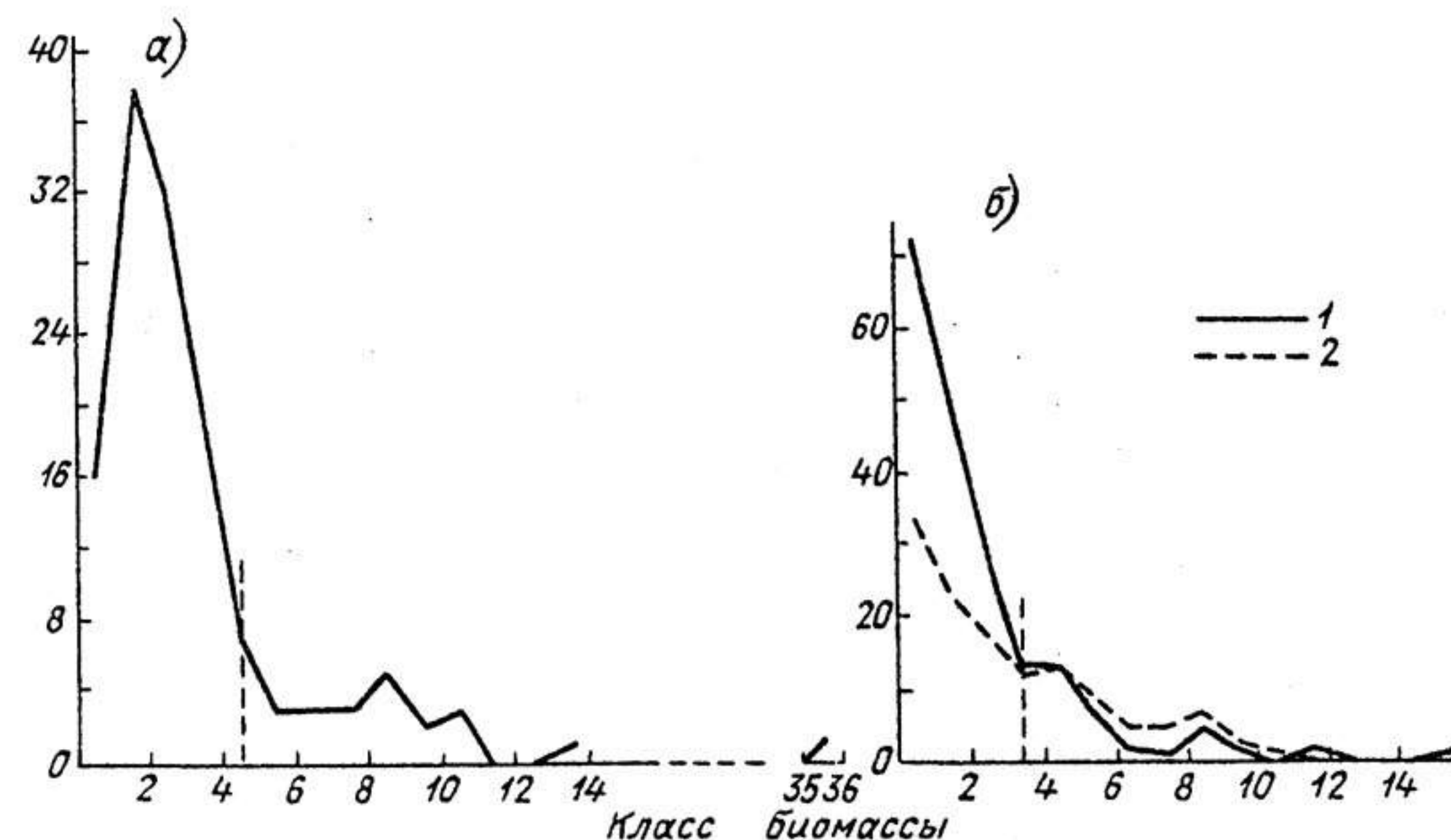


Рис. 14. Распределение частот встречаемости биомассы фитопланктона в летний (а) период и в период свободной поверхности (б).

а — Главный и Волжский плесы в 1978—1981, 1986, 1989 гг., б — Главный и Волжский плесы в 1978—1981 гг. (1), Главный, Волжский, Шексинский и Моложский плесы в 1981 г. (2).

эвтрофную зону, выше — олиго-мезотрофную. Максимальная частота встречаемости биомассы летнего фитопланктона (в 1978—1981, 1986, 1989 гг.) соответствовала ее средним за сезон значениям —  $1\text{--}2\text{ г/м}^3$ . Этого и следовало ожидать, исходя из уравнения связи летней и средневегетационной биомассы (см. рис. 8). Однако граница перелома кривой распределения летнего фитопланктона приходилась на класс  $4\text{--}5\text{ г/м}^3$ . Если взять среднее значение из двух интервалов биомассы, где прослеживался резкий изгиб кривой распределения ( $4\text{ г/м}^3$ ), то оно будет соответствовать значению, предложенному С. П. Китаевым. Поэтому по значениям летней биомассы фитопланктона проведена градация вод Ры-



бинского водохранилища по уровню трофности (рис. 15). Можно выделить мезотрофные воды, занимающие центральную часть Главного и русловой участок Волжского плесов. К эвтрофному типу относились водные массы Шекснинского и Моложского плесов, а также часть прибрежной зоны Главного и Волжского плесов. Классификация вод по биомассе фитопланктона очень сходна с распределением зон органического загрязнения (рис. 16). Самые чистые участки располагались в центральной части водохранилища. Участки повышенной сапробности приурочены к прибрежным мелководьям и району Череповецкого промышленного комплекса. В центре водоема выявлены и самые низкие концентрации общего

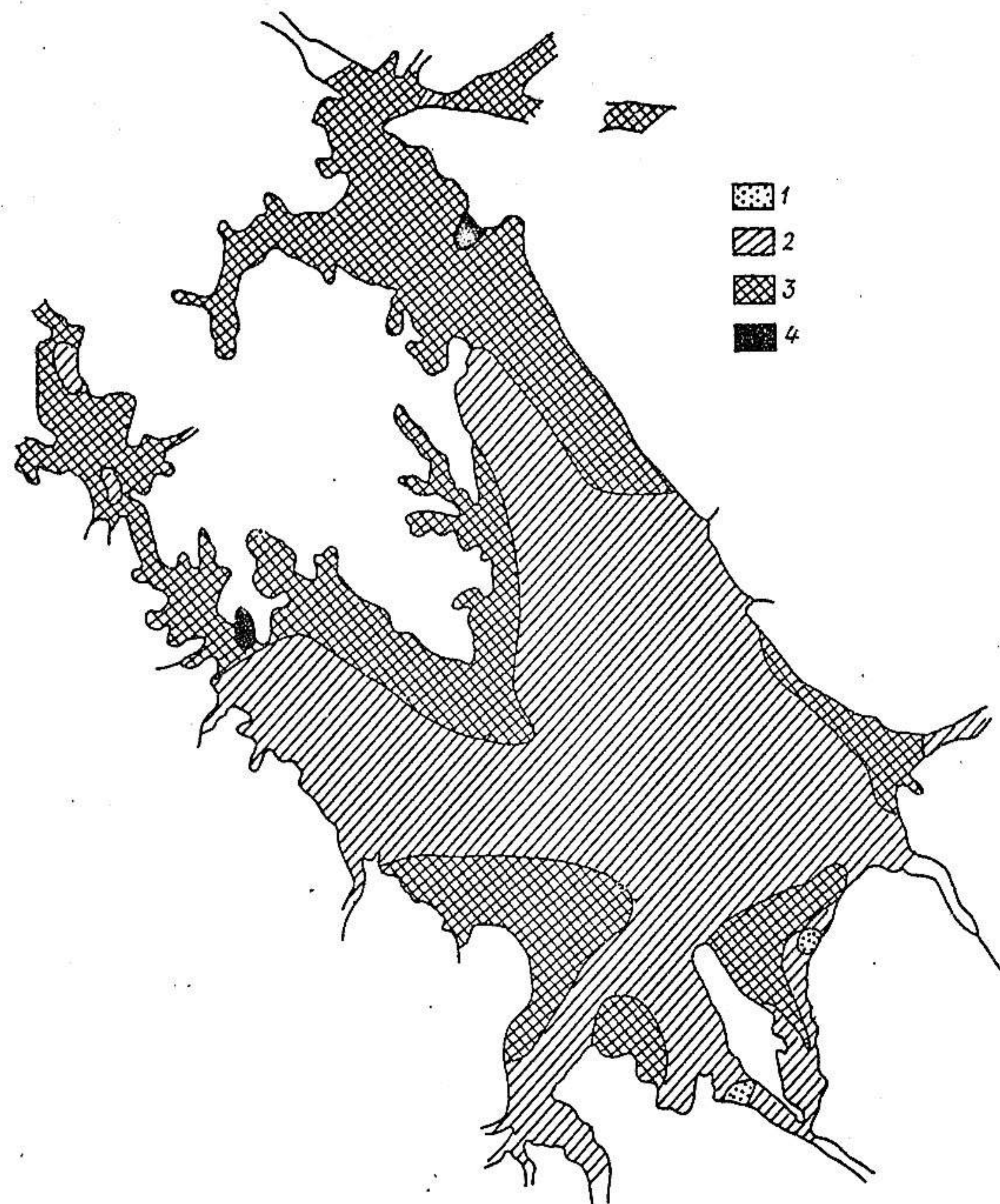


Рис. 15. Распределение биомассы фитопланктона в Рыбинском водохранилище летом 1989 г., г/м³.  
1 — < 1, 2 — 1—4, 3 — 4—16, 4 — > 16.

сов, а также часть прибрежной зоны Главного и Волжского плесов. Классификация вод по биомассе фитопланктона очень сходна с распределением зон органического загрязнения (рис. 16). Самые чистые участки располагались в центральной части водохранилища. Участки повышенной сапробности приурочены к прибрежным мелководьям и району Череповецкого промышленного комплекса. В центре водоема выявлены и самые низкие концентрации общего

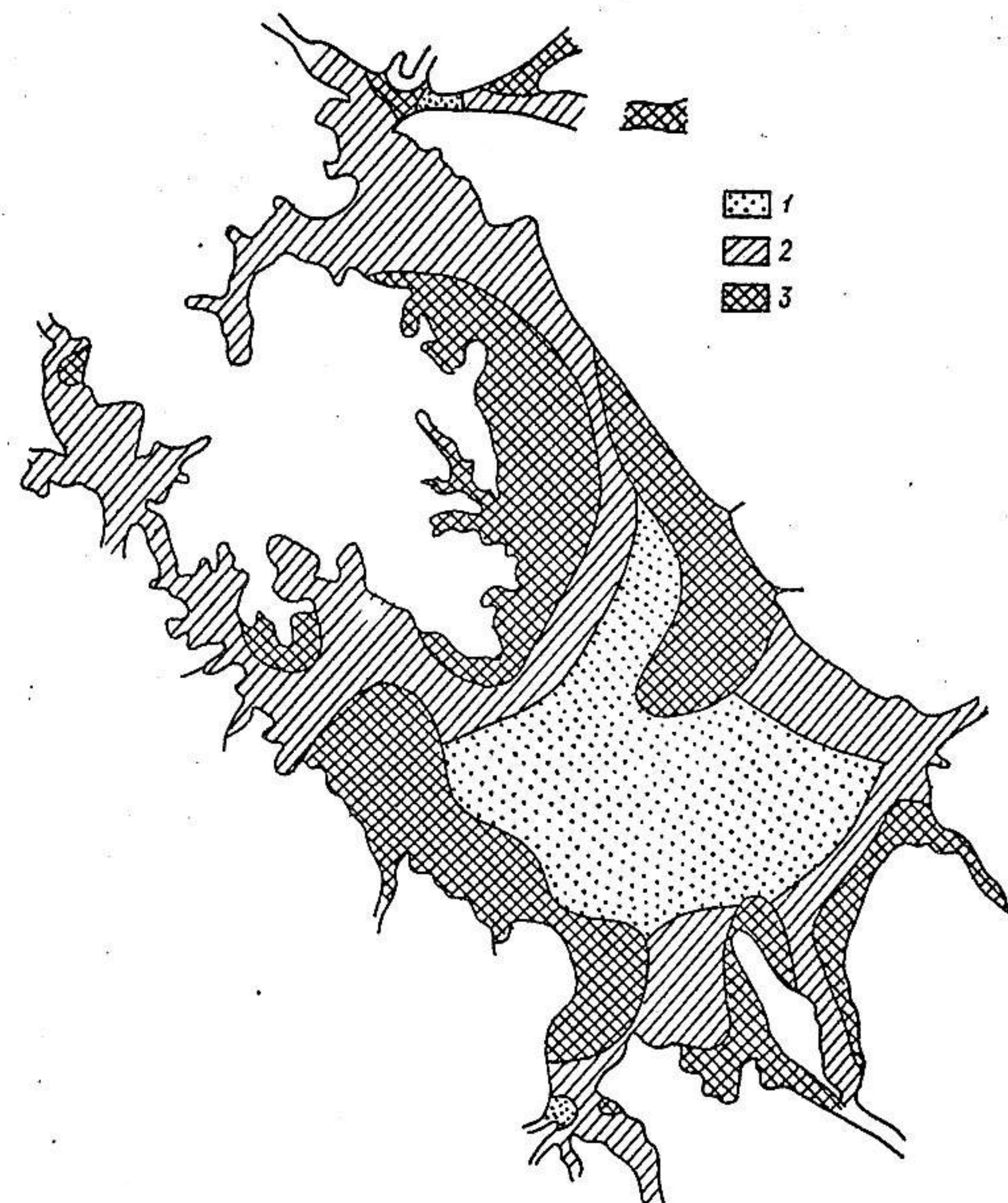


Рис. 16. Распределение вод Рыбинского водохранилища с разной сапробностью (по численности) фитопланктона летом 1989 г.  
1 — 1,8—1,9; 2 — 1,9—2,0; 3 — 2,0—2,3.



фосфора  $42 \pm 5$  мкг/л в противоположность его речным плесам —  $50 \pm 3 \dots 98 \pm 15$  мкг/л. Таким образом, воды Моложского и Шекснинского плесов, а также литоральная зона Главного являются своеобразным биофильтром, способствующим сохранению чистой воды и озерной части водоема. Исходя из сильной гетерогенности фитопланктона Рыбинского водохранилища, оценка его трофности по результатам стандартных наблюдений, проводимых главным образом в центральной зоне, искажает истинную картину масштабов антропогенного эвтрофирования. Требуется расширение сети стандартных станций.

#### Межгодовые изменения фитопланктона и их тенденции при эвтрофировании.

Регрессионный анализ многолетних данных, полученных при исследовании фитопланктона на шести стандартных станциях за 30-летний период, показал, что достоверного увеличения биомассы водорослей в Рыбинском водохранилище не прослеживалось [43] в отличие от содержания в воде основного фотосинтетического пигмента фитопланктона — хлорофилла „а“ [80]. Однако детальное изучение многолетней динамики фитопланктона позволило выделить две фазы в ходе основной сукцессии, которые достоверно различались по средней многолетней биомассе за 1954—1979 гг. ( $1,51 \pm 0,52$ ) и за 1971—1981 гг. ( $2,34 \pm 0,53$ ) (рис. 17).

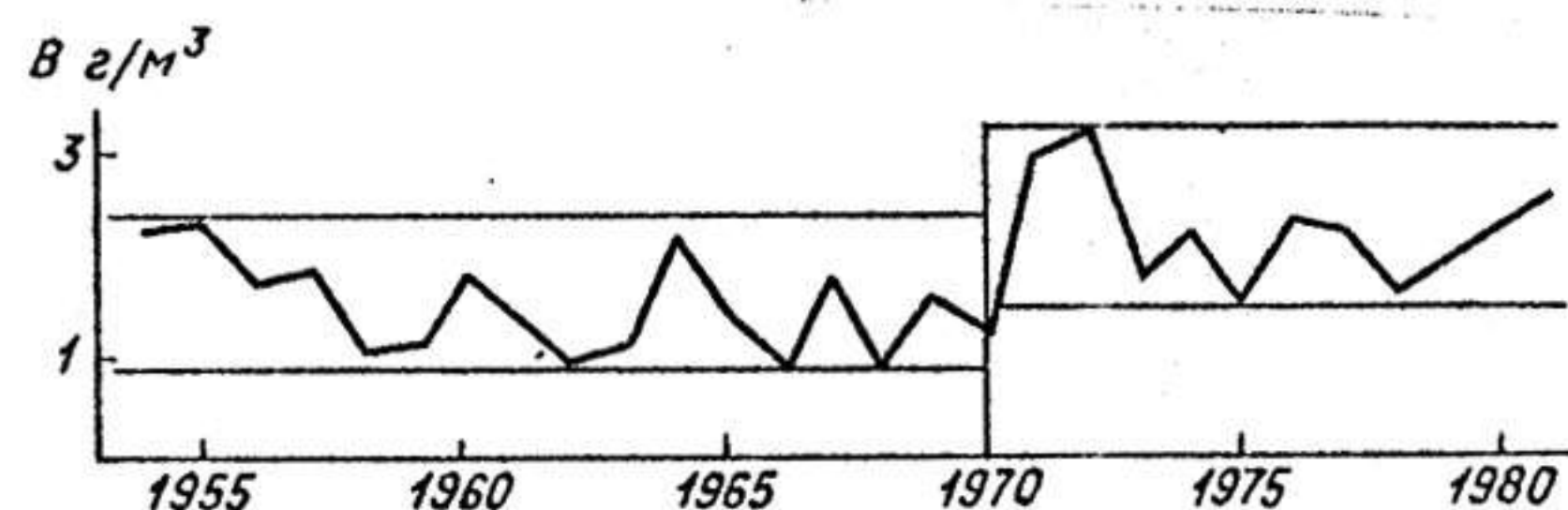


Рис. 17. Многолетние изменения средней за период свободной поверхности биомассы фитопланктона в Волжском и Главном плесах.

Оценка влияния гидроклиматических факторов (уровень воды, скорости течения и ветра, падающая суммарная солнечная радиация, температура воды) показала, что наибольший вклад в эту разницу по расстоянию Махаланобиса внесли скорость ветра ( $v = 53\%$ ) и солнечная радиация ( $S = 26\%$ ). В первой фазе

<sup>1</sup> Мера различий зависимых объектов в многомерном пространстве признаков

влияние этих двух независимых друг от друга факторов было достоверным по  $F$ -критерию ( $F = 7,30 > F_{\text{табл}} = 3,89$ ) и описывалось уравнением пошаговой множественной регрессии;

$$B = -1,15 + 0,0014S - 0,222v \quad (r = 0,74).$$

Во второй фазе эта связь была недостоверна. Напрашивается предположение, что более высокий уровень межгодовых колебаний биомассы фитопланктона во второй фазе обусловлен влиянием антропогенного эвтрофирования. Эти доводы вполне согласуются с увеличением биомассы зоопланктона Рыбинского водохранилища, которое отчетливо стало прослеживаться после 1970 г. [86]. Однако в отличие от непрерывного увеличения биомассы планктонных животных межгодовые флюктуации биомассы фитопланктона после перехода на новый уровень вновь стабилизируются. Постоянство биомассы водорослевых сообществ можно объяснить изменением их размеров. Часто процессу эвтрофирования сопутствует увеличение разнообразия и обилия наиболее требовательных к высокому содержанию питательных веществ [131] центрических диатомовых из рода *Stephanodiscus* [15, 105]. В Рыбинском водохранилище в середине 60-х годов наблюдалось увеличение доли *Stephanodiscus hantzschii* и *S. incognitus* (*S. hantzschii* var. *pusillus* Grun.) [56]. Последний прочно закрепился в весенних сообществах фитопланктона вплоть до 70-х годов [28]. В конце 70-х годов (данные автора) можно отметить нарастание численности *Stephanodiscus minutulus* (*S. perforatus* Gencal et Kazmin) до 14 млн. кл./л и появление среди доминирующих видов мелкоклочных криптоноид *Chroomonas acuta* (до 2,4 млн. кл./л) и синезеленых *Microcystis holsatica* (до 55 млн. кл./л). Наличие в планктоне подобных форм влечет за собой увеличение диапазона колебаний биомассы по размерным классам. Связь между биомассой фитопланктона и среднеквадратическим отклонением, характеризующим степень ее вариабельности по размерным классам, выражалась по летним данным 1989 г. прямой линейной зависимостью (рис. 18). Следовательно, должно наблюдаться нарастание суммарной биомассы сообществ. Однако увеличение числа мелких клеток водорослей, как показано на примере совершенно разнотипных водоемов — оз. Байкала [75] и Нарочанских озер [68], сопровождается обычно сокращением числа крупных. Это способствует стабилизации биомассы. Ее постоянство может быть обусловлено и увеличивающимся прессом зоопланктона, для которого основная часть потребляемых клеток водорослей колеблется в пределах 2—30 мкм [51]. Фитопланктон Рыбинского водохранилища морфологически представлен в основном колониальными, ценобиальными и нитчатыми формами. Для сезонной динамики среднеценотического объема клеток водорослей характерно три максимума (рис. 19),



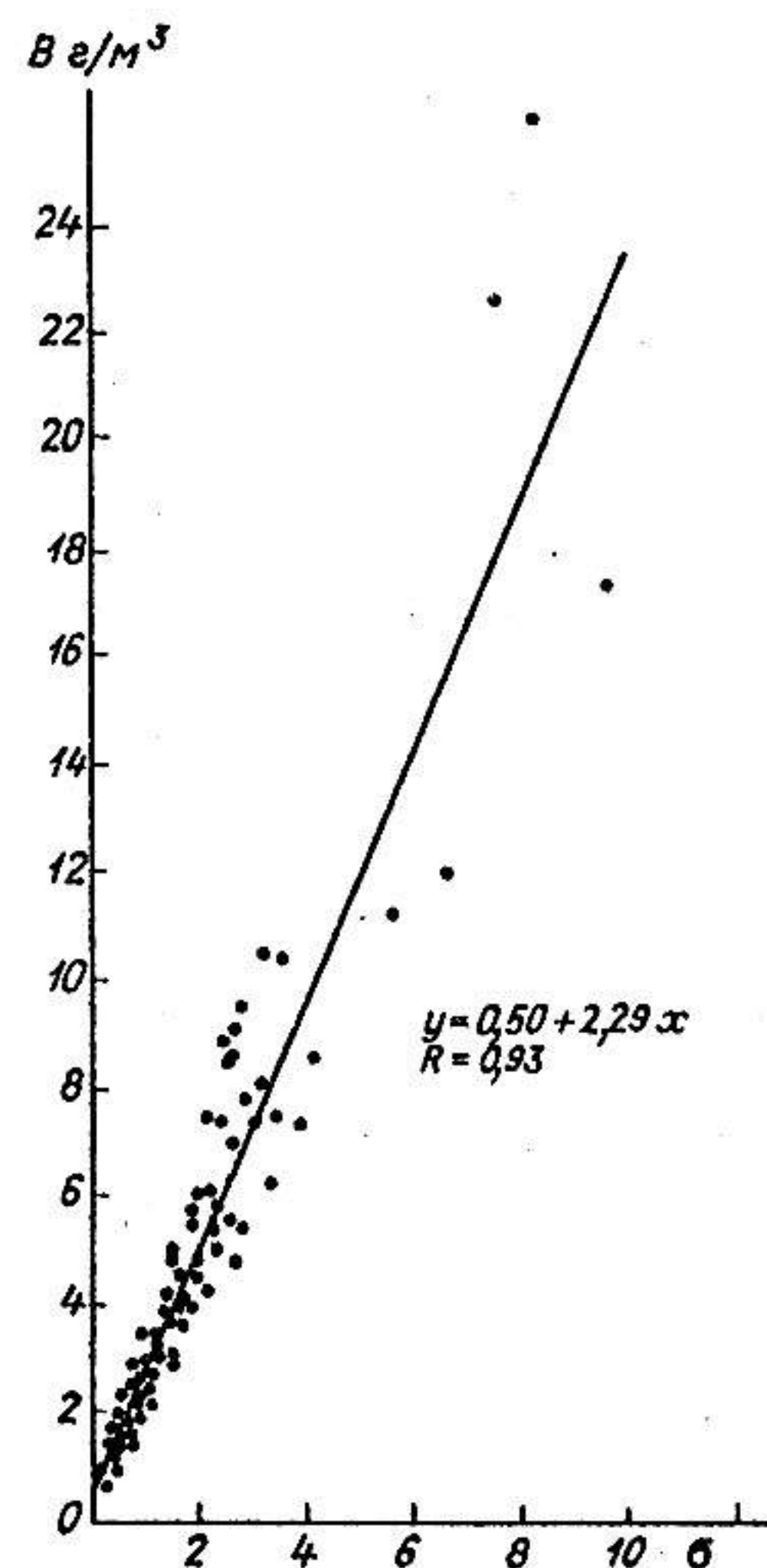
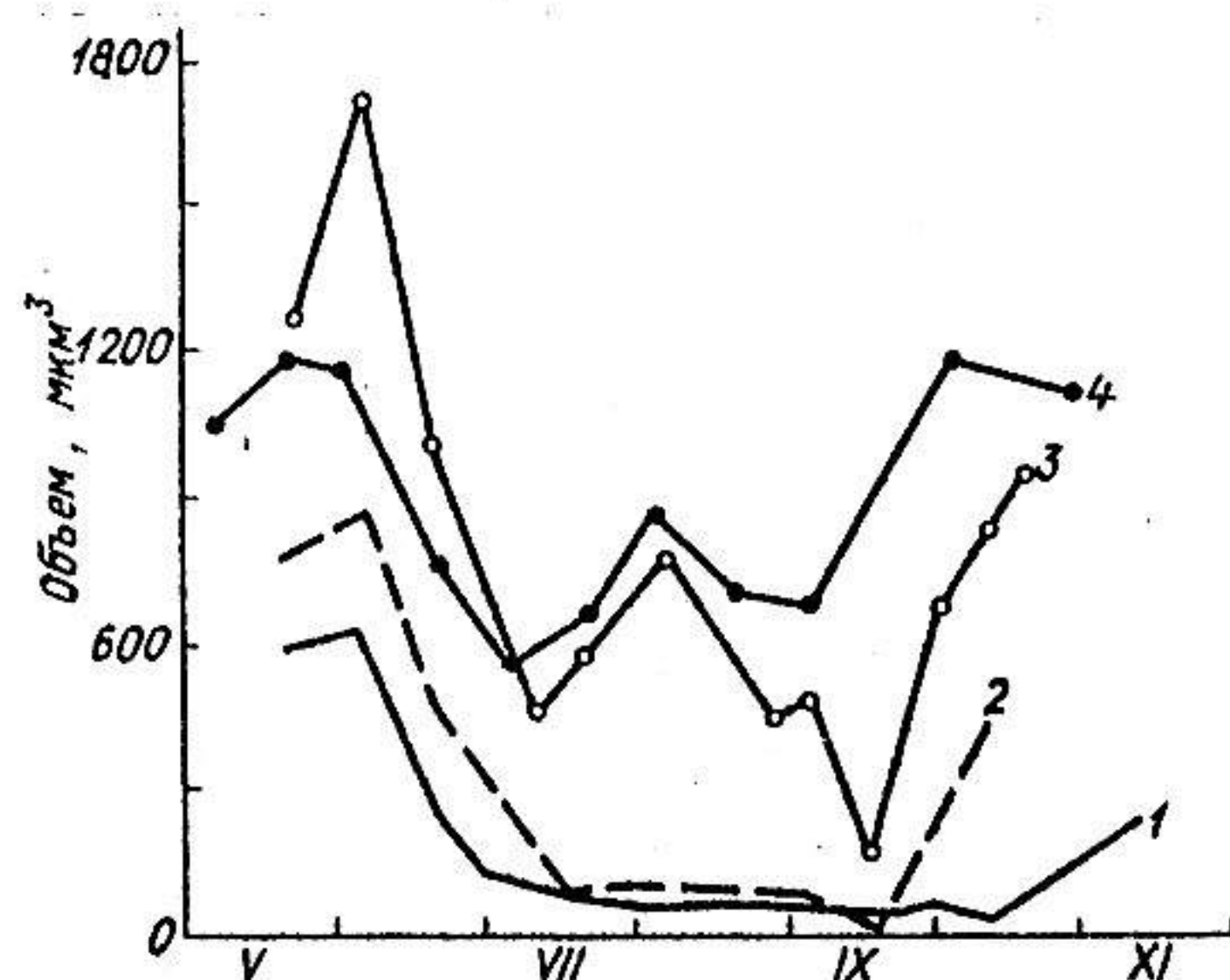


Рис. 18. Связь между биомассой фитопланктона ( $г/м^3$ ) и степенью ее вариальности ( $\sigma$ ) по размерным классам фитопланктона меньше 2, 2—20 и больше 20 мкм.

Рис. 19. Сезонная динамика среднecenотического объема клеток фитопланктона.

1 — в Главном плесе в 1981 г., 2 — в Шекснинском плесе в 1981 г., 3 — в Главном и Волжском плесах в 1979 г., 4 — в Главном и Волжском плесах в 1978 г.



соответствующих пикам сезонной периодичности изменения их биомассы. Весенний и осенний максимумы обусловлены крупными клетками диатомовых, летний — более мелкими синезелеными. В течение ряда лет на фоне общего уменьшения среднecenотических размеров водорослей заметна тенденция наиболее резкого сокращения объема клеток летних сообществ. Это особенно заметно в период с преобладанием погоды антициклонального характера (в 1981 г.), когда наблюдался самый высокий уровень развития автотрофного планктона. Вероятно, температурный фактор при этом играет не последнюю роль. Самые мелкие по составу сообщества преобладали в водах Главного плеса. Поскольку пока нельзя проанализировать межгодовую динамику размерной структуры фитопланктона Рыбинского водохранилища, для этой цели можно использовать косвенный показатель — содержание хлорофилла „а“ в единице сырой массы водорослей. По результатам 1978 и 1981 гг. отчетливо прослеживалась обратная связь содержания хлорофилла в биомассе со среднecenотическим объемом

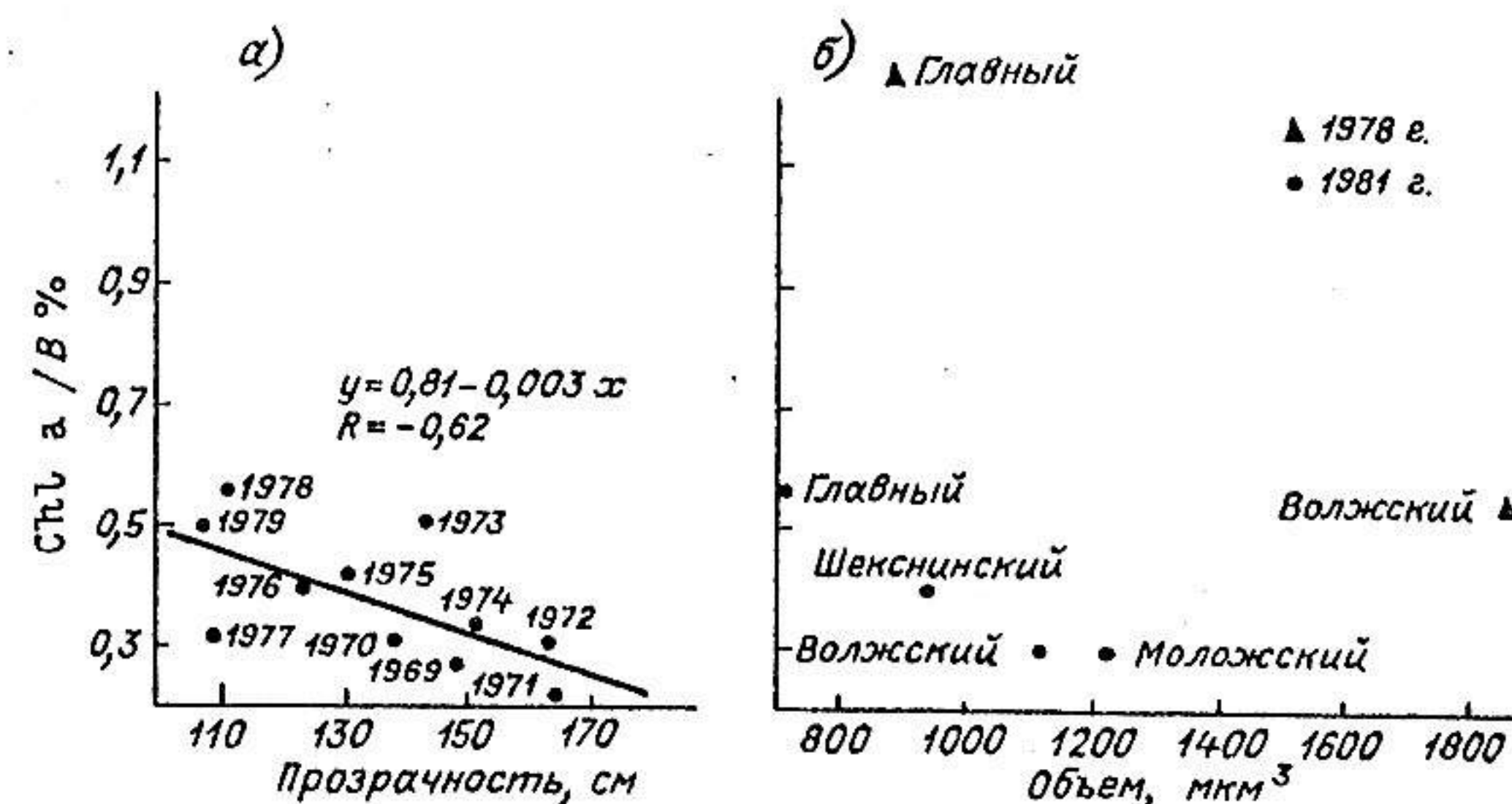


Рис. 20. Связь содержания хлорофилла „а“ в единице сырой массы фитопланктона с прозрачностью воды (а) и среднecenотическим объемом клеток (б).

клеток (рис. 20 б). С учетом литературных данных при некоторых допущениях получен ряд многолетних изменений этого соотношения (табл. 10). Допущения состоят в том, что содержание хлорофилла „а“ [25, 26, 65, 82] рассчитаны для слоя воды 0—2 м, а соответствующие им биомассы фитопланктона, за исключением 1978 г., для всего столба воды. Если принять, что количество водорослей, оцененное по содержанию хлорофилла „а“ и их



Таблица 10

Относительное содержание хлорофилла „а“ в сырой биомассе фитопланктона в Главном и Волжском плесах водохранилища

Год	Chl „а“ мкг/л	В мг/л	Chl „а“ В %
1969	4,5 [25]	1,66 [87]	0,27
1970	3,7 [26]	1,18 [87]	0,31
1971	6,6 [26]	3,06 [87]	0,22
1972	10,6 [72]	3,41 [87]	0,31
1973	9,5 [72]	1,82 [87]	0,51
1974	7,8 [72]	2,29 [87]	0,34
1975	6,9 [72]	1,64 [87]	0,42
1976	9,1 [72]	2,34 [87]	0,39
1977	7,0 [65]	2,23 [87]	0,31
1978	7,9 [65]	1,40	0,56
1979	1,1 [65]	2,20	0,50

биомассе в слоях воды 0—2 м и 2 м — дно, а также 0—2 м и 0 м — дно достоверно не различались [43, 64, 66] без учета случаев преобладания штилевой погоды в летний период [49, 81], то можно использовать результаты этих наблюдений для анализа относительного содержания хлорофилла „а“ в биомассе фитопланктона. С 1973 г. наблюдалась тенденция увеличения этого соотношения (0,3—0,6) по сравнению с предыдущим периодом исследования (0,2—0,3) (см. табл. 10). Причем наибольшие значения показателя свойственны фитопланктону Главного плеса (табл. 11).

Таблица 11

Относительное содержание хлорофилла „а“ в сырой массе фитопланктона различных плесов водохранилища

Плес	Chl „а“ мкг/л	В мг/л	Chl „а“ В %
1981 г.			
Волжский	14,4*	4,84	0,30
Главный	18,2*	3,24	0,56
Моложский	11,3*	3,80	0,30
Шекснинский	22,0*	5,52	0,40
1982 г.			
Волжский	10,9*	1,99**	0,55
Главный	11,6*	0,93**	1,24

\* Данные работы [64], \*\* данные работы [66].

Увеличение доли одиночных мелких клеток водорослей, очевидно, способствовало улучшению кормовой базы зоопланктеров. Таким образом, в результате того, что в начале 70-х годов стали

уменьшаться средние для сообществ размеры клеток одновременно со сменой доминирующих видов, увеличилось содержание хлорофилла в биомассе фитопланктона Рыбинского водохранилища. Это же послужило стимулом и для роста обилия зоопланктона. Регулярное выедание мелкой фракции привело к стабилизации многолетней биомассы водорослей, которая до сих пор не выходит за рамки значений, характерных для мезотрофных вод. Однако нарастание в воде содержания фотосинтетических пигментов, а также наличие фазы эвтрофирования, выявленной в ходе основной сукцессии фитопланктона, свидетельствует о другом. Косвенным доказательством увеличения трофности в центральной части водоема является обратная линейная связь соотношения хлорофилл-биомасса с прозрачностью воды, отражающей световые условия в водоеме (см. рис. 20 а). Таким образом, в Рыбинском водохранилище запаздывает реакция биомассы фитопланктона на увеличение антропогенного эвтрофирования.

В заключение следует отметить, что при изучении вертикального и горизонтального распределения фитопланктона Рыбинского водохранилища выявлены определенные закономерности. Пространственная структура распределения фитопланктона в целом тесно связана с его сезонной периодичностью. Наибольшая цено-тическая гетерогенность прослеживалась в минимумах биомассы, в период смены состава сообществ. Вертикальное распределение обусловлено не только абиотическими факторами, но и биологическими особенностями диатомовых и синезеленых водорослей. Горизонтальная неоднородность фитопланктона определялась прежде всего сложной морфометрией водоема, способствующей сохранению чистой воды в его центральной части. Агрегированность водорослей возрастала по мере увеличения биомассы и уменьшения их цено-тического разнообразия. Однако начиная с 70-х годов и в центральной части водохранилища средняя за сезон биомасса фитопланктона стала формироваться в основном под влиянием антропогенного воздействия. На увеличение внешней нагрузки в первую очередь реагировал состав альгоценозов. Это выражалось в упрощении ранговой структуры альгофлоры за счет сокращения числа внутривидовых таксонов и появлении новых доминирующих видов из одиночных мелкоклеточных центрических диатомей, а также динофитовых, криптофитовых и зеленых жгутиковых водорослей. Увеличение соотношения хлорофилл — биомасса свидетельствовало об уменьшении размерной структуры фитопланктона. Интенсивное выедание мелкой фракции привело к стабилизации биомассы водорослей, значения которой по-прежнему свойственны мезотрофным водам.



# ЛИТЕРАТУРА

1. Андрукович П. Ф. Применение метода главных компонентов в практических исследованиях. М., 1973.
2. Асаул З. И. Визначник звгленових водоростей української РСР. Київ, 1975.
3. Баканов А. И., Сметанин М. М. Стандартные ошибки индексов агрегированности // Экология. 1990. № 2.
4. Балонов И. М. Виды рода *Chrysospherella* Laut. из Рыбинского водохранилища // Гидробиол. журн. 1972. Т. 8, № 3.
5. Балонов И. М. Сезонная и годовая периодичность развития фитопланктона Моложского и западной части Главного плесов Рыбинского водохранилища в 1968—1972 гг. // Антропогенные факторы в жизни водоемов. Л., 1975.
6. Балонов И. М. Виды рода *Spiniferomonas Takahashi* (Chrysophyta) в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1977. № 34.
7. Балонов И. М., Кузьмин Г. В. Электронно-микроскопическое изучение видов рода *Mallomonas Perty* (Chrysophyta) из водохранилищ Волжского каскада. II. Series Planae Harris et Bradley // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 9.
8. Башкатова Е. Л. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища по наблюдениям 1971—1972 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976.
9. Буторин Н. В., Литвинов А. С. Расчет коэффициентов турбулентного обмена в Рыбинском водохранилище // Биологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л., 1968.
10. Вассер С. П., Кондратьева Н. В., Масюк Н. П. и др. Водоросли: справочник. Киев, 1989.
11. Ведерников В. И., Микаэлян А. С. Количественный учет морского фитопланктона с использованием ядерных фильтров // Океанология. 1981. Т. 21, № 5.
12. Воденичаров Д. Таксономическое разнообразие водорослей в экосистемах поверхностных вод и его значение для биологического мониторинга // Комплексный глобальный мониторинг состояния биосферы. Л., 1986. Т. 3.
13. Волга и ее жизнь. Л., 1978.
14. Генкал С. И. Новый вид из рода *Stephanodiscus Ehr.* (Bacillariophyta) // Новости систем. низш. раст. 1985. Т. 22.
15. Генкал С. И., Кузьмин Г. В. Новые таксоны рода *Stephanodiscus Ehr.* (Bacillariophyta) // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 9.
16. Генкал С. И., Кузьмин Г. В. О таксономии и биологии малоизвестных пресноводных видов *Skeletonema Grev.* (Bacillariophyta) // Гидробиол. журн. 1989. Т. 16, № 4.
17. Голлербах М. М., Косинская Е. К., Полянский В. И. Синезеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М., Л., 1953. Вып. 2.
18. Гусева К. А. Методы эколого-физиологического исследования водорослей // Жизнь пресных вод СССР. М., Л., 1956. Т. 4, № 1.
19. Гутельмахер Б. Л. Скорость и интенсивность фотосинтеза массовых видов природного фитопланктона // Труды НИОРХ. 1983. № 196.
20. Давыдова Н. Н. Диатомовые водоросли — индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л., 1985.
21. Девяткин В. Г. Состав и продуктивность фитопланктона в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Пресноводные гидробионты и их биология. Л., 1983.
22. Девяткин В. Г., Митропольская И. В. Фитопланктон и его фотосинтетическая активность в прибрежной зоне Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней волги. Рыбинск, 1979.
23. Дедусенко-Щеголева Н. Т., Голлербах М. М. Желтозеленые водоросли (Xanthophyta) // Определитель пресноводных водорослей. СССР. М., 1962. Вып. 5.
24. Диатомовые водоросли СССР. Л., 1988. Т. 2 (1).
25. Елизарова В. А. Состав и содержание растительных пигментов в водах Рыбинского водохранилища // Гидробиол. журн. 1973. Т. 9, № 2.
26. Елизарова В. А. Сезонная динамика и распределение пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Биология и систематика низших организмов. Л., 1978.
27. Елизарова В. А. Динамика и распределение фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., 1985.
28. Елисеева И. И., Рукавишников В. О. Логика прикладного статистического анализа. М., 1982.
29. Забелина М. М., Киселев И. А., Прошкина—Лавренко А. И., Шешукова В. С. Диатомовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1951. Вып. 4.
30. Ким. Д., Мьюллер Ч., Клекк У. и др. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М., 1989.
31. Кириллов В. В., Живетьев А. А. Расчет и анализ структурных характеристик фитопланктона с использованием ЭВМ // Круковорот пещества и энергии в водоемах: Мат. Всес. лимн. совещ. Лиственичное на Байкале. Иркутск, 1989. Вып. 8.
32. Киселев И. А. Пирофитовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. 1954. Вып. 6.
33. Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л., 1969. Т. 1.
34. Китаев С. П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М., 1984.
35. Кожова О. М., Мельник Н. Г. Инструкция по обработке проб планктона счетным методом. Иркутск, 1978.
36. Кожова О. М., Шастина Н. А., Каплина Г. С. Размерные характеристики *Melosira islandica subsp. helvetica* O. Mull, из озера Байкал // Гидробиол. журн. 1982. Т. 18, № 1.
37. Кольцова Т. И., Конопля Л. А., Максимов В. И., Федоров В. Д. К вопросу о представительности выборок при анализе фитопланктонных проб // Гидробиол. журн. 1971. Т. 7, № 3.
38. Кольцова Т. И., Лихачева Н. Е., Федоров В. Д. О количественной обработке проб фитопланктона. I. Сравнение объемов выборок при исследовании различных структурных характеристик морского фитопланктона // Биол. науки. 1979. № 6.
39. Кольцова Т. И., Угер Е. Г. О количественной обработке проб фитопланктона. III. Некоторые вопросы распределения фитопланктона в счетной камере // Биол. науки. 1980. № 7.
40. Кондратьева Н. В. Синьо-зелені водорості — *Cyanophyta*. Клас гормонієві Hormogoniophyceae // Визн. прісн. вод УРСР. Київ, 1968.
41. Корнева Л. Г. Планктонные альгоценозы прибрежья Рыбинского водохранилища // Пресноводные гидробионты и их биология. Л., 1983.
42. Корнева Л. Г. Фитопланктон Сиверского озера // Биология и экология водных организмов. Л., 1986.
43. Корнева Л. Г. Сравнительный анализ структуры и динамики фитопланктона Главного и Шекснинского плесов Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л., 1988.
44. Корнева Л. Г. Горизонтальная структура фитопланктона Рыбинского водохранилища в летний период // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1990. № 85.
45. Корнева Л. Г. О вертикальном распределении фитопланктона в Рыбинском водохранилище в подледный период // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1990. № 88.
46. Корнева Л. Г. Структура и динамика фитопланктона водоемов Северо-Двинской водной системы // Флора и растительность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990.
47. Корнева Л. Г. Структура и функционирование фитопланктона водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем: Автореф. дис...канд. биол. наук. Киев, 1990.



48. Корнева Л. Г. Изучение некоторых структурных характеристик фитопланктонных сообществ при оценке состояния водохранилищ // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1991. № 94.
49. Корнева Л. Г., Дружинина Г. В. О летнем фитопланктоне Рыбинского водохранилища в 1981 году // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1985. № 68.
50. Косинская Е. К. Конъюгаты или сцеплянки. 2. Десмидиевые водоросли: // Флора споровых растений. Л., 1960. Т. 5, вып. 1.
51. Крючкова Н. М. Трофические взаимодействия зоо- и фитопланктона. М., 1989.
52. Кузьмин Г. В. Фитопланктон Шекснинского водохранилища и сопредельной ему акватории Рыбинского водохранилища: Автореф. дис....канд. биол. наук. Л., 1971.
53. Кузьмин Г. В. Водоросли планктона Шекснинского и сопредельной акватории Рыбинского водохранилища // Биология, морфология и систематика водных организмов. Л., 1976.
54. Кузьмин Г. В. Таблицы для вычисления биомассы водорослей. Магадан, 1984.
55. Кузьмин Г. В., Елизарова В. А. Фитопланктон Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища в 1963—1965 гг. // Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. Л., 1967.
56. Кузьмин Г. В., Оханкин А. Г., Ильинский А. Л. Фитопланктон как индикатор сапробности вод Главного плеса Рыбинского водохранилища // Биология низших организмов. Рыбинск, 1978.
57. Кустенко Н. Г. Образование крупных клеток в колониях диатомей *Melosira moniliformis* // Биол. моря. 1978. № 5.
58. Лаврентьева Г. М., Бульон В. В. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Фитопланктон и его продукция. Л., 1981.
59. Летанская Г. И. Фитопланктон и первичная продукция озер Кольского полуострова // Озера ландшафтов Кольского полуострова. Ч. 2. Гидрохимия и гидробиология. Л., 1974.
60. Мамонтова Л. М., Кожова О. М. Проблема классификации водохранилищ и некоторые пути ее решения в водной микробиологии // Экологические аспекты водной микробиологии. Новосибирск, 1984.
61. Матвиенко О. М., Литвиненко Р. М. Пірофітові водорості — *Pyrrophyta* // Визн. прісн. вод УРСР. Київ, 1977. Т. 3, ч. 2.
62. Мережко А. И., Величко И. М., Пасичный А. П. Суточная динамика биохимического состава водорослей // Гидробиол. ин-т АН УССР. 1987. 14 с. Рук. деп. в ВИНТИ. 18. 08. 1987, № 6046-В-87.
63. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975.
64. Минеева Н. М. Закономерности формирования первичной продукции фитопланктона водоемов разного типа: Автореф. дис....канд. биол. наук. Киев, 1987.
65. Минеева Н. М., Пырина И. Л. Исследования пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища в 1977—79 гг. // Биология и экология водных организмов. Л., 1986.
66. Митропольская И. В. Фитопланктон Рыбинского водохранилища в 1982 г. // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1987. № 74.
67. Михайловский Г. Е. Описание и оценка состояния планктонных сообществ. М., 1988.
68. Михеева Т. М. Годовая и многолетняя динамика численности и биомассы фитопланктона // Экологическая система Нарочанских озер. Минск, 1985.
69. Мошкова Н. О. Улотриксові водорості — *Ulotrichales*, кладофорові водорості — *Cladophorales* // Визн. прісн. вод УРСР. Київ, 1979.
70. Незлин Н. П. Сезонные изменения размеров и формы клеток массовых видов планктонных водорослей Черного моря // Океанология. 1982. Т. 114.
71. Отт И. П. Многолетние изменения летнего фитопланктона в озерах Эстонии и их связь с экологическими факторами: Автореф. дис....канд. биол. наук. Тарту, 1987.
72. Паламарь-Мордвинцева Г. М. Зеленые водоросли, класс конъюгаты, порядок десмидиевые: *Conjugatophyceae, Desmidiaceae* (2) // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л., 1982. Вып. 11 (2).
73. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982.
74. Поддубный С. А., Корнева Л. Г., Минеева Н. М. Влияние горизонтальной циркуляции вод на распределение фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Водные ресурсы. 1990. № 2.
75. Поповская Г. И. Фитопланктон Байкала и его многолетние изменения: Автореф. дис....докт. биол. наук. Новосибирск, 1991.
76. Порк М. И. Об экологии диатомовых водорослей в озерах Эстонии // Уч. зап. Тартус. ун-та. 1970. Вып. 268.
77. Приймаченко А. Д. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Труды ин-та биол. водохр. Л., 1959. Вып. 1 (4).
78. Приймаченко А. Д. Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ. Киев, 1981.
79. Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли — показатели солёности воды // Диатомовый сборник. Л., 1953. Вып. 1.
80. Пырина И. Л., Минеева Н. М., Сигарева Л. Е. Многолетние исследования пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища // Тез. докл. V съезда Всес. гидробиол. о-ва. Тольятти, 1986.
81. Пырина И. Л., Минеева Н. М. Содержание пигментов в водной толще Рыбинского водохранилища // Флора и продуктивность литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990.
82. Пырина И. Л., Сигарева Л. Е. Содержание пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище и в различные по гидрометеорологическим условиям годы (1972—1976 гг.) // Биология и экология водных организмов. Л., 1986.
83. Разгулин С. М., Гапеева М. В. Ионный сток и сток биогенных элементов р. Волги в Рыбинское водохранилище // Гидрохим. матер. Л., 1984. Т. 90.
84. Ратькова Г. Н. Размерный состав фитопланктона Перуанского течения в марте 1978 г. // Океанология. 1981. Т. 21, № 6.
85. Ривьер И. К. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л., 1986.
86. Ривьер И. К. Особенности функционирования зоопланктонных сообществ водоемов различных типов // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л., 1988.
87. Романенко В. И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л., 1985.
88. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972.
89. Трифонова И. С. Состав и продуктивность разнотипных озер Карельского перешейка. Л., 1979.
90. Трифонова И. С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л., 1990.
91. Федоров В. Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. М., 1979.
92. Фортунатов М. А. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища как показателя его режима // Тр. Ин-та биол. водохр. М.; Л., 1959. Вып. 2 (5).
93. Хамраева С. С., Пушкар В. Л., Кузнецов Е. А. Вертикальное распределение фитопланктона в озере Зоркуль // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Фрунзе, 1978.
94. Харитонов В. Г. Диатомовые водоросли бассейна р. Анадырь (Чукотский автономный округ). Л., 1981.
95. Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980.
96. Янкевичюте Г. Ю. Вертикальное распределение фитопланктона в оз. Друшай в 1979—1981 гг. // Труды АН ЛитССР. 1987. № 2/98.
97. Bailey-Watts A. S. Seasonal variation in phytoplankton assemblage size spectra in Loch Leven // Verh. Int. Ver. theoret. and angew. limnol. 1984. Vol. 22, № 1.



98. Belinger E. G. Seasonal size changes in certain diatoms and their possible significance // Brit. Phycol. J. 1977. Vol. 12, № 3.
99. Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finland // Bih. Kgl. Sven. vetenskapsacad. handl. 1951. T. 1, Bd 2, № 1. 1953. T. 2 Bd 4, № 1. 1953. T. 3, Bd 4, № 5. 1965. T. 4, Bd 5, № 4. 1952. T. 5, Bd 3, № 3.
100. Demers S., Legendre L. Melange vertical et capacite photosynthetique de phytoplancton estuarien (estuaire de Saint-Laurent) // Mar. Biol. 1981. Vol. 64, № 3.
101. Elliot J. M. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates // Scientific publ. Fresh. biol. association. 1977. № 25.
102. Ettl H. Chlorophyta. 1. Phytomonadina // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Jena, 1983. Bd. 9.
103. Förster K. Conjugatophyceae. Zygnematales und Desmidiaceae // Die Binnengewässer Einzeldarstellungen aus der Limnologie und ihren Nachbargebieten. Stuttgart, 1982. Bd 16: Das Phytoplankton des Süßwassers. Systematik und Biologie. T. 8, H. 1.
104. Ganf G. G., Oliver R. L. Vertical separation of light and available nutrients as a factor causing replacement of green algae by blue-green in the plankton of a stratified lake // J. Ecol. 1982. Vol. 70, № 3.
105. Hakansson H., Stoermer E. Observation on the type material of *Stephanodiscus hantzschii* Grunow in *Clevea Grunow* // Nova Hedwigia. 1984. Vol. 39, № 3—4.
106. Heaney S. J., Butterwick C. Comparative mechanism of algal movement in relation to phytoplankton production // Contribs. Mar. Sci. Suppl., 1985. Vol. 27.
107. Hindak F. Studies on the chlorococcal algae (Chlorophyceae) // Biol. Pr. 1977. Vol. 23, № 4. 1980. Vol. 26, № 6. 1984. Vol. 30, № 1. 1988. Vol. 88, № 1—2.
108. Holmes R. W., Widrig T. M. The enumeration and collection of marine phytoplankton // J. Cons. perman. int. Explor. Mer. 1956. Vol. 22.
109. Humphries S. E., Lyne V. D. Cyanophyte blooms: the role of cell buoyancy // Limnol., Oceanogr. 1988. Vol. 33, № 1.
110. Hustedt F. Systematische und ökologische Untersuchungen über die Diatomeenflora von Java, Bali und Sumatra // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1939. Bd 16.
111. Javornicky P. Revize nekterych method prozjistovan kvantity fytoplanktonu // Sb. Vysoke skoly chem.-technol. Prace. Odd. Fak. technol. palvisa vody. 1958. Vol. 2, № 1.
112. Klewer A. R. Nutrient — induced migrations of blue-green algae (Cyanobacteria) // Contrib. Mar. Sci. Suppl. 1985. Vol. 27.
113. Komarek J., Fott B. *Chlorophyceae* (Grünalgen), Ordnung: *Chlorococcales* // Die Binnengewässer Einzeldarstellungen aus der Limnologie und ihren Nachbargebieten. Stuttgart, 1983. Bd 16: Das Phytoplankton des Süßwassers. Systematik und Biologie. T. 7, № 1.
114. Krammer K., Lange-Bertalot H. *Bacillariophyceae* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Jena, 1988. Bd 2/2, T. 2: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. 1986. Bd 2/1, T. 1: Naviculaceae.
115. Lund J. W., Kipling C., Le Cren E. D. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting // Hydrobiologia. 1958. Vol. 11, № 2.
116. Luscinska M., Oleksowicz A. Volumes of algae cells of the most frequent occurrence in 16 lakes in Pomeranian District // Acta Univ. N. Copernici: Pr. limnol. 1984. № 14.
117. Nasev D., Nasev S., Gulard V. Statistische Auswertung von Planktonuntersuchungen. Teil I: Theoretische Aspekte der Planktonzählung und deren Anwendung // Wiss. Z. Wilhelm-Pick-Univ. Rostock, Math. naturwiss. R. 1978. Bd 27, № 4.
118. Pantle R., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und Darstellung der Ergebnisse // Gas und Wasserfach. 1955. Vol. 96, № 18.
119. Reynolds C. S. Succession and vertical distribution of phytoplankton in response to thermal stratification in a lowland mere, with special reference to nutrient availability // J. Ecol. 1976. Vol. 64, № 2.
120. Reynolds C. S. Stratification in natural populations of bloomforming blue-green algae // Verh. Intern. Verein. theor. angew. Limnol. 1978. Vol. 20, N 4.
121. Schellenberger G., Hoeg S. Seston, phytoplankton und Wasserfabrik in zwei verbundenen Flachseen (Vergleich und zeitliche Veränderungen) // Acta Hydrophysica. 1986. Bd 30, H. 4.
122. Sladeczek V. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol. 1973. Beih. 7: Ergeb. Limnol. H. 7.
123. Sournia A. Morphological bases of composition and succession // Can. Bull. Fish. and Aquatic. Sci. 1981. N 210.
124. Sprules W. G., Munawar M. Plankton size spectra in relation to ecosystem productivity, size and perturbation // Can. J. Fish. and Aquatic. Sci. 1986. Vol. 43, N 9.
125. Starmach K. Cyanophyta — Sinice. Glaucophyta — Glaukofity // Flora Slaskowodna Polski. Warszawa, 1966. T. 2.
126. Starmach K. Chrysophyta I. Chrysophyceae // Flora Slaskowodna Polski. Warszawa, 1968. T. 5.
127. Starmach K. Euglenophyta — Eugleniny // Flora Slaskowodna Polski. Warszawa, 1983. T. 3.
128. Starmach K. Chrysophyceae und Haptophyceae // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Jena, 1985. Bd 1.
129. Trevisan R. Nota sull' uso dei volumi algali per la stima della biomassa // Riv. idrobiol. 1978. Vol. 17, N 3.
130. Trimbee A. M., Harris G. P. Phytoplankton population dynamics of a small reservoir: use of sedimentation traps to quantify the loss of diatoms and recruitment of summer bloom-forming blue-green algae // J. Plankton Res. 1984. Vol. 6, N 5.
131. Van Donk E., Veen A., Ringelberg J. Natural community bioassays to determine the abiotic factors that control phytoplankton growth and succession // Freshwater Biol. 1988. Vol. 20, N 2.
132. Walsby A. E., McAllister G. K., Gregory K. Forum on cyanobacterial dominance Buoyancy regulation by *Microcystis* in Lake Okaro // N. Z. J. Mar. and Freshwater Res. 1987. Vol. 21, N 3.
133. Walsby A. E., Reynolds C. S., Colin S. et al. The role of buoyancy in the distribution of *Anabaena* sp. in Lake Rotongaio // N. Z. J. Mar. and Freshwater Res. 1987. Vol. 21, N 3.
134. Wegl R. Index für die Limnosaprobität // Wasser und Abwasser. 1983. Bd. 26.
135. Zohary T., Pais M., Arcangella M. Structural physical and chemical characteristics of *Microcystis aeruginosa* hyperscums from a hypertrophic lake // Freshwater Biol. 1990. Vol. 23, N 2.



Н. М. Минеева

# ФОРМИРОВАНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПЛАНКТОНА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

Рассмотрены характеристики продукционного процесса в период автотрофной фазы сезонного развития планктона. Установлено, что в богатых биогенными веществами прибрежных районах показатели обилия и фотосинтетической активности фитопланктона выше, чем в открытой части водохранилища.

Первичная продукция планктона Рыбинского водохранилища изучается с середины 50-х годов с помощью кислородного и радиоуглеродного методов [16, 28, 30, 31]. Большинство наблюдений этого периода проводилось в глубоководной части водоема, лишь дважды выполнялся сравнительный анализ продуктивности планктонных альгоценозов побережья и пелагиали [25, 32, 33].

Во время летней съемки 1989 г. исследовались продукционные характеристики фитопланктона на 33 мелководных и 42 глубоких станциях (рис. 1), расположенных по всей акватории водохранилища, включая районы наблюдений предыдущих лет. Напомним, что мелководная зона в водохранилище ограничивается 2-метровой изобатой [30]. Содержание фотосинтетических пигментов определялось по стандартной спектрофотометрической методике [37] в пробах воды из фотической (0—2 м) зоны и всей водной толщи от поверхности до дна. Интенсивность фотосинтеза и деструкции органического вещества измерялась кислородным методом в верхнем 2-метровом слое воды. Слянки помещались в палубный инкубатор с заборной проточной водой, при этом создавались условия, близкие к условиям водоема. Результаты специально проведенных в августе 1986 г. наблюдений показали, что в период летнего максимума фитопланктона традиционное 24-часовое экспонирование проб может давать значительное, более чем в 3 раза, занижение результатов измерения фотосинтеза [17]. На этом основании нами использовались 4—6-часовые экспозиции. Для получения суточных значений первичной продукции рассчитывалась скорость фотосинтеза за 1 ч и ее значение умножалось на коэффициент 14,6, полученный В. И. Романенко [27]. Деструкция органического вещества определялась в краткосрочных и суточных опытах с использованием данных последних в балансовых расчетах. Параллельно с фотосинтезом фотоинтегратором [22], расположенным на верхней палубе судна,

мерялась энергия фотосинтетически активной радиации (диапазон  $I_{\text{фар}}$  составляет от 370 до 700 нм). По ней рассчитывалась энергия интегральной по спектру солнечной радиации, поступающей на поверхность водоема  $I_0$  ( $I_0 = 1,96 I_{\text{фар}}$  [23]), необходимая для оценки эффективности утилизации лучистой энергии в процессе фотосинтеза, а также определения нижней границы эвфотной зоны — глубины проникновения 1 %  $I_0$ .

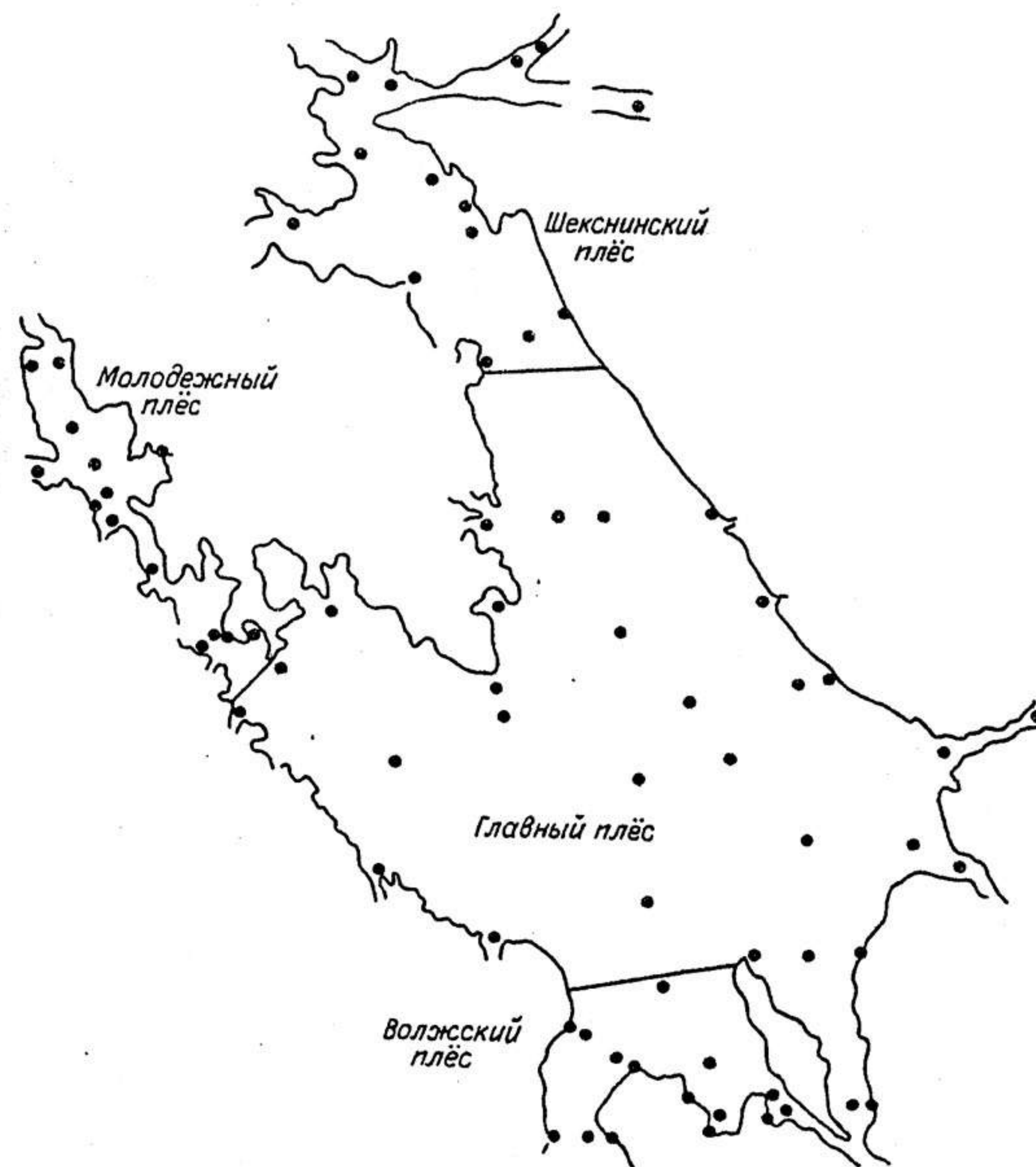


Рис. 1. Расположение станций на Рыбинском водохранилище.



Первичная продукция под 1 м<sup>2</sup> вычислялась отдельно для глубоководных и мелководных участков плесов с учетом объемов слоев воды<sup>1</sup>, заключенных между глубинами 0; 0,1; 0,25; 0,5; 1; 2 м и т. д. при среднем за период наблюдения уровне 100,37 м БС. Фотосинтез на этих глубинах определялся графически по кривым его вертикального распределения на станциях. Для построения вертикального профиля использовался подход, предложенный В. И. Романенко [29], в основу которого положено постоянство доли фотосинтеза (от измеренного на одном горизонте) на определенной глубине эвфотной зоны. Граница этой зоны определяется утроенным значением прозрачности по белому диску, составляющим 0,6—5,7 м, в среднем для водохранилища 2,94±0,13 м. При расчетах глубины проникновения 1 % I<sub>0</sub>, выполненных по соответствующей формуле [1], мощность трофогенного слоя была несколько ниже — 0,6—4,6 м, в среднем 2,59±0,10 м. Это различие сглаживалось и не превышало 10 % при низкой (0,3—0,7 м) прозрачности воды и возрастало до 22 % при ее значениях более 1,3 м.

Важными факторами развития и фотосинтезирующей деятельности фитопланктона являются температурный режим, обеспеченность минеральным питанием, а также световые условия в водной толще.

Период наших исследований характеризовался достаточно высокой температурой воды, хотя максимальный прогрев водохранилища в 1989 г., по данным гидрометеорологических наблюдений, приходился на июнь. Незначительные температурные различия отмечены между поверхностным и природным слоями воды и более ощутимые — между прогревом поверхностного слоя прибрежья и глубоководной зоны (табл. 1). В условиях гомотермии обращают на себя внимание вертикальные различия в содержании растворенного кислорода, особенно существенные на глубоководных станциях Волжского, Главного и Шекснинского плесов. На отдельных участках насыщение кислородом превышает 100 %. Минимальная насыщенность отмечалась в районах поступления промышленных загрязнений у городов Рыбинска и Череповца (68 и 47 %).

Подводный световой режим формируется за счет показателей прозрачности и цветности воды. Цветность, обусловленная присутствием гуминовых и фульвокислот, была представлена типичными для летнего периода значениями — 40—55°. Ее единичное значение (90°) зарегистрировано при впадении р. Искры, несущей окрашенные болотные воды.

<sup>1</sup> Объемные кривые приведены в работе К. А. Бакулина [2].

Таблица 1

Характеристика гидрологического и гидрохимического режима

Плес. участок	Число стан- ций	Температура воды, °C		Насыщение O <sub>2</sub> , %		pH	Цвет- ность, граду- сы пла- тиново- кобаль- товой шкалы	Про- зрач- ность по бе- лому дис- ку, см	Глуби- на эв- фотной зоны, м	N <sub>общ</sub> мг/л	P <sub>общ</sub> мкг/л
		поверх- ность	дно	поверх- ность	дно						
Волжский глубоко- водный мелко- водный	4	21,6±0,4	20,4±0,8	86±3	82±6	8,0—8,5	40—45	115±2	2,4±0,3	1,08±0,04 1,17	86±5 84
	8	22,6±0,2		98±8				90±2		1,06	90
	3			73±2	54**			70±2			
У г. Ры- бинска Главный	16	21,4±0,2	20,3±0,2	89±3	64±5	8,0—8,9	40—50	140±2	2,9±0,5	1,07±0,06 1,01	42±5 40
	11	23,1±0,5		97±2				85±3		1,15	45
	9	20,5±0,4	20,3±0,5	87±2	81±3	8,0—8,5	45—55	110±2	2,7±0,3	1,0±0,05 0,98	50±3 52
Моложский глубоко- водный мелко- водный	7	20,4±0,4		90±3				80±3		1,02	48
						7,4—9,4	45(90)**		2,1±0,3	1,90±0,34	98±15
	9	21,3±0,2	20,8±0,2	109±4	67±5			75±2		1,8	88
Шекснин- ский глубоко- водный мелко- водный	5	22,0±0,5		114±16				65±2		2,9**	152**

\* Данные А. А. Былинкиной [4].

\*\* Для одной станции.



Прозрачность в глубоководной части была достаточно высокой для водохранилища в Главном плесе и пониженной в Шекснинском. В прибрежье ее значения были значительно ниже из-за высокого содержания минеральной и биогенной взвеси. Косвенным путем можно оценить долю фитопланктона во взвешенном веществе. Для этого рассчитывается гипотетическое значение прозрачности ( $Z_p$ ), обусловленное только наличием фотосинтезирующих организмов, по формуле из работы [12]  $Z_p = 5,7 \text{ Хл}^{-0,44}$  (Хл — концентрация хлорофилла), и сравнивается с измеренным по белому диску ( $Z$ ). Соотношение  $Z/Z_p$  приближается к единице, если в составе взвешенного вещества преобладает фитопланктон, и снижается при преобладании терригенной взвеси. По нашим расчетам, значения этого показателя составили в среднем  $0,80 \pm 0,015$  для глубоководной части;  $0,60 \pm 0,020$  на мелководьях и  $0,53 \pm 0,014$  в реках при минимальных значениях у г. Рыбинска ( $0,22-0,36$ ) и г. Череповца ( $0,39$ ).

Из элементов гидрохимического режима следует отметить высокие значения рН, не наблюдаемые в водохранилище ранее [30], и высокое содержание основных биогенных элементов. Максимальными концентрациями общего азота и общего фосфора характеризовался Шекснинский плес, пониженным количеством общего фосфора — Главный (см. табл. 1).

Изучение показателей летнего планктона представляет значительный интерес, так как именно в период летней стагнации проявляются негативные изменения, связанные с эвтрофированием водоема. Общепринятой эколого-физиологической характеристикой фитопланктона, отражающей степень его развития и продукционные возможности, а также трофическое состояние водоема, служит содержанием основного фотосинтетического пигмента хлорофилла „а“.

Во время исследований содержание и пространственное распределение хлорофилла имели свои особенности в каждом отдельном плесе, прибрежных и глубоководных участках. Концентрация пигмента была представлена широким диапазоном значений от минимальных (5—18 мкг/л) до максимальных (26—52 мкг/л на глубоких и 31—122 мкг/л на мелководных станциях) при наиболее часто встречаемых (62 % общего числа наблюдений) 10—30 мкг/л (табл. 2). Их верхний предел типичен для летнего максимума фитопланктона водохранилища. Однако в этот период могут отмечаться значения, превышающие 100 и 200—300 мкг/л в пелагиали [15] и литорали [11] соответственно. Повышенным содержанием хлорофилла выделялись Моложский и Шекснинский плесы (см. рис. 2, табл. 2), а в каждом из четырех плесов — мелководные участки: в Волжском и Моложском — защищенные и полужащищенные мелководья (Югский и Мшичинский заливы, мелководья Весьегонского расширения), в Шекснинском и Главном — открытое прибрежье

восточного берега. Более низкие концентрации отмечены на границах плесов, в центре Главного плеса и в воде западного берега Дарвинского заповедника; минимальные — в районе г. Рыбинска.

Таблица 2

Содержание хлорофилла „а“ в водной толще  
Рыбинского водохранилища, мкг/л

Плес, участок	Хлорофилл	
	предел	среднее
Волжский		
глубоководный	8,2 — 26,2	$16,1 \pm 2,4$
мелководный	9,2 — 30,6	$20,0 \pm 2,3$
У г. Рыбинска	5,1 — 8,9	$6,9 \pm 0,73$
Главный		
глубоководный	6,3 — 27,0	$16,5 \pm 1,9$
мелководный	5,1 — 60,6	$26,8 \pm 7,0$
Шекснинский		
глубоководный	9,5 — 51,7	$30,3 \pm 4,4$
мелководный у ДГЗ	10,6 — 117	$65,0 \pm 26,2$
мелководный	14,4 — 24,4	$17,8 \pm 2,3$
Моложский		
глубоководный	13,6 — 32,8	$21,1 \pm 2,2$
мелководный	18,4 — 122	$49,0 \pm 11,5$

Уровень развития фитопланктона и горизонтальная неоднородность в его распределении связаны с гидрологическими и гидрохимическими условиями водоема. Так, пониженные концентрации хлорофилла на центральных станциях могут быть результатом низкого содержания фосфора [4], а максимальные в Шекснинском плесе соответствовать высокой обеспеченности фитопланктона биогенным питанием. Повышенное содержание пигмента на всех мелководных участках, по-видимому, обусловлено сочетанием интенсивного прогрева воды с нагонными явлениями.

Во время исследований центральная часть водохранилища была заполнена мезотрофными водами с содержанием хлорофилла около 10 мкг/л, а прибрежья и речные плесы — слабо эвтрофными и эвтрофными. Это соответствует принятой типологии [7] и в равной мере прослеживается по распределению хлорофилла в верхнем 2-метровом слое и во всем столбе воды (см. рис. 2). Высокий трофический статус водоема подтверждается и концентрацией биогенных веществ (см. табл. 1), характерный для эвтрофных вод [38]. Однако следует иметь в виду, что такую оценку, полученную на основании разовой съемки, нельзя рассматривать как окончательную. Оценка должна базироваться на сезонных наблюдениях в течение ряда лет.



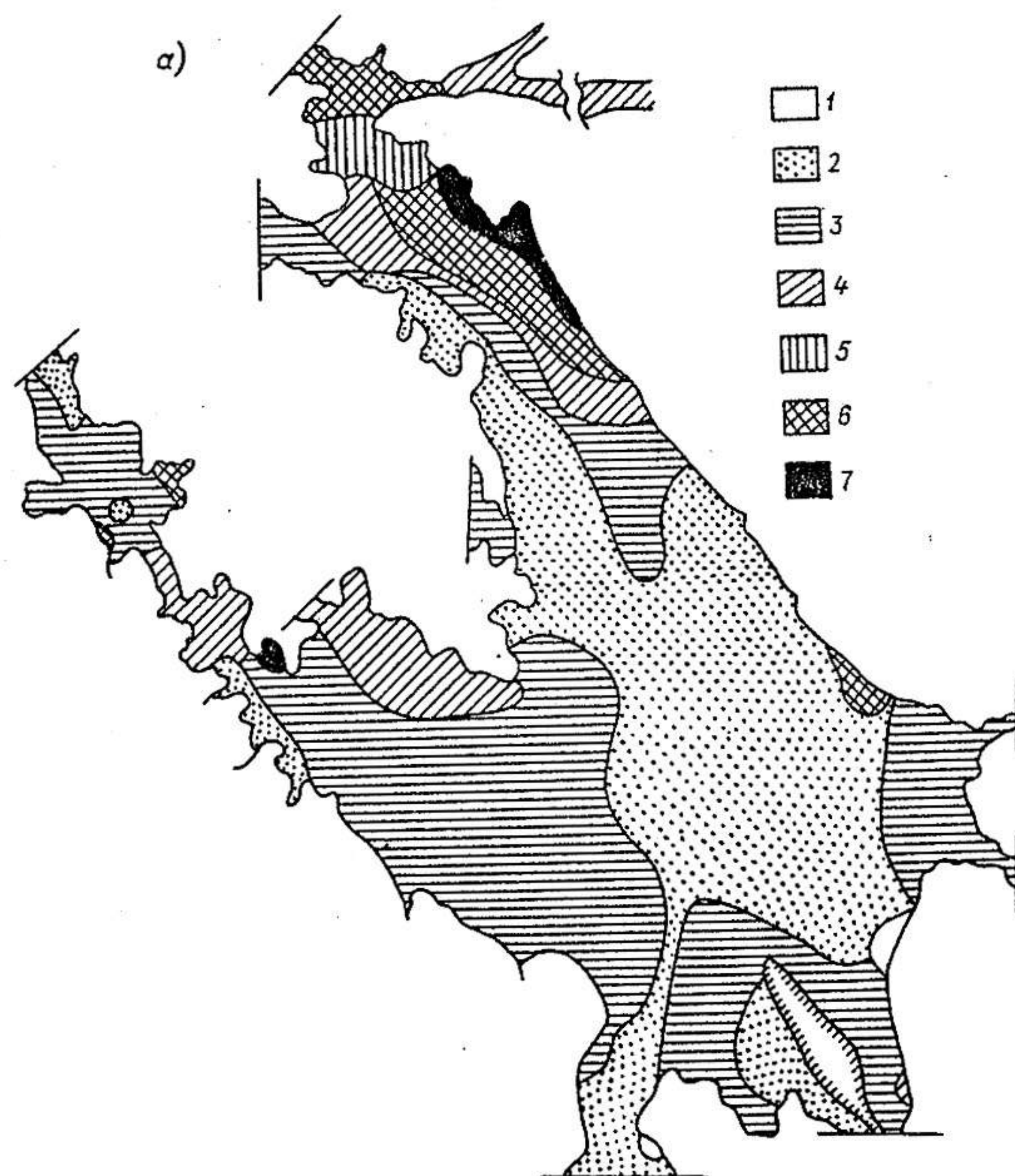
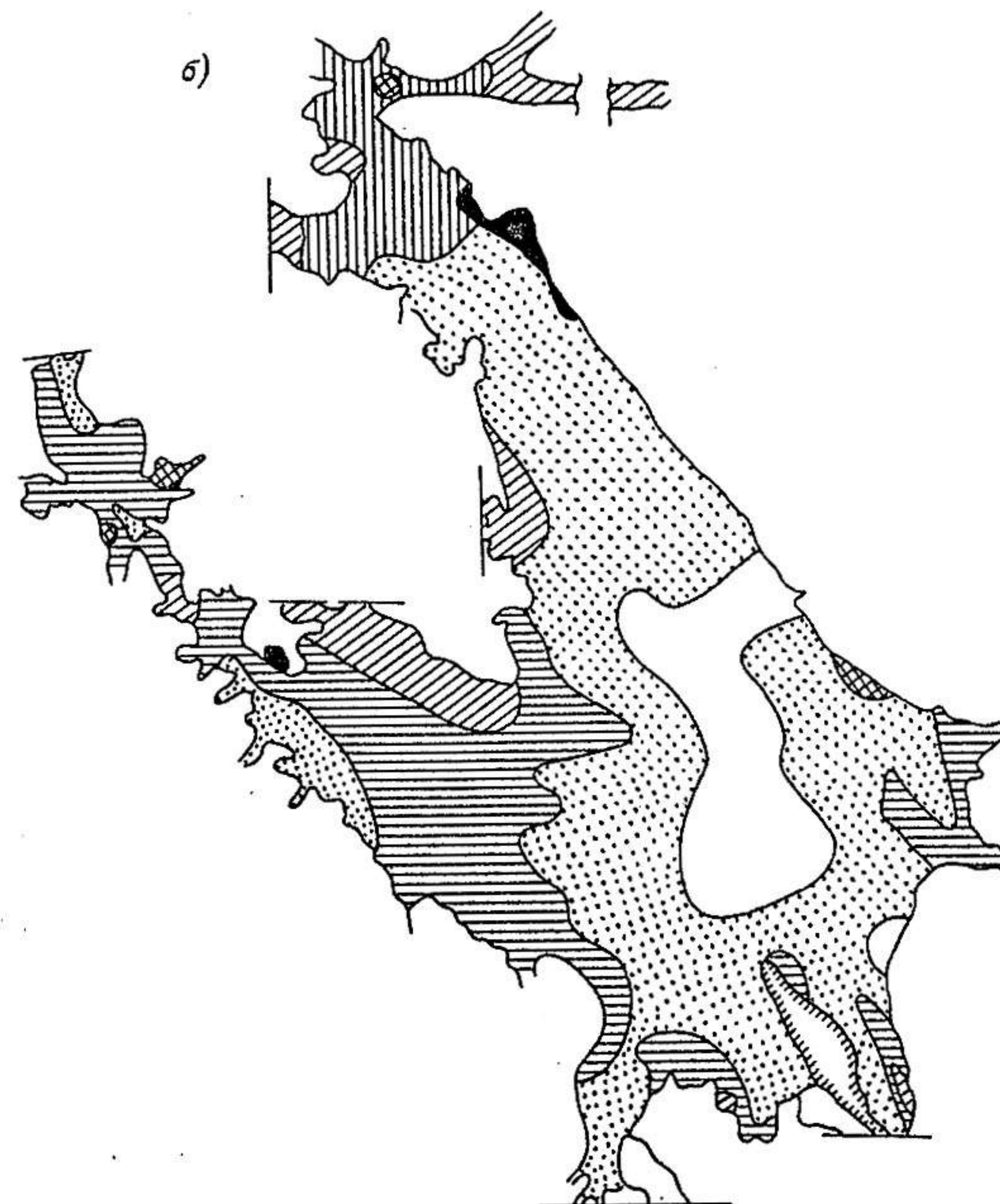


Рис. 2. Пространственное распределение хлорофилла в слое 0—2 м (а)  
Концентрация хлорофилла, мкг/л: 1 — 5—10, 2 — 10—20,



и столбе воды от поверхности до дна (б).  
3 — 20—30, 4 — 30—40, 5 — 40—50, 6 — 50—70, 7 — > 100.



В период исследований хлорофилл в основном был представлен активной формой при невысоком относительном количестве продуктов его распада — феопигментов, составивших в 70 % случаев 10—30 % от суммы с „чистым” хлорофиллом „а”. Эти значения типичны для пресноводных водоемов, в частности для Рыбинского водохранилища [9, 10, 18, 23, 24]. Относительное количество феопигментов незначительно возрастало на мелководных станциях по сравнению с их содержанием в 2-метровом слое глубоководных участков, а в столбе воды от поверхности до дна было выше, чем в евфотной зоне. Это можно проследить по максимальным и средним значениям для каждого плеса (табл. 3).

Таблица 3

Относительное содержание феопигментов (% от суммы с хлорофиллом „а”) и пигментное отношение ( $E_{480}/E_{664}$ )

Плес, участок	Слой, м	Феопигменты		$E_{480}/E_{664}$	
		пределы	среднее	пределы	среднее
Волжский					
глубоководный	0 — 2	18 — 35	$25 \pm 4$	0,82 — 1,0	$0,92 \pm 0,04$
	0 — дно	10 — 48	$32 \pm 6$	0,86 — 1,07	$0,96 \pm 0,03$
мелководный	0 — дно	8 — 51	$25 \pm 5$	0,78 — 1,16	$0,94 \pm 0,04$
У г. Рыбинска	0 — дно	30 — 70	$49 \pm 12$	1,29 — 1,38	$1,32 \pm 0,03$
Главный					
глубоководный	0 — 2	11 — 28	$20 \pm 3$	0,75 — 1,35	$1,06 \pm 0,10$
	0 — дно	6 — 60	$26 \pm 4$	0,82 — 1,76	$1,13 \pm 0,06$
мелководный	0 — дно	8 — 42	$24 \pm 3$	0,88 — 1,66	$1,18 \pm 0,09$
Шекснинский					
глубоководный	0 — 2	1 — 21	$14 \pm 4$	0,70 — 1,14	$0,91 \pm 0,09$
	0 — дно	11 — 32	$22 \pm 2$	0,69 — 1,23	$0,87 \pm 0,07$
мелководный	0 — дно	6 — 36	$18 \pm 5$	0,80 — 1,98	$1,23 \pm 0,20$
Моложский					
глубоководный	0 — 2	8 — 18	$14 \pm 3$	0,80 — 1,02	$0,88 \pm 0,07$
	0 — дно	10 — 44	$21 \pm 4$	0,79 — 1,0	$0,90 \pm 0,02$
мелководный	0 — дно	5 — 27	$16 \pm 2$	0,78 — 1,03	$0,89 \pm 0,03$

Возрастание доли дериватов хлорофилла на мелководьях водохранилища отмечалось и предыдущими исследователями [11]. Оно объясняется постоянным присутствием здесь взмученных со дна частиц, содержащих растительные остатки. А снижение этой доли в освещенном слое, по сравнению со всей водной толщей, подтверждает предположение о значительном влиянии

солнечного света на образование феопигментов в водоеме [24]. Известно, что свет препятствует феофитинизации хлорофилла, которая может быть полной в темноте [40]. Заметное увеличение количества феопигментов в суточных опытах на Сиверском озере наблюдалось в ночное время [6], а по многолетним данным для Рыбинского водохранилища — в годы с ограниченным поступлением света в водную толщу [24].

Высокое содержание феопигментов отмечалось в районе г. Рыбинска и могло быть связано с повышенным количеством минеральной взвеси, ухудшающей гидрооптические условия, а также недостаточной обеспеченностью водорослей минеральным питанием, что также может стимулировать образование дериватов хлорофилла [40].

Характеристикой физиологического состояния водорослей служит количественное соотношение желтых и зеленых пигментов, выраженное, в частности, через отношение оптической плотности ацетонового экстракта в соответствующих максимумах поглощения  $E_{480}/E_{664}$  [39]. Смысл такой оценки заключается в том, что при неблагоприятных условиях существования клеток более лабильные зеленые пигменты быстрее подвергаются разрушению [3], и тогда пигментное отношение (ПО) возрастает. Преимущества этого показателя перед двумя аналогичными (непосредственное отношение концентрации каротиноидов и хлорофилла) ( $к/Хл$ ) и пигментным индексом Маргалефа  $E_{430}/E_{665}$  обсуждались в литературе [39]. Для Рыбинского водохранилища продемонстрирована его тесная связь с отношением  $к/Хл$  [18].

По данным наших наблюдений, значения ПО при колебании около единицы мало различались в глубоководной и прибрежной частях плесов (см. табл. 3). Повышенные значения (1,2—2,0) были получены на мелководных станциях у восточного берега, где, по данным Л. Г. Корневой [13], преобладали синезеленые водоросли, на некоторых станциях центральной части водохранилища и в водах, бедных биогенными веществами, примыкающих к территории Дарвинского заповедника. С этим связаны более высокие средние значения, полученные для всего Главного плеса и мелководий Шекснинского. Максимальные для Волжского плеса значения ПО отмечены в районе г. Рыбинска.

Известно, что развитие фитопланктона в значительной мере контролируется содержанием основных биогенных веществ. Однако результаты наших предыдущих исследований показали, что в Рыбинском водохранилище непосредственная связь между содержанием хлорофилла и биогенных веществ прослеживалась лишь в отдельные периоды при невысоких коэффициентах корреляции [19]. При этом отношение концентраций общего азота и общего фосфора в воде ( $N_{общ}/P_{общ}$ ) в основном составляло 10—15, т. е.



фитопланктон водохранилища не был лимитирован ни тем, ни другим [36], что и могло быть одной из причин отсутствия искомой зависимости.

Анализ настоящих данных не выявил корреляции между содержанием хлорофилла и общего азота и показал наличие слабой связи хлорофилла с общим фосфором (рис. 3). Последняя заметно усиливается при отношении  $N_{\text{общ}}/P_{\text{общ}} > 15$ , т. е. для тех случаев, когда водоросли должны испытывать недостаток фосфора [36].

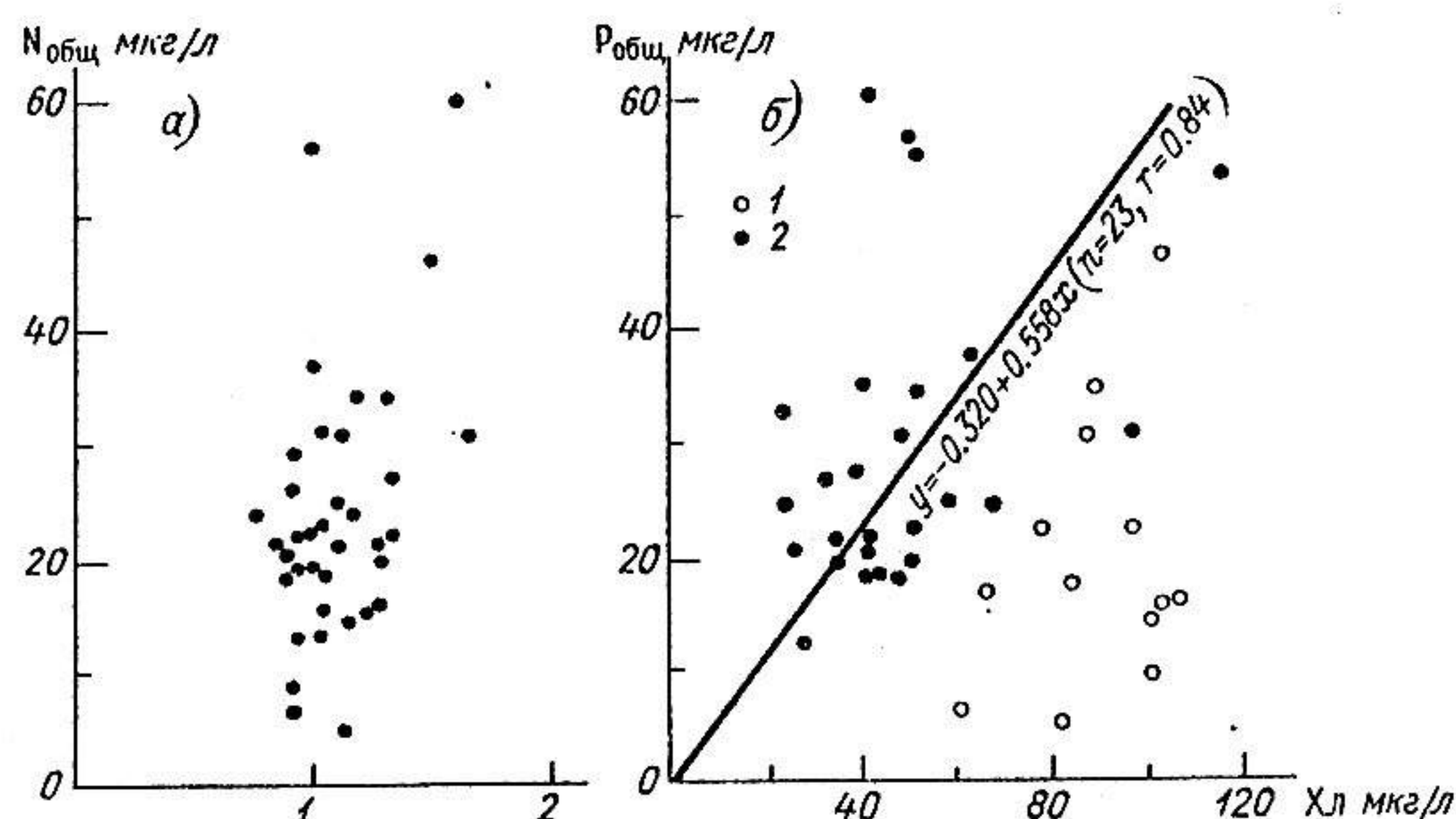


Рис. 3. Связь содержания хлорофилла с содержанием общего азота (а) и общего фосфора (б).  
1 —  $N_{\text{общ}}/P_{\text{общ}} < 15$ ; 2 —  $N_{\text{общ}}/P_{\text{общ}} > 15$ .

Четкая взаимосвязь между содержанием хлорофилла и биогенными веществами в водохранилище прослеживается для так называемого отклика (термин взят из работы Г. Г. Винберга [8]) фитопланктона на азот и фосфор (материалы 1981—1982 гг. [19] и обсуждаемые в настоящей работе).

„Отклик“ фитопланктона на фосфор составил 0,06—1,41 мкг/мкг, на азот — 4,5—56 мкг/мг. В Главном, Шекснинском и Моложском плесах оба показателя на мелководье выше, чем в открытой части, в Волжском плесе различие небольшое; минимальные значения отмечены в районе г. Рыбинска (табл. 4).

Таблица 4

„Отклик“ фитопланктона Рыбинского водохранилища на азот и фосфор

Плес, участок	Хл/ $N_{\text{общ}}$ мкг/мг	Хл/ $P_{\text{общ}}$ мкг/мкг
<b>Волжский</b>		
глубоководный	12,0 — 27,4 $18,4 \pm 3,8$	0,14 — 0,36 $0,26 \pm 0,06$
мелководный	12,0 — 23,2 $19,0 \pm 3,5$	0,14 — 0,32 $0,23 \pm 0,05$
<b>У г. Рыбинска</b>		
Главный	4,5 — 9,9 $7,2 \pm 1,6$	0,06 — 0,11 $0,09 \pm 0,01$
глубоководный	13,1 — 28,4 $19,4 \pm 1,9$	0,28 — 0,79 $0,54 \pm 0,06$
мелководный	20,1 — 37,9 $27,6 \pm 2,5$	0,38 — 1,41 $0,83 \pm 0,16$
<b>Шекснинский</b>		
глубоководный	17,7 — 36,2 $25,8 \pm 3,6$	0,31 — 0,65 $0,49 \pm 0,06$
мелководный	40,8*	0,77*
<b>Моложский</b>		
глубоководный	15,6 — 31,5 $21,4 \pm 3,6$	0,24 — 0,62 $0,42 \pm 0,08$
мелководный	20,0 — 56,9 $35,8 \pm 8,4$	0,38 — 1,09 $0,76 \pm 0,19$

Примечание. В числителе — пределы, в знаменателе — среднее значение.

Полученный „отклик“ на азот на 22—39 % ниже, чем летние данные 1981 г., для „отклика“ на фосфор различия колеблются в пределах 16—20 %, лишь в Шекснинском плесе он в 2 раза больше, чем в 1981 г. Обе рассматриваемые характеристики тесно связаны с содержанием хлорофилла. Количественное выражение этой связи аппроксимируется уравнениями, угловые коэффициенты в которых близки к полученным нами в 1981—1982 гг. для  $Хл/N_{\text{общ}}$  в Волжском, Главном и Моложском плесах, для  $Хл/P_{\text{общ}}$  — в Волжском (рис. 4). Угол наклона линии регрессии уменьшается с ростом концентрации биогенных веществ. Это четко прослеживается по „отклику“ на фосфор во всех четырех плесах снижения содержания  $P_{\text{общ}}$  от Шекснинского (в среднем 98 мкг/л) к Главному (42 мкг/л) и по „отклику“ на азот фитопланктона Шекснинского плеса по сравнению с ос-



тальными (среднее содержание  $N_{\text{общ}}$  соответственно 1,9 мг/л против 1,0—1,08 мг/л). По-видимому, эти показатели могут отражать обеспеченность фитопланктона биогенным питанием и быть полезным и для получения количественных зависимостей при оценке состояния водоема.

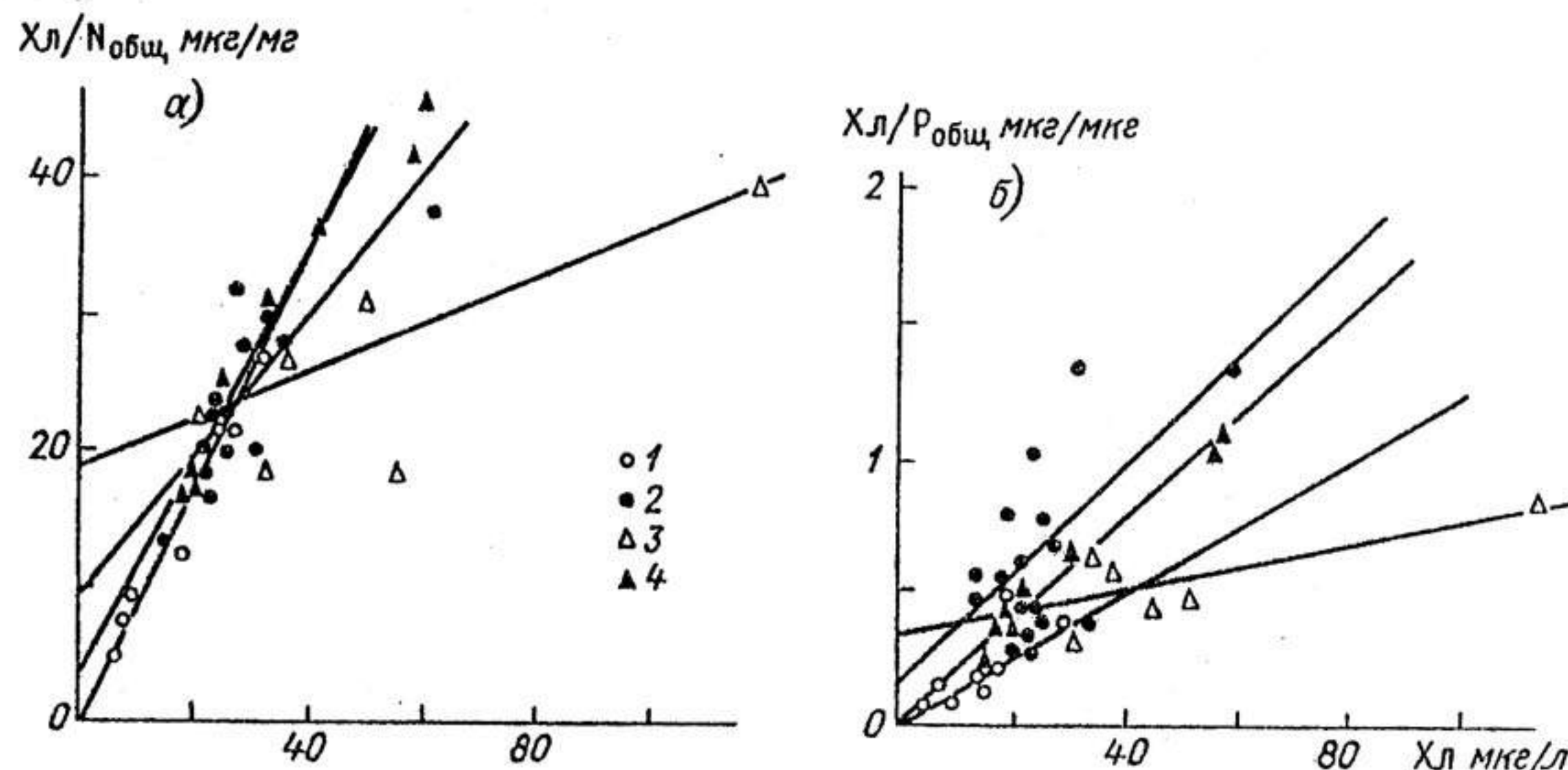


Рис. 4. Зависимость „отклика“ фитопланктона на азот (а) и фосфор (б) от содержания хлорофилла.

1 — Волжский плес ( $n = 10$ ):  $Xл/N_{\text{общ}} = 0,198 + 0,916 Xл$  ( $r = 0,98$ ),  $Xл/P_{\text{общ}} = -0,009 + 0,0126 Xл$  ( $r = 0,95$ ); 2 — Главный плес ( $n = 15$ ):  $Xл/N_{\text{общ}} = 10,11 + 0,518 Xл$  ( $r = 0,83$ ),  $Xл/P_{\text{общ}} = 0,176 + 0,0198 Xл$  ( $r = 0,66$ ); 3 — Шекснинский плес ( $n = 6$ ):  $Xл/N_{\text{общ}} = 18,99 + 0,176 Xл$  ( $r = 0,61$ ),  $Xл/P_{\text{общ}} = 0,353 + 0,034 Xл$  ( $r = 0,67$ ); 4 — Моложский плес ( $n = 8$ ):  $Xл/N_{\text{общ}} = 5,21 + 0,798 Xл$  ( $r = 0,95$ );  $Xл/P_{\text{общ}} = 0,041 + 0,0188 Xл$  ( $r = 0,98$ ).

Интенсивность фотосинтеза в единице объема воды свидетельствует о высоком уровне продуцирования органического вещества фитопланктоном водохранилища. Скорость фотосинтеза составила 0,1—1,3 мг/(л·ч) молекулярного кислорода (табл. 5) при наиболее часто встречаемых значениях (50 % общего числа наблюдений) 0,2—0,4 мг/(л·ч) молекулярного кислорода. Можно считать, что она сопоставима с предыдущими данными, полученными кислородным методом [16]. Максимальная скорость фотосинтеза на мелководных станциях в 1972 г. достигала 6—10 мг/(л·сут) молекулярного кислорода [25], а в открытой части в 1981—1982 гг. 4,6—8,0 мг/(л·сут) молекулярного кислорода [16]. Такие значения характерны для евтрофных вод [7]. За счет интенсивного фо-

тосинтеза происходит значительное обогащение поверхностных слоев воды растворенным кислородом и сдвиг активной реакции среды в щелочную сторону.

Таблица 5

Фотосинтез и деструкция органических веществ

Плес, участок	Фотосинтез, мг/(л·ч) молекулярного кислорода		Деструкция, мг/(л·сут) молекулярного кислорода	
	предел	среднее	предел	среднее
<b>Волжский</b>				
глубоководный	0,32 — 0,63	$0,34 \pm 0,08$	0,41 — 1,30	$0,91 \pm 0,22$
мелководный	0,19 — 0,68	$0,41 \pm 0,08$	0,30 — 1,64	$1,23 \pm 0,25$
<b>У г. Рыбинска</b>				
Главный	0,09 — 0,16	$0,12 \pm 0,04$	0,40 — 0,82	$0,61 \pm 0,12$
глубоководный	0,21 — 0,33	$0,26 \pm 0,02$	0,26 — 1,37	$0,68 \pm 0,09$
мелководный	0,10 — 0,42	$0,28 \pm 0,04$	0,51 — 1,53	$0,95 \pm 0,15$
<b>Шекснинский</b>				
глубоководный	0,12 — 0,80	$0,48 \pm 0,08$	0,84 — 2,27	$1,33 \pm 0,14$
мелководный	0,41 — 1,29	$0,49 \pm 0,17$	1,17 — 4,52	$2,18 \pm 0,64$
<b>Моложский</b>				
глубоководный	0,20 — 0,48	$0,30 \pm 0,05$	0,31 — 1,14	$0,65 \pm 0,14$
мелководный	0,34 — 1,34	$0,65 \pm 0,02$	0,51 — 2,54	$1,06 \pm 0,20$

Распределение фотосинтеза по акватории водохранилища соответствовало горизонтальному распределению хлорофилла (рис. 5). Минимальный фотосинтез зарегистрирован в Главном плесе, максимальный — в Шекснинском и на мелководьях двух других речных участков. Скорость новообразования органического вещества фитопланктоном мелководной зоны была выше по сравнению с открытой частью водохранилища (см. табл. 5). По максимальным значениям это различие особенно велико в Моложском и Шекснинском плесах, по средним — лишь в первом так как во втором плесе оно сглажено за счет низкой интенсивности процесса на станциях, примыкающих к Дарвинскому заповеднику. Усиление фотосинтеза в прибрежье, обусловившее близкое к 100 %-му содержание растворенного кислорода, связывают не только с более высоким обилием планктонных водорослей, но также с повышенной скоростью биохимических процессов [21], в частности оборота фосфатов, отмеченного А. А. Былинкиной [5]. Связь между скоростью фотосинтеза и содержанием хлорофилла наблюдалась



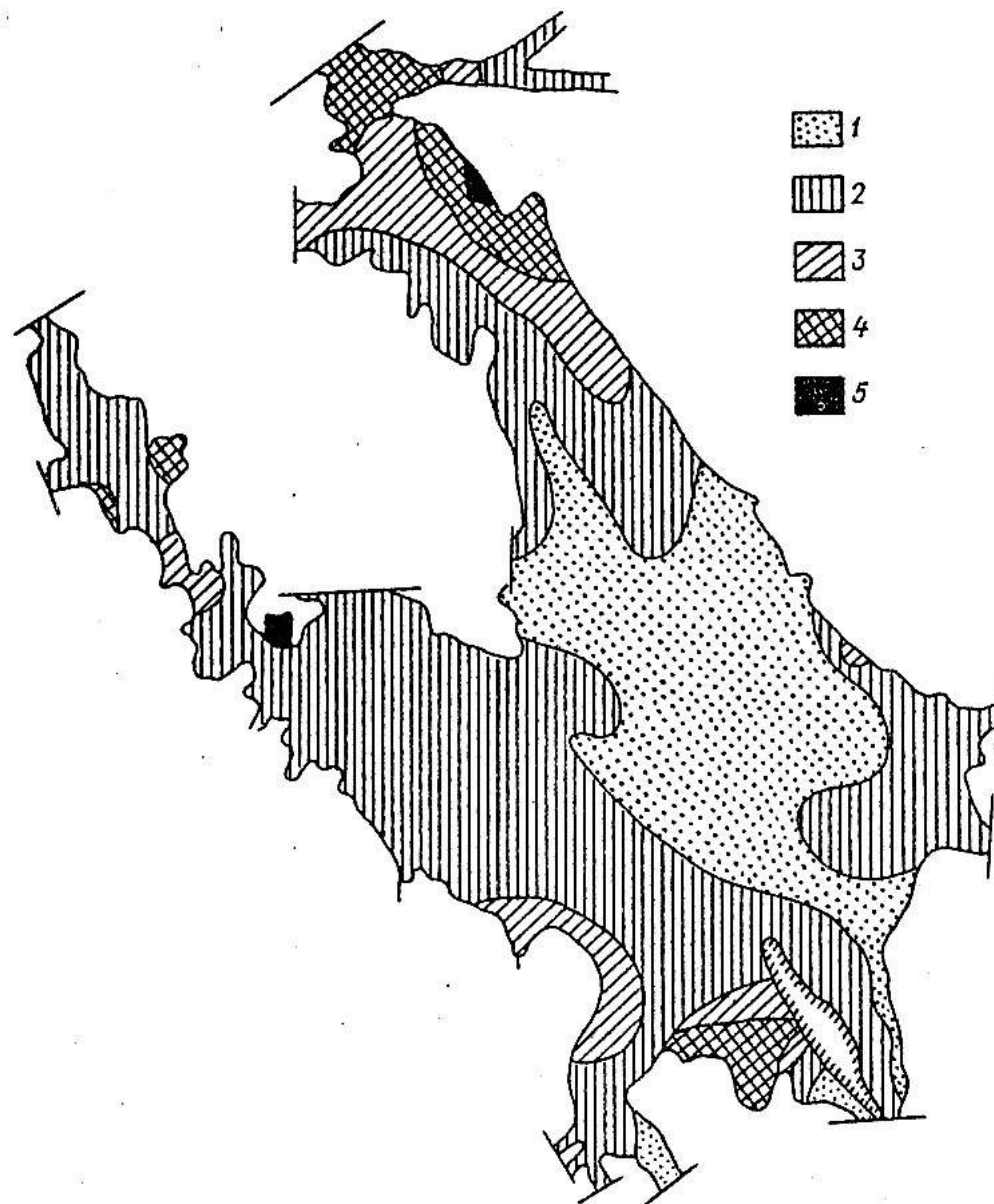


Рис. 5. Пространственное распределение интенсивности фотосинтеза. Скорость фотосинтеза молекулярного кислорода мг/(л·ч): 1 — < 0,2; 2 — 0,2—0,4; 3 — 0,4—0,6; 4 — 0,6—1,0; 5 — > 1,0.

при достаточно высоком коэффициенте корреляции (рис. 6 а). Пропорциональность при этом сохранялась для широкого диапазона концентраций пигмента — вплоть до 100 мкг/л, когда должно происходить угнетение фотосинтеза в изолированной пробе, обусловленное конкурентными взаимоотношениями клеток, накоплением продуктов метаболизма и другими факторами, создающими так называемый скляночный эффект.

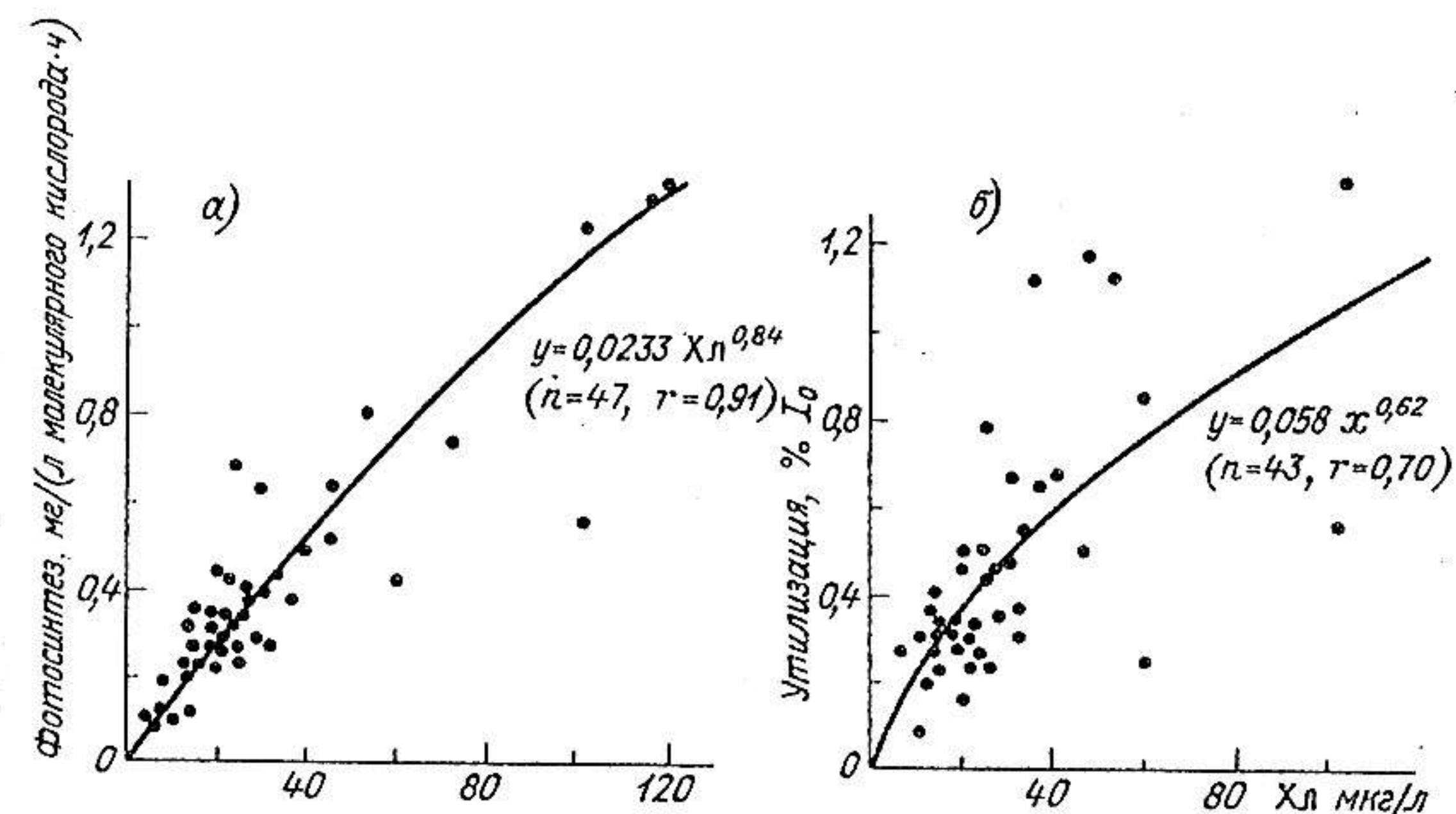


Рис. 6. Зависимость интенсивности фотосинтеза (а) и эффективности утилизации солнечной энергии (б) от содержания хлорофилла.

С высокой скоростью фотосинтеза согласуется достаточно высокая фотосинтетическая активность хлорофилла. Ассимиляционные числа (АЧ), представленные широким диапазоном значений (от 5 до 27 мг молекулярного кислорода/(мг хлорофилла·ч), большинство из которых составило 10—20 мг/(мг Хл·ч), в целом были выше таковых в летний период 1981—1982 гг. [16]. Однако, на наш взгляд, это не следует рассматривать как направленное изменение ассимиляционной активности водорослей, вызванных неустойчивостью экологической ситуации в водоеме, хотя в литературе и приводятся сведения о том, что значения АЧ в водах различной трофности меняются [15, 34]. Можно предположить, что использование краткосрочных экспозиций при определении фотосинтеза позволило избежать его угнетения в склянке даже при высоких концентрациях хлорофилла. Для периода наблюдений не прослеживаются значительных различий между ассимиляционными числами в плесах и биотопах (табл. 6). На общем фоне более высокие АЧ получены в Волжском плесе, а в его пределах пониженные, но не выделяющиеся из всего массива данных — в районе г. Рыбинска.

Данные об интенсивности фотосинтеза свидетельствуют о высоком уровне первичного продуцирования фитопланктона всего водохранилища и, особенно, мелководной зоны. Для оценки размеров этого процесса в водоеме в целом и для выявления вклада отдельных участков в общий фонд новообразованного органического веще-



Таблица 6

Ассимиляционные числа (АЧ) и эффективность утилизации  
солнечной энергии фитопланктона

Плес, участок	АЧ мг молекулярного кислорода/(мг хлорофил- ла · ч)		V % интегральной по спектру падающей радиации	
	предел	среднее	предел	среднее
<b>Волжский</b>				
глубоководный	13,9 — 23,0	19,9 ± 2,1	0,30 — 0,68	0,46 ± 0,15
мелководный	18,4 — 27,4	21,7 ± 1,6	0,24 — 0,40	0,32 ± 0,06
<b>У г. Рыбинска</b>	14,0 — 18,0	16,7 ± 1,3	0,24 — 0,29	0,26 ± 0,02
<b>Главный</b>				
глубоководный	10,4 — 15,8	12,8 ± 0,7	0,12 — 0,75	0,38 ± 0,17
мелководный	7,0 — 19,0	11,4 ± 3,8	0,25 — 0,38	0,30 ± 0,05
<b>Шекснинский</b>				
глубоководный	9,9 — 15,0	12,2 ± 0,8	0,50 — 1,18	0,80 ± 0,29
мелководный у ДГЗ	5,4 — 18,2	11,6 ± 3,7	0,56 — 1,11	0,88 ± 0,23
мелководный	7,6 — 12,6	10,1 ± 2,5	0,23	—
<b>Моложский</b>				
глубоководный	10,2 — 17,8	13,7 ± 0,9	0,20 — 0,68	0,37 ± 0,16
мелководный	11,0 — 15,4	12,9 ± 0,8	0,46 — 1,34	0,77 ± 0,40

\* Для одной станции.

Таблица 7

Средняя для плесов первичная продукция (г молекулярного  
кислорода/(м<sup>2</sup> · сут)), рассчитанная с учетом объемов водной толщи ( $\Sigma A_1$ )  
и простым осреднением по станциям ( $\Sigma A_2$ )

Плес, участок	Число станций	$\Sigma A_1$	$\Sigma A_2$
<b>Волжский</b>			
глубоководный	7	6,10	5,98 + 1,95
мелководный	5	2,89	6,60 + 1,65
<b>Главный</b>			
глубоководный	12	6,47	6,99 + 0,75
мелководный	6	3,38	5,09 + 1,04
<b>Шекснинский</b>			
глубоководный	6	9,22	9,10 + 0,63
мелководный	4	6,49	7,85 + 1,59
<b>Моложский</b>			
глубоководный	5	7,0	7,19 + 0,46
мелководный	5	4,29	6,98 + 1,19

ства в водной толще служит интегральная первичная продукция под единицей поверхности. Ее значения возрастают от Волжского и Главного к Моложскому и Шекснинским плесам, это можно проследить и для прибрежных, и для глубоководных станций (табл. 7). В литоральных участках плесов суммарная продукция в 1,5—2,2 раза ниже, по сравнению с пелагической частью, несмотря на повышенный фотосинтез в единице объема воды. Аналогичное соотношение получено и по данным 1972 г. [25]. Это связано с ухудшением светового режима мелководий за счет повышенного содержания минеральной взвеси, о чем, в частности, свидетельствует снижение значений  $Z/Z_p$ . Кроме этого, значительную роль играет разница объемов фотосинтезирующих слоев, которые меняются в соответствии с площадью и вертикальным сечением отдельных участков. В действительности, для Рыбинского водохранилища при среднем за период наших наблюдений уровне 100,37 м БС 2-метровая изобата охватывает 35—42 % речных площадей и 18 % площадей в Главном плесе (табл. 8). Вертикальный профиль фотосинтеза на мелководных станциях ограничен дном, тогда как в открытой части фотосинтез распространяется ниже границы евфотной зоны, достигая при соответствующей прозрачности глубины 5—7 м [16].

Следует отметить, что учет объемов водной массы является необходимым условием расчета первичной продукции и деструкции в толще воды и может значительно влиять на конечные результаты. Это особенно наглядно прослеживается на примере мелководий, когда вычисление суммарной первичной продукции простым осреднением значений, полученных на отдельных станциях, дает завышенную оценку (см. табл. 7). По данным глубоководных станций эти различия практически отсутствуют, однако в масштабах всего водоема, характеризующегося сложным строением котловины и обширными по площади мелководьями, они могут быть существенными.

Высокий уровень первичного продуцирования сопровождается интенсивным использованием водорослями лучистой энергии. Эффективность ее утилизации в ряде случаев превышала 1 % интегральной по спектру радиации, поступающей на поверхность водоема (см. табл. 6), при наиболее часто встречаемых в мелководной и глубоководной частях 0,2—0,4 и 0,3—0,5 % соответственно. Максимальная эффективность утилизации отмечалась в Шекснинском плесе и мелководьях Моложского, более низкая в Главном и Волжском плесах, минимальная у г. Рыбинска. Полученные значения характерны для высокопродуктивных вод.

Эффективность утилизации солнечной энергии при фотосинтезе относится к экологическим характеристикам, позволяющим подойти к оценке трофического состояния водоема. Действительно, коэффициент использования солнечной энергии фитопланктоном водохранилища тесно связан с содержанием хлорофилла (см. рис. 6 б). Однако



Соотношение первичной продукции и деструкции органического вещества в водной толще водохранилища

Плес, участок	Площадь, км <sup>2</sup> *	Валовая продукция (A)**		Деструкция (R)**		A/R	Чистая продукция		
		г молекулярного кислорода / (м <sup>2</sup> · сут)	т/сут углерода	г молекулярного кислорода / (м <sup>2</sup> · сут)	т/сут углерода		т/сут углерода	% валовой продукции	участок плес
Волжский	433		647,9		462,0	1,25	185,9	29	
глубоководный	283	6,10	517,9	4,89	415,2	1,16	102,7	20	55
мелководный	150	2,89	130,0	1,04	46,8	2,78	83,2	64	45
Главный	2766		4909,0		2804,7	1,66	2104,3	43	
глубоководный	2270	6,47	4406,1	3,90	2655,9	1,37	1750,2	40	83
мелководный	496	3,38	502,9	1,0	148,8	3,38	354,1	70	17
Шекснинский	504		1222,1		769,5	3,07	452,6	37	
глубоководный	294	9,22	813,2	7,06	622,7	1,90	190,5	23	42
мелководный	210	6,49	408,9	2,33	146,8	4,08	262,1	64	58
Моложский	145		260,6		103,0	1,30	157,6	60	
глубоководный	91	7,0	191,1	3,15	86,0	2,22	105,1	55	67
мелководный	54	4,29	69,5	1,05	17,0	2,70	52,5	76	33

\* При среднем уровне за период наблюдения 100,37 м БС.

\*\* При переходе к углероду принято соотношение 1 мг O<sub>2</sub> = 0,3 мг С (при АК = 1,25).

данная тенденция проявляется лишь в водоемах с одинаковыми условиями формирования гидрооптического режима [15].

Важным показателем функционирования экосистемы служит соотношение первичной продукции и деструкции органического вещества.

Скорость фотосинтеза в единице объема воды на всех станциях превышала деструкцию. В среднем для плесов (суточные значения) их соотношение составило 5,5—10 на глубоководных, 3,3—4,0 — на мелководных участках и 2,8 — у г. Рыбинска. Отсюда следует, что прибрежная зона характеризуется повышенной по отношению к фотосинтезу интенсивностью окислительных процессов (гетеротрофным потенциалом [5]), что в свою очередь отражает самоочистительную способность водоема.

Распределение деструкции по акватории водохранилища соответствует пространственному распределению фитопланктона (хлорофилла) и скорости фотосинтеза (рис. 7, см. табл. 5). Более высокие значения получены на всех мелководных участках и в Шекснинском плесе. Интенсивное окисление органического вещества на фоне повышенного обилия и фотосинтезирующей деятельности фитопланктона, вероятно, связано с усилением гетеротрофной активности не только бактерий, но и планктонных водорослей.

Соотношение первичной продукции и деструкции в водной толще  $\Sigma A / \Sigma R$  отражает эффективность продукционных процессов в водоеме и служит характеристикой биотического баланса. Значения  $\Sigma A / \Sigma R$ , полученные с учетом соответствующих объемов водной массы, для всех участков водохранилища были выше 1, отражая таким образом положительную направленность баланса (см. табл. 8) и свидетельствуя о том, что период наших исследований относился к автотрофной фазе в сезонном развитии планктона.

Несложный расчет, выполненный для всего водохранилища, показал, что в этот период в водоеме идет значительное накопление органического вещества автохтонного происхождения. Чистая продукция составили от 158 до 453 т/сут углерода в речных плесах (при максимальной в Шекснинском) и 2104 т/сут углерода в Главном. При этом ее доля от общего количества органического вещества, синтезированного в плесе (валовая продукция) различается как в отдельных плесах, так и на их участках. В глубоководной части речных плесов в виде чистой продукции остается 42—67 % органического углерода, в Главном плесе — 83 %, на мелководьях эта доля составляет 33, 58 и 17 % (см. табл. 8). Отсюда следует, что мелководья Шекснинского и Волжского плесов в равной мере и в сопоставимых с пелагиалью количествах обогащают водоем органическим веществом, в Моложском плесе роль мелководной зоны снижается, в Главном она незначительна. С неодинаковой интенсивностью происходит и трансформация органического вещества участков. Так, в глубоководной зоне Волжского, Главного, Моложского и Шекснинского плесов в виде чистой продукции соответст-



венно остается 20, 40, 55 и 23 % образованного здесь органического углерода; на мелководьях — 64—76 % (см. табл. 8). В этом проявляется снижение масштабов деструкционных процессов в прибрежной зоне, которые, несмотря на повышенную гетеротрофную активность сообщества, не реализуются в ограниченном 2-метровой изобатой объеме воды.

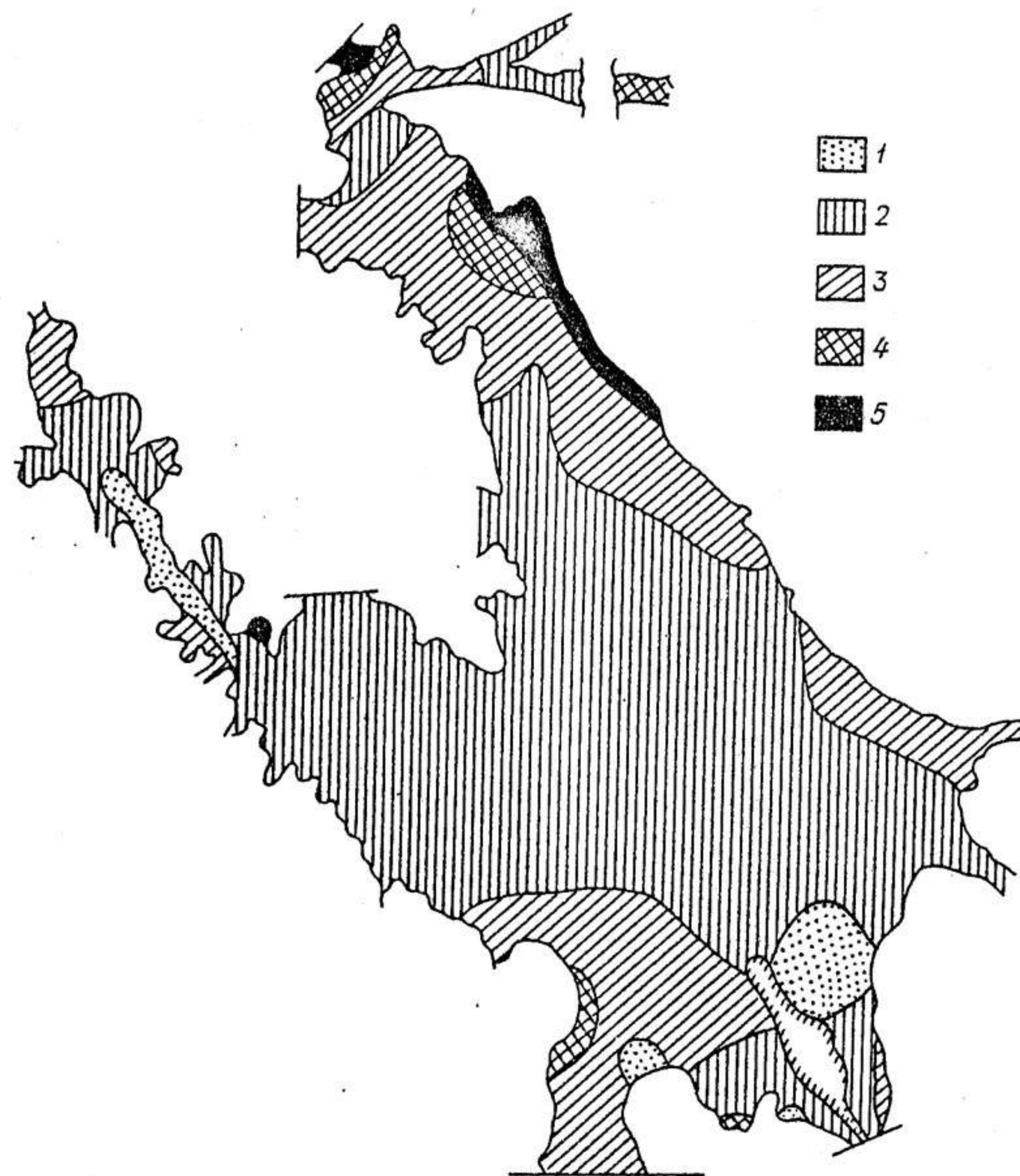


Рис. 7. Пространственное распределение скорости деструкции. Деструкция молекулярного кислорода, мг/(л·сут): 1 — < 0,5; 2 — 0,5—1,0; 3 — 1,0—1,5; 4 — 1,5—2,0; 5 — > 2,0.

Вероятно, значение мелководий в обогащении водоема органическим веществом еще более существенно, если иметь в виду возможность переноса вещества за счет подвижности водной массы.

Экосистема Рыбинского водохранилища испытывает значительное антропогенное воздействие двух крупных промышленных

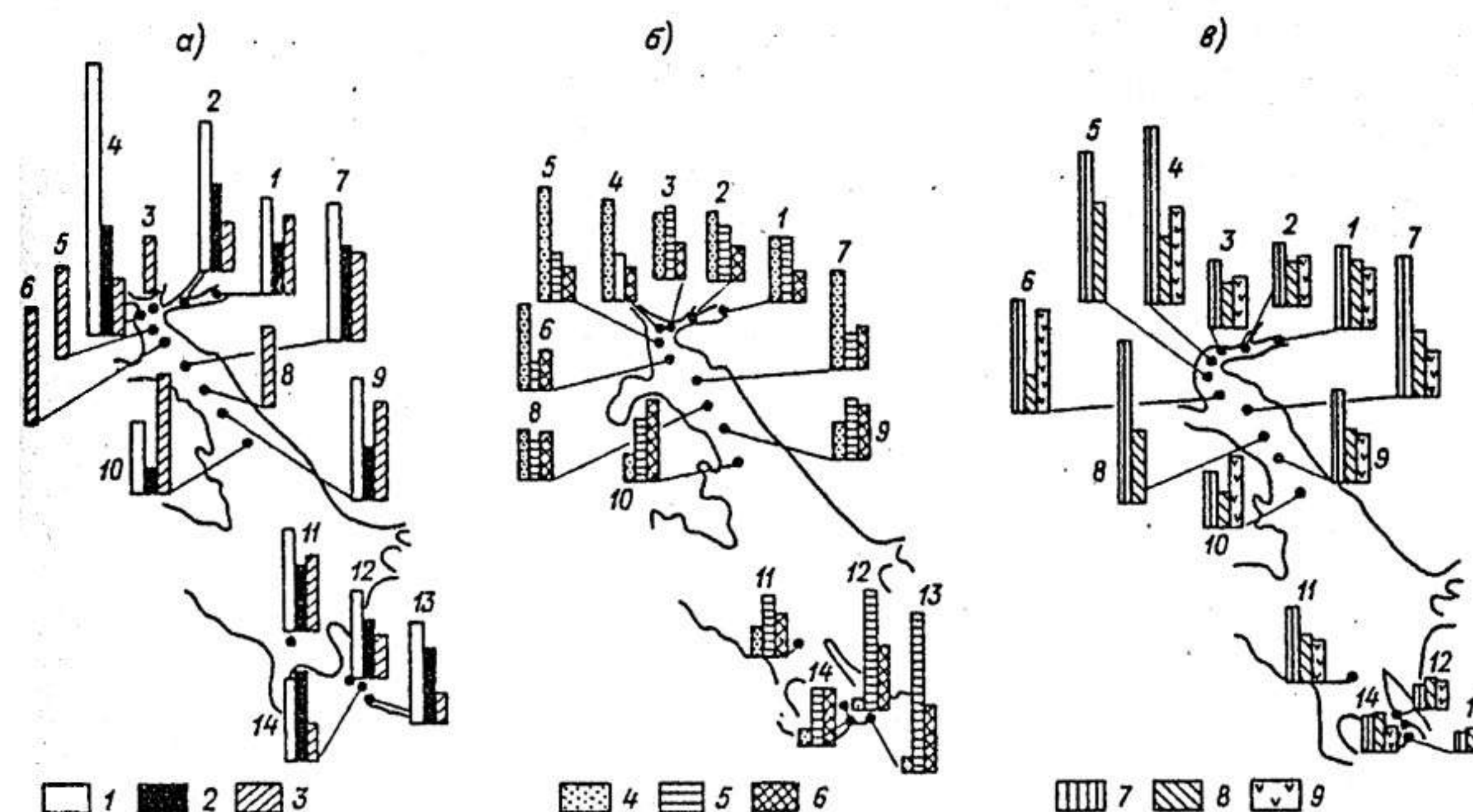


Рис. 8. Характеристика водной среды (а) и продуктивности фитопланктона (б, в) на станциях Шекснинского и Волжского плесов.

1 — содержание общего азота (0,25 мг/л); 2 — содержание общего фосфора (25 мкг/л); 3 — отношение  $Z/Z_p$  (0,2 отн. ед.); 4 — содержание хлорофилла (10 мкг/л); 5 — относительное содержание феофитинов (10 % от суммы с хлорофиллом а); 6 — пигментное отношение (0,5 отн. ед.); 7 — фотосинтез (0,1 мг/(л·ч) молекулярного кислорода); 8 — деструкция (0,5 мг/(л·сут) молекулярного кислорода); 9 — эффективность утилизации солнечной энергии (0,25 %  $I_0$ ). В скобках указан масштаб.

Станции: 1 — русло р. Шексны у д. Кабачино, 2 — р. Ягорба у пристани в черте г. Череповца, 3 — русло р. Шексны против р. Кошты, 4 — устье р. Суды (с. Торово), 5 — д. Ваганиха, 6 — д. Каргач, 7 — с. Любец, 8 — д. Васильево, 9 — д. Мякса, 10 — д. Гаютино, 11 — б. г. Молога, 12—14 — у г. Рыбинска.

центров: Рыбинска и Череповца. Поэтому необходимо проанализировать изменчивость рассмотренных продукционных характеристик фитопланктона в данных районах.

Станции 12—14, расположенные у г. Рыбинска, не выделяются содержанием биогенных веществ по сравнению с другими участками Волжского плеса (рис. 8 а), но характеризуется низкой прозрачностью воды за счет большого количества взвеси с невысоким содер-



жанием планктона и преобладанием минеральной компоненты. Отношение  $Z/Z_p$  составило 0,22—0,36. Повышенное содержание минеральной взвеси отрицательно влияет на развитие, состояние и фотосинтез планктонных водорослей [14]. Действительно, на ст. 12—14 отмечены минимальная для водохранилища концентрация хлорофилла (см. рис. 8 б) при максимальном относительном содержании фео-пигментов и близких к максимальным значениям пигментного отношения. Это отражает невысокое обилие фитопланктона и его неудовлетворительное состояние, что проявляется в низкой интенсивности фотосинтеза (см. рис. 8 в) и слабом использовании лучистой энергии в продукционном процессе. Здесь же отмечена и невысокая скорость деструкции, свидетельствующая об угнетении самоочищательной способности водоема.

Можно предположить, что планктонные организмы разных трофических уровней, обитающие на этом участке, испытывают воздействие токсических веществ, в частности нефтепродуктов, присутствие которых связано с напряженным режимом судоходства и расположенными на берегу судоремонтными мастерскими. Действие токсикантов на биоту, по-видимому, усугубляется относительно невысоким содержанием биогенных веществ.

Северная часть Шекснинского плеса, примыкающая к г. Череповцу, характеризуется максимальной для водоема концентрацией общего азота и общего фосфора [4], которая в 1,5—2,5 раза выше, чем на ст. 1 (д. Кабачино) и снижаются лишь на ст. 9 и 10 (д. Мякса и д. Гаютино), граничащих с Главным плесом (см. рис. 8 а). Несмотря на это, повышенная концентрация хлорофилла в водной толще наблюдалась лишь от устья р. Суды до с. Любец (ст. 4—7) (см. рис. 8 б), а на сопредельной с городом акватории была такой же, как и выше него, на ст. 1. Следует отметить, что в верховье плеса, как и в районе г. Рыбинска, содержится значительное количество минеральной взвеси ( $Z/Z_p = 0,39$ ), ухудшающей световые условия. Хлорофилл представлен в основном активной формой (феопродукты не превышают 30 % суммы с основным пигментом); пигментное отношение также невелико, оно возрастает лишь на границе с Главным плесом, что согласуется с уменьшением содержания биогенных веществ [39]. Кроме того, воды Центрального плеса характеризуются повышенным отношением оптических плотностей в максимумах поглощения желтых и зеленых пигментов — 480 и 664 нм соответственно [23, 24].

Несмотря на достаточно высокое содержание хлорофилла, интенсивность фотосинтеза в черте города (ст. 2, 3) ниже, чем у д. Кабачино на ст. 1 (см. рис. 8 в), затем, начиная от устья р. Суды, интенсивность фотосинтеза резко увеличивается и сохраняется на таком уровне до границы с Главным плесом (ст. 9, 10). Такие же изменения процесса фотосинтеза по акватории

плеса отмечались в 1986—1988 гг. во время специальных исследований по выявлению влияния стоков г. Череповца на экосистему водохранилищ [20]. Это объясняется низкой прозрачностью воды и токсическим влиянием сточных вод.

Эффективность утилизации солнечной энергии на станциях Шекснинского плеса в целом выше, чем у г. Рыбинска. Ее изменения соответствуют распределению концентрации хлорофилла. Деструкционные процессы незначительно снижаются в черте города, по сравнению со ст. 1, затем на участке от устья р. Суды до д. Васильево (ст. 4, 5) деструкция увеличивается, а по направлению к Главному плесу снижается. По-видимому, в верховье этого плеса процессы самоочищения идут достаточно интенсивно.

Из приведенных данных следует, что автотрофные организмы двух обследованных участков по-разному реагируют на экологическую обстановку в водоеме. В верховье Шекснинского плеса сообщество водорослей находится в более благополучном состоянии по сравнению с участком, примыкающим к г. Рыбинску. Не имея сведений о точном составе поступающих со сточными водами загрязняющих веществ, можно предполагать, что токсическое влияние стоков г. Череповца, содержащих тяжелые металлы и отходы коксохимического производства [35], в какой-то степени нейтрализуются биогенными веществами повышенной концентрации. Но в то же время происходит обильное развитие фитопланктона, который синтезирует большое количество автохтонного органического вещества. Это влечет за собой так называемое вторичное загрязнение водоема. Таким образом, исследования, выполненные для большого числа станций, позволили получить подробную картину формирования и пространственного распределения характеристик продукционного процесса в период автотрофной фазы сезонного развития планктона. В целом для водохранилища отмечен высокий уровень скорости фотосинтеза, ассимиляционной активности хлорофилла, эффективности утилизации солнечной энергии. Распределение интенсивности процесса фотосинтеза по акватории соответствовало горизонтальному распределению хлорофилла и, по-видимому, отражало обеспеченность водорослей минеральным питанием, в частности фосфором. Пониженные значения исследованных показателей отмечены в Главном плесе, более высокие — в речных и максимальные — на прибрежных мелководьях. В последние годы в Главном плесе водохранилища наблюдалось повышение общего уровня содержания хлорофилла, в частности, за счет его высоких значений в период летнего максимума [15, 23], которые не были отмечены в 1989 г. Возможно, что кроме низкой обеспеченности фосфором это связано с особенностями температурного режима года, когда максимальный прогрев приходился на июнь.

За счет интенсивно идущего фотосинтеза произошли сдвиг активной реакции среды в щелочную сторону и значительное (бо-



лее 100 %) насыщение поверхностных слоев растворенным кислородом, создающее его вертикальный градиент. В предыдущие годы такого явления не наблюдалось [30]. Наличие кислородной стратификации на фоне равномерного прогрева водной толщи рассматривается как признак евтрофирования водоема [21].

Характерные особенности функционирования имеют мелководные участки. Здесь получены более высокие показатели обилия фитопланктона, а также активности автотрофных и гетеротрофных процессов. Несмотря на это, интегральные значения первичной продукции и деструкции были ниже, по сравнению с глубоководной зоной, но при большем преобладании фотосинтеза над деструкционными процессами в водной толще (см. табл. 8). В этом проявляется влияние морфометрических особенностей водоема на интегральные продукционные показатели, полученные расчетным путем. На мелководьях речных участков, лидирующее положение среди которых принадлежит Шекснинскому плесу, остается большая доля автохтонного органического вещества, что в значительной степени способствует обогащению им водохранилища.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Арз Ф. Э., Толстяков Д. Н. О проникновении солнечной радиации в воду // Метеорология и гидрология. 1969. № 6.
2. Бакулин К. А. Морфометрические характеристики Рыбинского водохранилища // Биологические и гидробиологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л., 1968.
3. Баллестер А. Физиологический крутой поворот различных пигментов фитопланктона и экологическое значение состава пигментов // 2-й Международный океанографический конгресс: Тез. докл. М., 1966.
4. Былинкина А. А. Содержание азота и фосфора в воде Рыбинского водохранилища в период автотрофной стадии его функционирования // Наст. кн.
5. Былинкина А. А., Генкал Л. Ф. Скорость оборота минерального фосфора и поглощение глюкозы в прибрежной и глубоководной части Рыбинского водохранилища // Биогенные элементы и органическое вещество в водохранилищах. Рыбинск, 1974.
6. Вертикальная структура планктона озера Сиверского и ее суточная динамика / Г. И. Маркевич, Н. М. Минеева, Л. П. Быкова и др. // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982.
7. Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960.
8. Винберг Г. Г. Сравнительно-биологические исследования, их возможности и ограничения // Продукционно-гидробиологические исследования на внутренних водоемах. Л., 1986.
9. Елизарова В. А. Сезонная динамика и распределение пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Биология и систематика низших организмов. Л., 1978.
10. Елизарова В. А. Состав и содержание растительных пигментов в водах Рыбинского водохранилища // Гидробиол. журн. 1973. Т. 9. № 2.

11. Елизарова В. А., Сигарева Л. Е. Содержание пигментов фитопланктона в мелководной зоне Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976.
12. Измestьева Л. Р., Кожова О. М., Усенко Н. Б. Динамика хлорофилла "а" в сестоне Иркутского водохранилища // Гидробиол. журн. 1990. Т. 26, № 1.
13. Корнева Л. Г. Особенности распределения фитопланктона Рыбинского водохранилища // Наст. кн.
14. Корнева Л. Г., Минеева Н. М. Состав и продуктивность фитопланктона в водоемах с высокой мутностью // Биология и экология водных организмов. Л., 1986.
15. Минеева Н. М. Закономерности формирования первичной продукции фитопланктона водоемов разного типа: Дис. ... канд. биол. наук. Борок, 1986.
16. Минеева Н. М. Первичная продукция фитопланктона Рыбинского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990.
17. Минеева Н. М. Фотосинтез фитопланктона Рыбинского водохранилища при различном времени экспонирования проб // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1990, № 87.
18. Минеева Н. М., Пырина И. Л. Исследование пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища (1977—1979 гг.) // Биология и экология водных организмов. Л., 1986.
19. Минеева Н. М., Разгулин С. М. О взаимосвязи содержания хлорофилла и биогенных элементов в Рыбинском водохранилище // Формирование и динамика полей гидрологических и гидрохимических характеристик во внутренних водоемах и их моделирование. Л., 1991.
20. Оценка качества воды по микробиологическим показателям в Рыбинском водохранилище у г. Череповца / В. И. Романенко, Л. И. Захарова, В. А. Романенко и др. // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990.
21. Петрова Н. А. Сукцессии фитопланктона при антропогенном эвтрофировании больших озер. Л., 1990.
22. Пырина И. Л. Подводный фотоинтегратор // Гидробиол. журн. 1965. Т. 1, № 2.
23. Пырина И. Л., Минеева Н. М. Содержание пигментов фитопланктона в водной толще Рыбинского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990.
24. Пырина И. Л., Сигарева Л. Е. Содержание пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище в различные по гидрометеорологическим условиям годы (1972—1976 гг.) // Биология и экология водных организмов. Л., 1986.
25. Пырина И. Л., Башкатова Е. Л., Сигарева Л. Е. Первичная продукция фитопланктона в мелководной зоне Рыбинского водохранилища в 1971—1972 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976.
26. Пырина И. Л., Минеева Н. М., Корнева Л. Г., Летапская Г. И. Фитопланктон и его продукция // Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Гидробиология и донные отложения озера Белого. Л., 1981.
27. Романенко В. И. Величины суточного и кратковременного фотосинтеза фитопланктона при определении с помощью С-14 // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1970. № 5.
28. Романенко В. И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л., 1985.
29. Романенко В. И. Связь между интенсивностью фотосинтеза при равномерном распределении водорослей в толще воды и прозрачностью по диску Секки // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1973. № 19.
30. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972.
31. Сорокин Ю. И. Первичная продукция органического вещества в водной толще Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. "Борок". М.; Л., 1958. Вып. 3.



32. Сорокин Ю. И. Сезонная динамика продуктивности планктона прибрежья и открытой части Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1968. № 3.

33. Старикова Д. М., Сорокин Ю. И. Сезонные наблюдения за динамикой биологических процессов в Волжском плесе и прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1971. № 11.

34. Трифонова И. С. Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озер Карельского перешейка. Л., 1979.

35. Флеров Б. А. Экологическая обстановка на Рыбинском водохранилище в результате аварии на очистных сооружениях г. Череповца в 1987 г. // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990.

36. Claesson A. Research on recovery of polluted lakes. Algal growth potential and the availability of limiting nutrients. Upsala, 1978.

37. Lorenzen C. J., Jeffrey S. W. Determination of chlorophyll in seawater // UNESCO technical paper in marine science 35. Paris, 1980.

38. Vollenweider R. A. Das Nährstoffbelastungskonzept als Grundlage für den externen Eingriff in den Eutrophierungsprozess stehender Gewässer und Talsperren // Zeit. Wasser und Abwasser. 1979. Bd 12, N 2.

39. Watson R. A., Osborne P. L. An algal pigment ratio as an indicator of the nitrogen supply to phytoplankton in three Norfolk broads // Freshwater Biol. 1979. Vol. 9, N 6.

40. Yentsch C. S. Distribution of chlorophyll and pheophytin in open sea // Deep-sea Res. 1965. Vol. 12, N 5.

УДК 574.583(285.2):579

А. И. Копылов, И. Н. Крылова

## СТРУКТУРА БАКТЕРИОПЛАНКТОНА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Рассмотрено распределение общей численности и биомассы бактериопланктона по акватории Рыбинского водохранилища. Определена концентрация бактерий, ассоциированных с частицами взвеси, и бактериальных микроколоний. Проведена оценка численности активнодышащих и активнорастущих микроорганизмов.

Микробиологические исследования водной толщи Рыбинского водохранилища проводятся уже более 30 лет [7, 11, 12, 16, 17]. Многолетние стандартные наблюдения на глубоководных станциях основной акватории водохранилища выявили, что в силу естественных причин год от года средняя за вегетационный период численность бактерий изменялась в 4—5 раз, продукция бактериальной биомассы — в 5—6 раз. Тем не менее было установлено, что Рыбинское водохранилище медленно, но неуклонно евтрофируется [16]. Полученные данные позволили обнаружить четкую взаимосвязь между содержанием бактерий и уровнем воды, содержанием бактерий и прозрачностью воды, а также определенную тенденцию в параллельном изменении солнечной активности и количеством бактерий в водохранилище [16]. В то же время бактериопланктон прибрежных вод изучался эпизодически [6, 8, 12], а наиболее полное исследование прибрежных районов водохранилища проводилось более 30 лет назад [12].

Материал, положенный в основу настоящей работы, был получен в январе—апреле 1988 г. и июле—августе 1989 г. Пробы на глубоководных станциях отбирались с помощью 5-литрового батометра. Число горизонтов на разных станциях составляло 3—7.

Численность бактерий определялась методом прямого микроскопирования на ядерных фильтрах, предварительно окрашенных суданом черным, с диаметром пор 0,17 мкм (производство г. Дубны) с использованием люминесцентной микроскопии и флюорохрома акридина оранжевого [28]. Объем фильтруемой воды составлял 5—10 мл. Просмотр фильтров осуществлялся при увеличении  $\times 1250$  (микроскоп МЛ-2 или Люам И-1). При подсчете одиночных и агрегированных бактерий просматривались 10—30 полей зрения, причем площадь поля при учете бактерий на частицах детрита и в микроколониях была в 700 раз больше. Стан-



дартное отклонение составляло 10—20 % числа просчитанных клеток. Бактерии измерялись окулярной мерной линейкой при увеличении  $\times 1100$ . С каждого горизонта для промера бралось не менее 50 клеток. Если линейные размеры клеток различались в 3—5 раз, то измерялись 100 бактерий. Объем кокков вычислялся по формуле объема шара, палочек — по формуле объема цилиндра.

Количество просчитанных детритных частиц и бактериальных агрегатов обычно составляло 20—50. При низкой концентрации агрегированного бактериопланктона просматривались 100 полей зрения при увеличении  $\times 1250$ . Учитывались частицы, линейный размер которых 2—300 мкм, причем только те, которые заселены бактериями. На основной массе детритных частиц учет бактерий возможен только с видимой стороны, поэтому при расчете численности микроорганизмов, прикрепленных к детриту, использовался коэффициент 2 [23].

Для более точного определения количества микроорганизмов, ассоциированных с крупными частицами взвеси, исследуемые пробы воды подвергались действию химических веществ, способствующих откреплению бактериальных клеток от субстрата и действию ультразвука, обеспечивающего хорошее диспергирование микроорганизмов в воде [24, 39]. В данной работе образцы воды с очень высоким содержанием взвеси предварительно разбавлялись в 5—10 раз, фиксировалась концентрация 2 %, добавлялся пирогенфосфат натрия до концентрации 0,01 моль и инкубировались 20 мин. Затем 50 мл исследуемой воды в течение 30 с подвергались действию ультразвука на установке УЗДп-2Т при уровне мощности 100 Вт. Количество бактерий, связанных с детритными частицами или колониальными водорослями, рассчитывалось как разница между общей численностью, определенной в пробах воды методом эпифлюоресцентной микроскопии после обработки ультразвуком, и количеством одиночных клеток бактерий в необработанных пробах. В предварительных исследованиях не обнаружено уменьшения числа одиночных микроорганизмов после воздействия на них ультразвуком указанного уровня мощности.

В летний период 1989 г. общая численность бактерий определялась также методом микроскопирования на мембранных фильтрах „Сынпор” № 9 (диаметр пор 0,17 мкм), окрашенных карболовым эритрозином [14, 18]. Объем фильтруемой воды составлял 5—10 мл. Просмотр фильтров осуществлялся при увеличении в 1440 раз под микроскопом „Ампливал” с зеленым светофильтром. Бактерии подсчитывались в 10—20 полях зрения, суммарное количество бактерий во всех случаях превышало 400 (погрешность счета составляла не более 10 %).

Активнодышащие клетки бактерий выявлялись прямым микроскопическим путем после инкубации образцов воды с искусственными акцепторами электронов — солями тетразолия. При восстановлении солей тетразолия в результате активности ферментов

переноса электронов происходит образование окрашенных соединений формазанов, откладывающихся внутри клеток [40]. Зимой 1988 г. исследования проводились по методу [25], где применялся 2-(4-иодфенил)-3-(4-нитрофенил)-5-фенилтетразолий хлористый (ИНТ). Клетки, содержащие зерна формазана темно-красного цвета, рассматривались как активнодышащие. В летний период 1989 г. активные организмы выявлялись с использованием тетразолия синего 2-(3,3-Диметоксибифенил-4)-3-(4-нитрофенил)-5-фенилтетразолий хлористый (MNBT), который под действием редуктазных ферментов восстанавливается до диформазана синего цвета. К 10 мл исследуемой воды добавлялось 0,1 мл 0,2 %-го водного раствора соли тетразолия. Образцы инкубировались в темноте в течение 30 мин при температуре 20—22 °С. После инкубации пробы воды фиксировались 0,1 мл 40 %-го формальдегида и отфильтровывались на мембранный фильтр „Сынпор” № 9 (диаметр пор 0,17 мкм). Фильтры для прямого счета бактерий окрашивались карболовым эритрозином [18]. Клетки с четкой морфологией, содержащие отложения темно-синего цвета, рассматривались как активнодышащие. Сравнение данной модификации с методом, использующим ИНТ, привело к близким результатам.

Кроме того, численность активных клеток бактерий определялась по методу Когуре [30], в котором используется налидиксовая кислота. Эта кислота, будучи специфическим ингибитором синтеза ДНК [27], подавляет размножение бактерий, но поскольку синтез РНК и протеинов не ингибируется, рост микроорганизмов продолжается, в результате чего образуются длинные нитевидные или расширенные клетки. Для определения активнорастущих клеток 100 мл исследуемой воды обогащались 0,025 %-м раствором (масса/объем) дрожжевого экстракта и 0,002 %-м раствором налидиксовой кислоты (масса/объем) и инкубировались в темноте в склянках емкостью 250 мл в течение 6—8 ч при температуре 20—22 °С. После инкубации образцы воды фиксировались 40 %-м формальдегидом (конечная концентрация 2 %) и отфильтровывались на мембранные фильтры „Сынпор” № 9 (диаметр пор 0,17 мкм). Учет бактерий на фильтрах проводился с помощью микроскопа „Ампливал” при увеличении  $\times 1440$ . Утолщенные и удлиненные клетки микроорганизмов рассматривались как активнорастущие.

Мертвые клетки и клетки с сильно поврежденными клеточными мембранами („умирающие клетки”) определялись методом эпифлюоресцентной микроскопии с использованием флюорохрома примулина [22].

В ледоставный период бактериопланктон распределялся по акватории Рыбинского водохранилища неравномерно. В январе на станциях, характеризующих водные массы рек Волги (Молога), Шексны (Средний Двор), Мологи (Брейтово), а также на станции, расположенной в центральной части Главного плеса (Наволоч), крайние значения численности и биомассы бактериопланктона, средние для столба воды, отличались в 2,7 раза (табл. 1).



Средний объем бактериальной клетки колебался от 0,073 до 0,146 мкм<sup>3</sup>. Некоторые отличия наблюдались в структурных характеристиках бактериопланктона. На ст. Средний Двор обнаружено значительное количество крупных бактериальных клеток, размер которых более 2 мкм, что составляло 30 % суммарной биомассы бактериопланктона. Значительным содержанием микрофлоры, ассоциированной с детритными частицами, отличались воды верхней части Волжского плеса (ст. Молога), численность и биомасса которых составила соответственно 11,2 и 11,8 % показателей суммарного количества бактериопланктона.

Таблица 1

Численность (10<sup>3</sup> экз./мл, числитель) и биомасса (мг/м<sup>3</sup>, знаменатель) бактериопланктона в водохранилище в ледоставный период 1988 г. (средние для столба воды)

Станция	Дата	Клетки					Сумма
		одиночные		в микро- колониях	на детрите	нити	
		< 2 мкм	> 2 мкм				
Наволоч	21/I	2155,4	7,5	20,1	12,4	0,3	2195,7
		243,5	56,2	16,8	1,0	3,2	320,7
Средний Двор	21/I	1691,3	17,4	19,7	21,2	0,1	1749,7
		130,1	61,5	9,8	4,4	0,7	206,5
Молога	27/I	1473,2	0,2	8,7	187,2	1,3	1680,6
		97,4	0,5	9,1	14,8	3,5	125,5
Молога	19/II	1205,1	0,3	3,8	244,1	0,9	1454,2
		126,5	2,7	2,6	46,7	4,5	183,0
Молога	22/III	1945,0	0,6	13,3	219,6	1,3	2179,8
		240,6	3,5	16,0	30,3	9,0	299,4
Брейтово	27/I	4438,8	1,4	2,9	293,0	0,1	4736,2
		297,8	38,1	1,7	5,3	2,3	345,2
Брейтово	12/II	1462,1	0,2	20,6	1032,4	1,1	2516,4
		177,8	2,2	11,5	190,9	22,1	403,6
Брейтово	19/III	1401,6	2,1	19,1	212,0	1,1	1635,9
		161,0	9,8	21,0	37,8	71,5	301,1

В течение ледоставного периода в одних районах водохранилища (ст. Молога) наблюдалось возрастание концентрации планктонной микрофлоры, в других (ст. Брейтово) численность и биомасса бактериопланктона в марте заметно снижалась. Однако наблюдалось увеличение от января к марту среднего объема бактериальной клетки в среднем в 2,2 раза. В исследуемый период

изменялась роль отдельных структурных элементов в формировании суммарной численности и биомассы сообщества планктонной микрофлоры. В январе основным компонентом зимнего бактериопланктона были свободноживущие бактериальные клетки. В феврале существенно увеличилась концентрация микроорганизмов, ассоциированных с детритными частицами. На ст. Брейтово их биомасса превышала биомассу одиночных клеток. Следует отметить, что в этом месяце зарегистрирована наибольшая концентрация детритных частиц размером 2—300 мкм, заселенных бактериями, которые составили для столба воды в среднем 4—10 тыс. экз./мл. В марте доля детритной микрофлоры в суммарной численности и биомассе бактериопланктона резко снизилась, но возросло значение нитевидных форм микроорганизмов и бактерий, находящихся в составе микроколоний.

Содержание взвешенных микроскопических частиц детрита, заселенных микроорганизмами, на исследуемых станциях было низким (табл. 2). В детрите водохранилища преобладали частицы с линейным размером менее 50 мкм, причем больше всего было частиц размером 4—12 мкм. Доля частиц детрита размером более 50 мкм составила на ст. Брейтово 3,4—13,1 %, а на ст. Молога — 0,6—5,5 % суммарной численности. Причем на первой станции основная масса агрегированного бактериопланктона (60—90 %) находилась в составе детритных частиц размером 50—200 мкм, а на второй — преимущество имели микроорганизмы, ассоциированные с более мелким детритом (52—85 % суммарной численности детритной микрофлоры).

Таблица 2

Численность микроорганизмов, количественный и размерный состав частиц взвеси в ледоставный период 1988 г. (средние для столба воды)

Станция	Дата	Размер частиц, мкм	Количество частиц, экз./мл	Количество бактерий на частицах, тыс. кл./мл	Количество бактерий на 1 частице
Брейтово	23/I	2—50 (7)	1657	28,9	17
		50—200 (115)	59	264,1	4476
Брейтово	12/II	2—50 (7)	3286	181,9	55
		50—200 (80)	260	850,5	3271
Брейтово	19/III	2—50 (8)	2559	83,7	33
		50—200 (77)	386	128,2	332
Молога	22/I	2—50 (11)	2475	107,8	43
		50—200 (107)	145	79,4	547
Молога	19/II	2—50 (9)	10178	206,9	20
		50—200 (70)	64	37,1	580
Молога	22/III	2—50 (10)	4957	113,9	23
		50—200 (70)	97	105,7	1090



В зимний период обнаружено неравномерное распределение бактериопланктона по вертикали. В большинстве случаев был хорошо выражен максимум содержания бактерий в слое воды (2—3 см), прилегающем к нижней кромке льда, и в придонном горизонте. Особенно высокая концентрация микроорганизмов на границе лед—вода наблюдалась в феврале (табл. 3), когда их численность и биомасса превышали численность и биомассу на соседних горизонтах в 4—12 и 14—40 раз соответственно. Следует отметить, что 40—67 % общей численности и 62—82 % суммарной биомассы планктонных микроорганизмов было ассоциировано с частицами взвеси (рис. 1). Значительное развитие бактерий подо льдом во многом было связано со скоплением в этой зоне большого количества детрита, на ст. Брейтово, кроме того, водорослей *Melosira islandica*, биомасса которых достигала 10 г/м<sup>3</sup>. Существенное количество делящихся клеток бактерий (до 5 % суммарной численности) свидетельствует, что при очень низкой температуре воды (0,13 °C) в этой зоне происходило размножение микроорганизмов.

Таблица 3

Вертикальное распределение численности (экз./мл, числитель) и биомассы (мг/м<sup>3</sup>, знаменатель) бактериопланктона на ст. Брейтово в феврале 1988 г.

Горизонт, м	Клетки					Сумма
	Одиночные		в микро- колониях	на детрите	нити	
	< 2 мкм	> 2 мкм				
0,02	5666,7	5,4	357,2	12338,0	16,1	18383,4
	1498,4	55,9	192,2	332,4	332,4	5459,5
0,50	1497,8	0,3	3,2	55,1	0,5	1556,9
	112,0	0,6	2,2	13,1	0,3	132,2
3,00	1217,0	0	11,8	216,8	0	1445,6
	130,3	0	9,8	51,2	0	191,3
6,00	1186,6	0	3,1	69,4	1,6	1260,7
	99,3	0	0,6	10,5	32,8	143,2
8,00	1719,9	0	26,5	4322,9	0,9	6070,2
	273,5	0	12,0	488,5	5,4	779,4

Количественная оценка микроорганизмов, находящихся в различном физиологическом состоянии, показала, что на исследуемых станциях в период ледостава бактериопланктон был представлен на 24—59 % активнорастущими клетками и на 3—18 % мертвыми особями или бактериями с сильно поврежденными клеточными мембранами (табл. 4). Остальные микроорганизмы, по-видимому, находились в состоянии „покоя” или, возможно, в фазе перехода

от роста клеток к „покою” [29]. В течение ледоставного периода в планктоне наблюдалась тенденция уменьшения количества мертвых клеток и, наоборот, увеличения числа активнорастущих.

Таблица 4

Численность активнорастущих и мертвых клеток планктонных микроорганизмов в столбе воды в водохранилище в ледоставный период 1988 г.

Станция	Дата	Общая численность, 10 <sup>6</sup> экз./м <sup>2</sup>	Активнорастущие		Мертвые	
			10 <sup>6</sup> экз./м <sup>2</sup>	% общей численности	10 <sup>6</sup> экз./м <sup>2</sup>	% общей численности
Молога	22/I	19211,9	4659,7	24,2	3458,1	18,0
	19/II	16723,3	9684,7	57,9	1504,6	9,0
	22/III	25067,7	9663,5	38,5	756,5	3,0
Брейтово	12/II	20131,2	6875,3	34,1	2093,6	10,4
	19/III	13087,2	7726,6	59,0	2049,3	10,2
Устье р. Сутки	11/IV	63551,4	11086,3	17,4	2515,7	3,9
Устье р. Латки	12/IV	7797,0	3028,2	38,8	130,1	1,7
Мелководье у пгт Борок	12/IV	8275,9	4359,7	52,7	197,5	2,4

В апреле изучался бактериопланктон на мелководной станции у пгт Борок и в районах, прилегающих к устьям рек Латки и Сутки. Основным компонентом планктонной микрофлоры в исследованных водах были одиночные, свободноплавающие клетки (табл. 5). Прикрепленные к частицам взвеси бактерии составляли 11—19 % суммарной численности и 14—21 % суммарной биомассы бактериопланктона. На станциях, расположенных у устья рек, значительный вклад в формирование биомассы планктонной микрофлоры вносили

Таблица 5

Численность (экз./мл, числитель) и биомасса (мг/м<sup>3</sup>, знаменатель) бактериопланктона в прибрежных районах водохранилища в апреле 1988 г. (средние для столба воды)

Станция: глубина, м	Дата	Клетки					Сумма
		Одиночные		в мик- роколо- ниях	на де- трите	нити	
		< 2 мкм	> 2 мкм				
Устье р. Сутки; 6	11	9130,3	0	155,2	1297,7	8,7	10591,9
		1047,9		81,2	427,1	399,6	1955,8
Устье р. Латки; 1, 2	11	5728,3	7,5	51,7	701,7	8,3	6497,5
		866,2	65,7	29,7	208,7	280,7	1451,0
Мелководье у пгт Борок	12	4431,3	8,7	2,7	1073,3	1,3	5517,3
		746,6	13,4	5,3	124,5	23,9	913,7



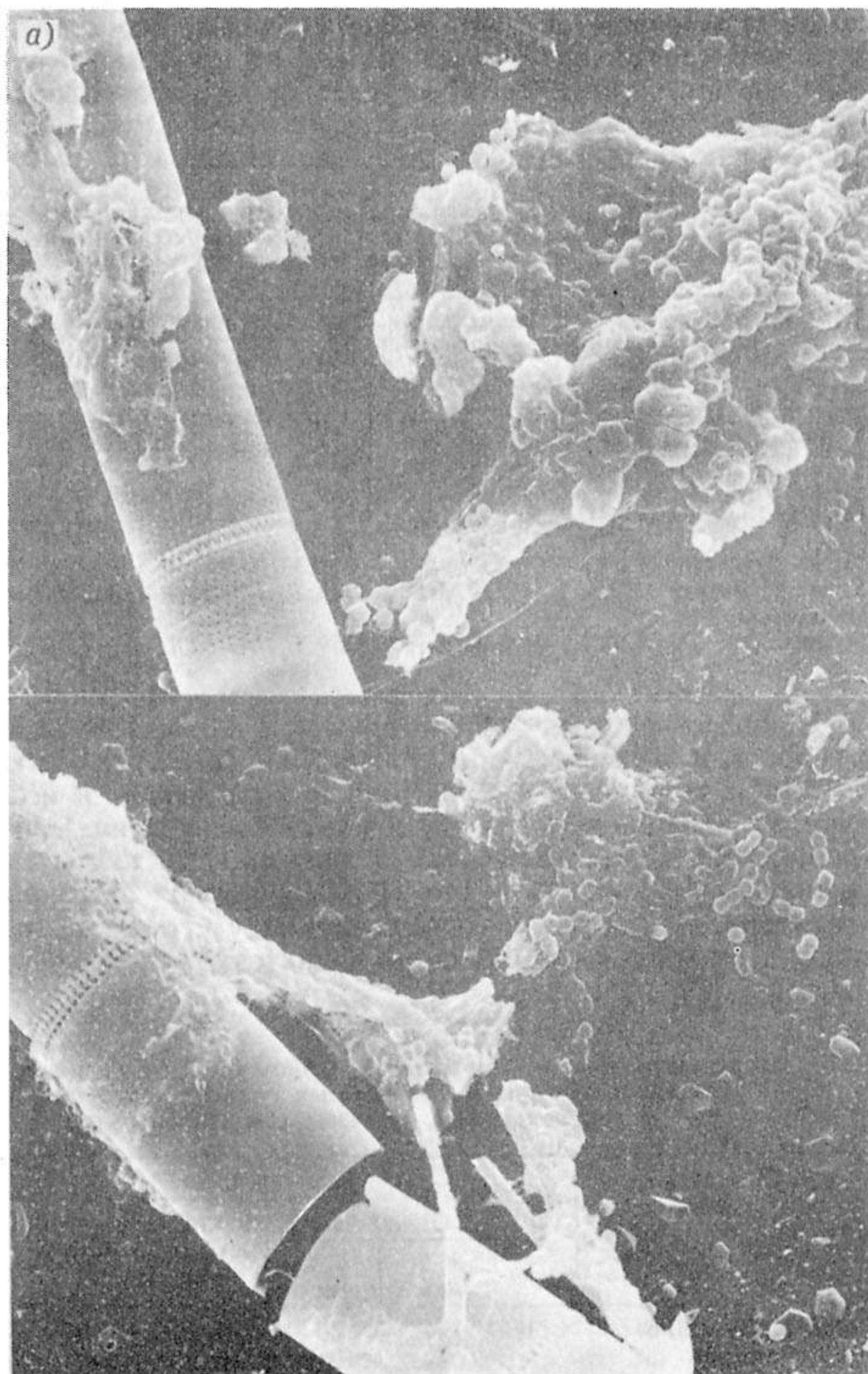
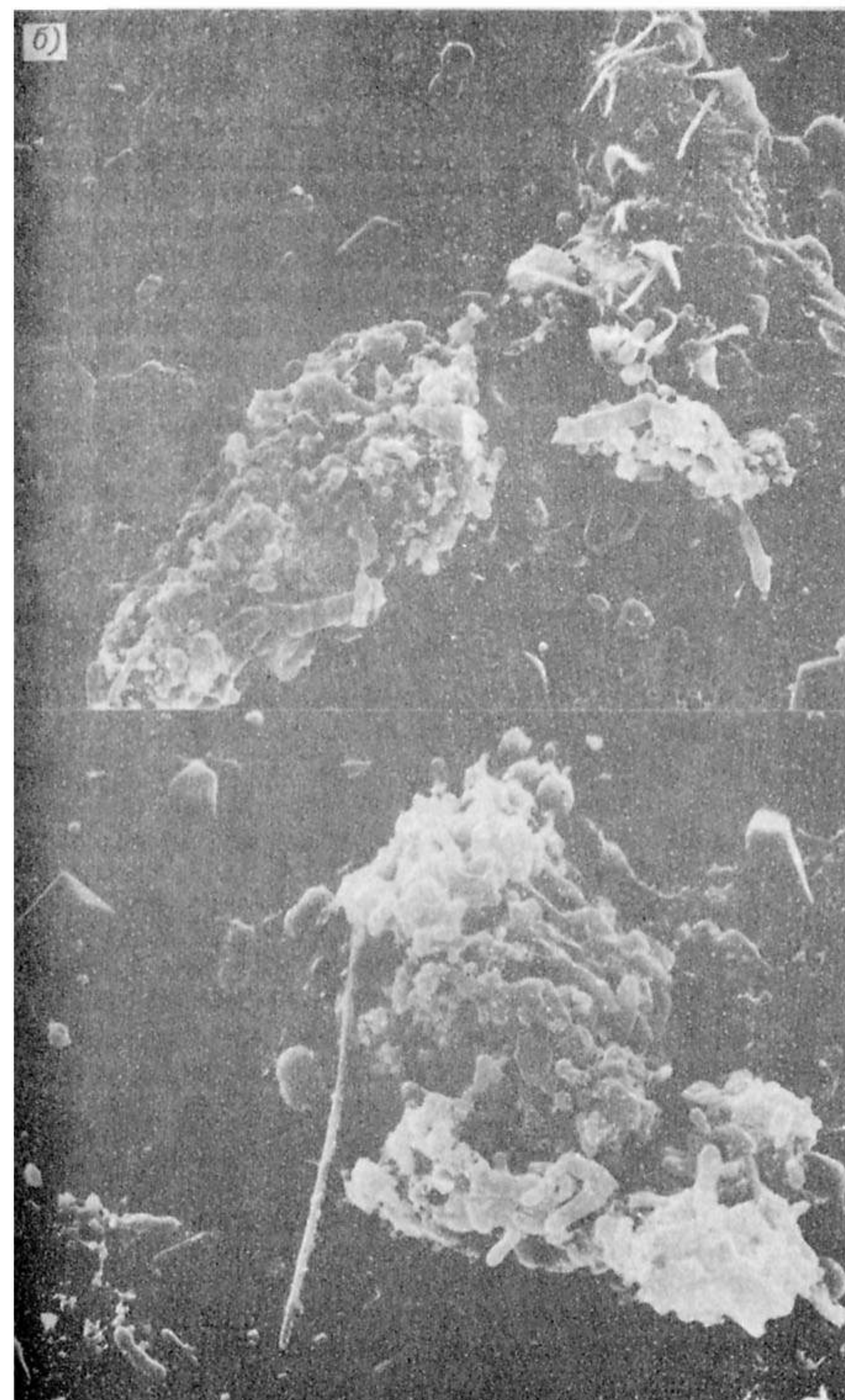


Рис. 1. Бактериопланктон  
*a* — на разлагающихся водорослях,  
 Маркер



Рыбинского водохранилища.  
*б* — на детритных частицах.  
 — 10 мкм.



нитевидные формы (19—20 %), хотя их доля в общем количестве микрофлоры была невелика (0,09—0,15 %).

Количество детритных частиц, в среднем для столба воды, составило на ст. Сутка 5 млн экз./мл, на ст. Латка — 640 тыс. экз./мл и на ст. Борок — 26 тыс. экз./мл. Таким образом, в середине апреля с речными и паводковыми водами в водохранилище поступило значительное количество детритного материала. Однако, как показали исследования, на ст. Сутка лишь 3,4 % общего количества мелкодисперсной взвеси, размер которой 1—200 мкм, было заселено микроорганизмами. Следует отметить, что практически на всех детритных частицах крупнее 20 мкм были обнаружены бактерии (табл. 6).

Таблица 6

Численность детритных частиц в устье р. Сутки 11 сентября 1988 г.

Численность частиц	Размер частиц, мкм				
	1—4	4—20	20—100	100—200	1—200
Общая	4244266	355527	7298	197	4607288
Заселенных бактериями	$\frac{31559}{0,7}$	$\frac{119331}{33,6}$	$\frac{7298}{100,0}$	$\frac{197}{100,0}$	$\frac{158385}{3,4}$
Незаселенных бактериями	$\frac{4212707}{99,3}$	$\frac{236196}{66,4}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{4448903}{86,6}$

Примечание. В числителе — в экз./мл; в знаменателе — в %.

На мелководье у пгт Борок было зарегистрировано интенсивное цветение нанопланктонных жгутиковых водорослей. В среднем для столба воды численность и биомасса водорослей составили 22 тыс. кл./мл и 19 г/м<sup>3</sup> соответственно. У берега, где происходило интенсивное таяние снега и льда, концентрация нанофитопланктона достигала 124 тыс. кл./мл и 98 г/м<sup>3</sup>, что придавало воде зеленоватый оттенок. По-видимому, активно протекающие процессы первичного продуцирования в воде закрытых прибрежных районов позитивно влияли на развитие бактериопланктона. В исследуемый период в этих водах активно дышащие клетки составляли часть микроорганизмов (см. табл. 4).

Максимальное и минимальное значения численности и биомассы бактериопланктона, зарегистрированные в Рыбинском водохранилище в июле—августе 1989 г., составили 67,0 млн кл./мл, или 13,7 г/м<sup>3</sup>, и 1,6 млн кл./мл, или 0,15 г/м<sup>3</sup>, соответственно. Максимум обнаружен в зонах значительного скопления синезеленых водорослей, минимум — на горизонтах глубоководных станций, расположенных в центральной части водохранилища.

Средние для столба воды значения плотности планктонной микрофлоры изменялись от 3,9 до 14,3 млн кл./мл. Районы с относительно высокой численностью микроорганизмов были приурочены к местам впадения рек, населенным пунктам, мелководным участкам с интенсивной водной растительностью. Так, численность бактерий выше 8 млн кл./мл была зарегистрирована у поселков Гаютино, Мякса, Вычелово (восточное побережье Шекснинского плеса), в заливе у с. Захарино, Югском и Мшичинском заливах, на мелководных станциях у поселков Сысоево и Легково (Волжский плес), у г. Весьегонска и т. д. Относительной бедностью содержания общего числа планктонных микроорганизмов отличались районы южной (пгт. Волково, Шекснинская горловина) и центральной частей Главного плеса, северной части Моложского отрога, устья рек Себлы и Мологи (рис. 2).

Летом в микрофлоре водохранилища, по данным авторов, наиболее мелкими оказались кокки (диаметр 0,2 мкм (0,04 мкм<sup>3</sup>)), а самыми крупными палочки (размер 7×2 (22 мкм<sup>3</sup>)) и нитевидные формы (размер 11×1,5 мкм (194 мкм<sup>3</sup>)). Средний объем планктонных бактерий, обитающих на исследуемых станциях в столбе воды, составлял от 0,053 до 0,306 мкм<sup>3</sup>.

Биомасса бактериопланктона, средняя для столба воды, изменялась от 388 до 3057 мг/м<sup>3</sup>. Поскольку в исследуемый период наблюдались существенные различия в размерных структурах микробных сообществ тех или иных районов водохранилища, то горизонтальное распределение биомассы бактериопланктона по акватории водохранилища несколько отличалось от таковой горизонтального распределения общей численности планктонных микроорганизмов (рис. 3). Так, высокие значения биомассы отмечены в водах с относительно низкой численностью бактериопланктона (места впадения рек Согожи и Чесnavы, районы западной части Главного плеса, прилегающие к Молого-Шекснинскому полуострову и т. д.). С другой стороны, на станциях, где плотность бактериопланктона достигала 10 млн кл./мл (например, у Рожновского мыса или в заливе у с. Захарино), биомасса бактериопланктона была сравнительно невысокой вследствие мелких размеров клеток.

Вертикальное распределение бактериопланктона в значительной степени зависело от динамического состояния водных масс. В штормовую погоду, сопровождающуюся интенсивным ветровым перемешиванием воды, планктонные микроорганизмы распределялись по вертикали равномерно. В относительно спокойные дни количество бактерий в различных горизонтах различалось в 1,4—5,0 раз (обычно в 1,8—2,5 раза). В Главном плесе водохранилища максимальная плотность бактериопланктона была отмечена в поверхностном горизонте (отмечено на



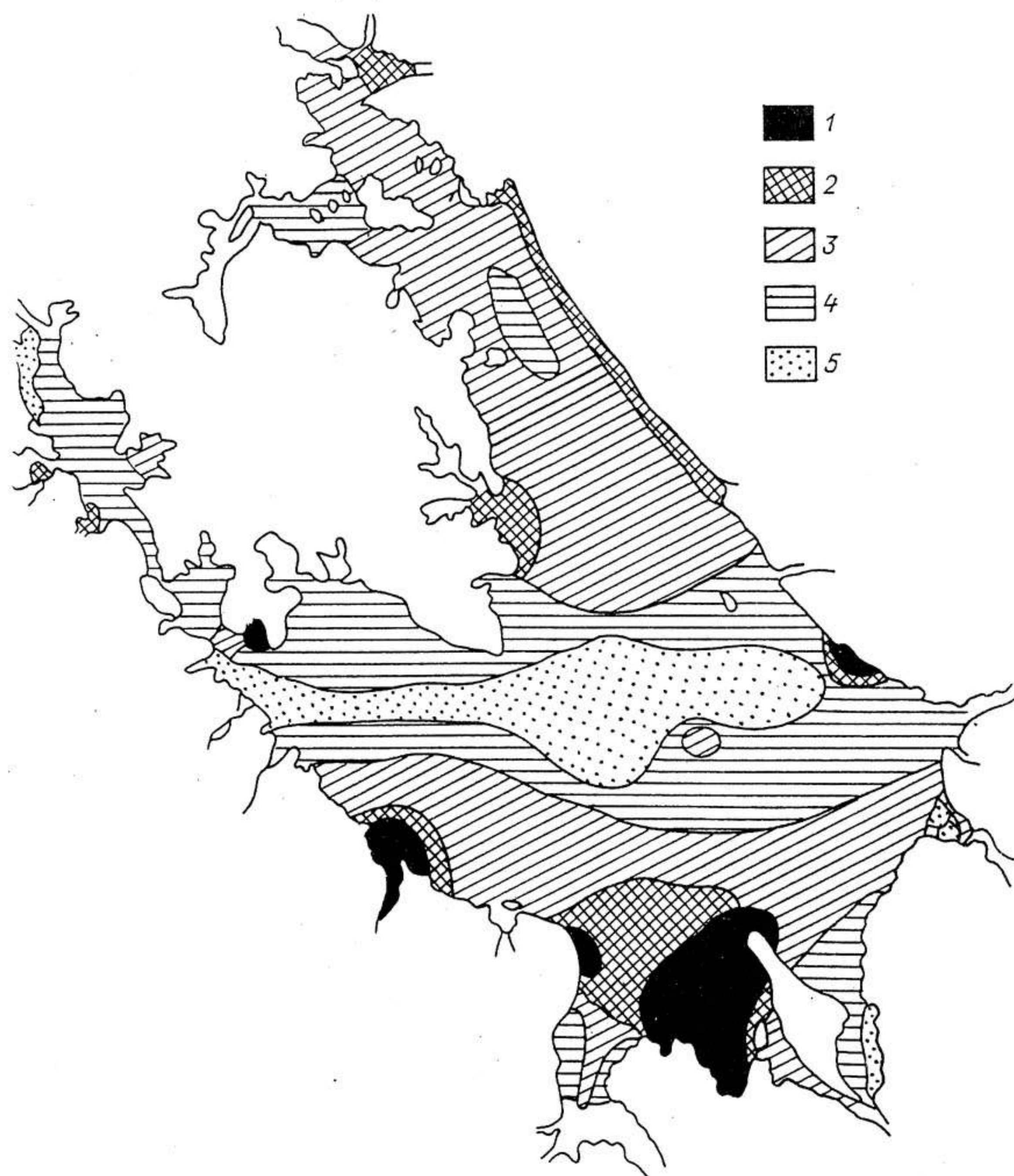


Рис. 2. Распределение численности бактериопланктона по акватории водохранилища в июле—августе 1989 г. (в среднем для столба воды), млн кл./мл.  
 1 — > 10, 2 — 10—8, 3 — 8—6, 4 — 6—5, 5 — < 5.

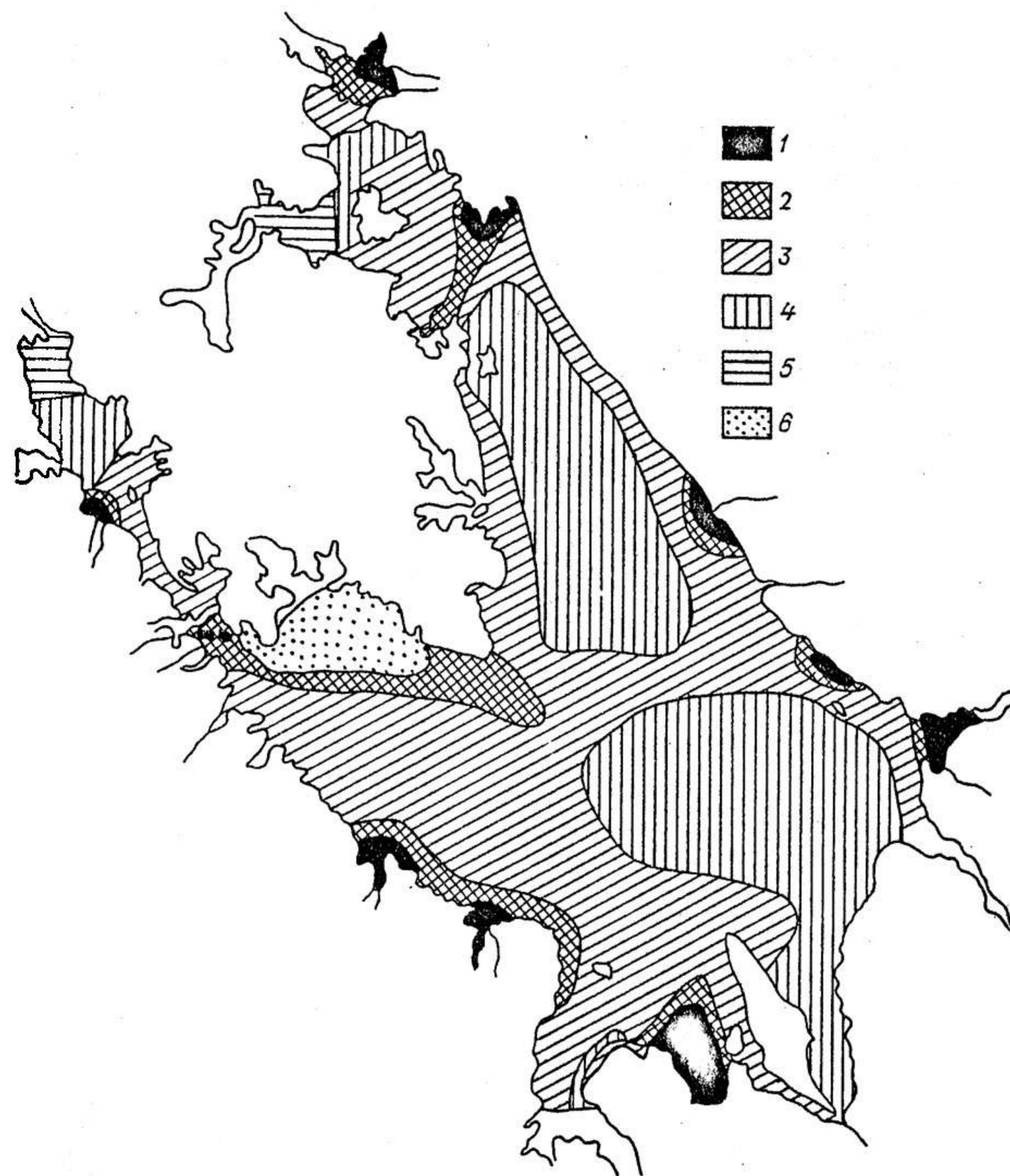


Рис. 3. Распределение биомассы бактериопланктона по акватории водохранилища в июле—августе 1989 г. (в среднем для столба воды), г/м<sup>3</sup>.  
 1 — > 1,0; 2 — 1,0—0,8; 3 — 0,8—0,6; 4 — 0,6—0,4; 5 — 0,4—0,2; 6 — < 0,2.



5 из 20 исследованных станций), на глубине 2—3 м (отмечено на 11 из 20 исследованных станций) и в придонном горизонте (отмечено на 3 из 20 исследованных станций). Вероятно, значительное скопление фитопланктона, наблюдаемое в период исследования в поверхностных водах, во многом объясняет приуроченность высоких концентраций бактериопланктона к слою фотосинтеза, который, как известно, в водохранилище не превышает 3—4 м [19]. При штилевой погоде водоросли концентрировались на поверхности, часто образуя длинные и довольно широкие тяжи. В таких скоплениях, в слое 0—20 см, обогащенном прижизненными выделениями фитопланктона и органическим веществом отмерших остатков водорослей, зарегистрированы максимальные для водохранилища значения численности бактериопланктона (табл. 7).

Таблица 7

Численность ( $10^3$  экз./мл, числитель) и биомасса ( $\text{мг/м}^3$ , знаменатель) бактерий в зоне значительного скопления синезеленых водорослей и в пене

Группа микроорганизмов	Синезеленые водоросли	Пена
Одиночные	$\frac{8738,9}{1747,8}$	$\frac{54766,8}{7448,0}$
На детрите и водорослях	$\frac{57058,2}{11411,6}$	$\frac{17,3}{4,0}$
В микроколониях	$\frac{1205,0}{361,5}$	—
Палочки > 2 мкм	$\frac{14,0}{219,8}$	$\frac{15,1}{24,0}$
Нити	—	$\frac{7,6}{52,0}$
Сумма	$\frac{67016,1}{13740,7}$	$\frac{54806,7}{7528,0}$

Анализ вертикального распространения бактериопланктона на ст. Молога показал, что, в отличие от июля, в начале августа бактерии проявляли тенденцию к концентрации в придонном слое (табл. 8). Формирование бактериопланктона в придонных горизонтах, по-видимому, в значительной степени шло за счет микроорганизмов, оседающих с водорослями и детритом из поверхностных слоев.

Таблица 8

Вертикальное распределение численности ( $10^3$  экз./мл, числитель) и биомассы ( $\text{мг/м}^3$ , знаменатель) бактериопланктона на ст. Молога в 1989 г.

Дата	Горизонт, м	Клетки					Сумма
		одиночные	на детрите	в микроколониях	нити	крупные палочки	
13 июля	0	$\frac{11862}{747,3}$	$\frac{171}{22,9}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{12033}{770,2}$
	3	$\frac{10339}{475,6}$	$\frac{309}{42,3}$	$\frac{128}{14,6}$	$\frac{1}{3,1}$	$\frac{4}{8,7}$	$\frac{10859}{544,3}$
	6	$\frac{6577}{453,8}$	$\frac{393}{45,2}$	$\frac{206}{23,0}$	$\frac{1}{6,8}$	$\frac{18}{28,8}$	$\frac{7194}{557,6}$
	9	$\frac{5227}{512,3}$	$\frac{231}{43,7}$	$\frac{129}{38,7}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{5587}{594,7}$
	14	$\frac{4766}{324,1}$	$\frac{158}{16,7}$	$\frac{15}{13,7}$	$\frac{2}{7,8}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{4941}{362,3}$
3 августа	0	$\frac{7631}{641,0}$	$\frac{140}{35,4}$	$\frac{434}{90,7}$	$\frac{3}{13,8}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{8208}{780,9}$
	5	$\frac{11239}{1157,7}$	$\frac{1263}{199,6}$	$\frac{327}{176,7}$	$\frac{3}{13,1}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{12832}{1547,1}$
	11	$\frac{6954}{827,6}$	$\frac{6045}{1771,2}$	$\frac{269}{254,3}$	$\frac{2}{17,3}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{13270}{2870,4}$

Поскольку средний объем бактериальной клетки на некоторых станциях существенно различался на разных горизонтах, то изменение численности и биомассы по вертикали иногда не совпадало (рис. 4).

Вертикальное распределение концентрации бактериопланктона на русловых станциях в Шекснинском плесе исследовалось дважды: в сентябре 1988 г. и в июле 1989 г. В этом районе водохранилища была особенно ярко выражена неравномерность пространственного распределения биомассы планктонных микроорганизмов (рис. 5). Обе съемки позволили зарегистрировать две зоны высокого содержания биомассы бактерий. В июле они находились в районах ст. Ваганиха и на отрезке Любец—Васильево, а в сентябре эти области были несколько сдвинуты в направлении Главного плеса и приходились на станции Каргач и Мякса.

Количественная оценка микроорганизмов, входящих в состав разных структурных уровней морфологической организации микробного сообщества, выявила, что основным



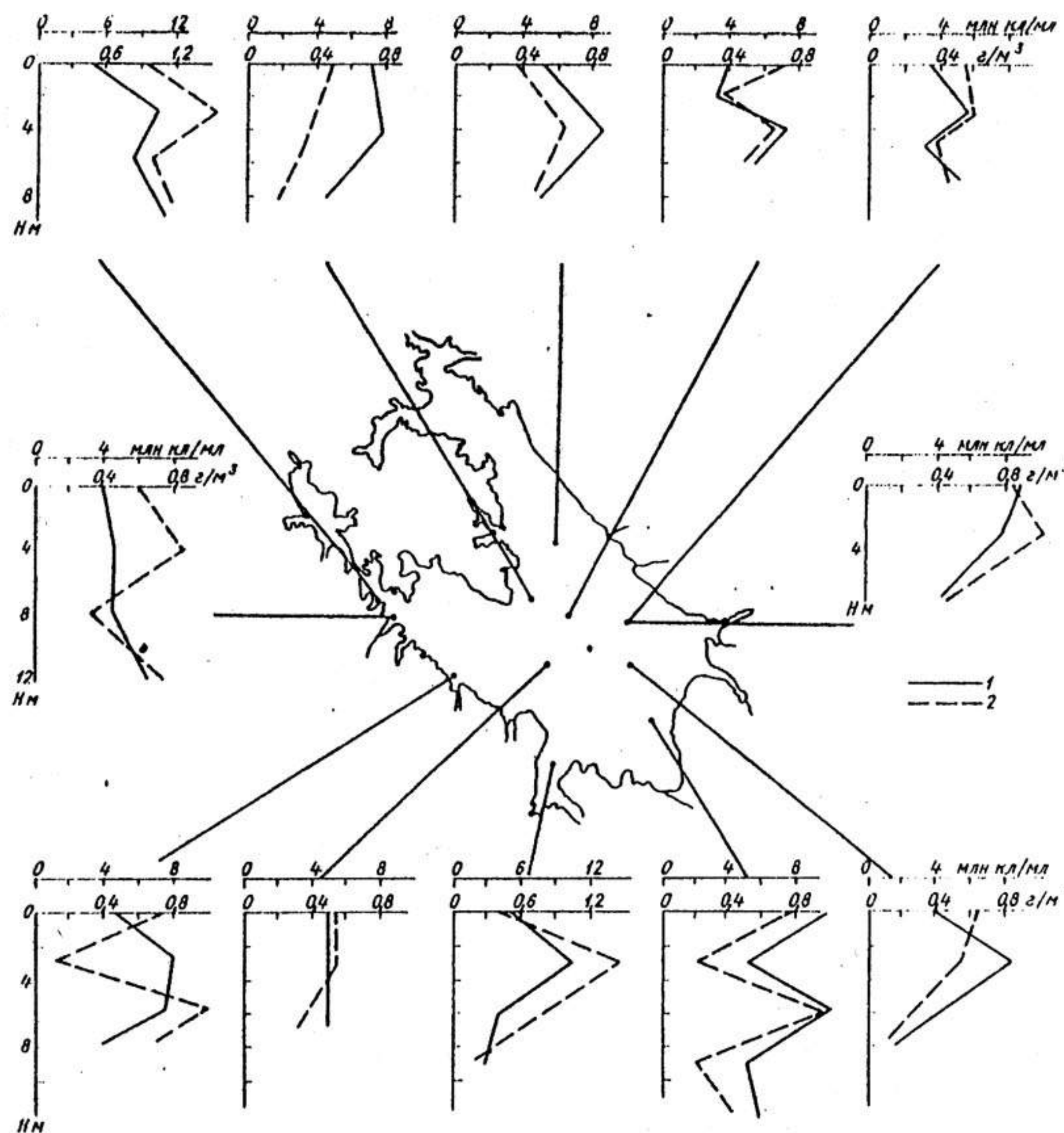


Рис. 4. Вертикальное распределение численности (млн кл./мл) (1) и биомассы (г/м³) (2) бактериопланктона на глубоководных станциях Главного плеса в июле 1989 г.

компонентом бактериопланктона Рыбинского водохранилища являются микроорганизмы, существующие в форме одиночных клеток (табл. 9, 10). Причем преобладали одиночные бактерии размером менее 2 мкм, составляющие в среднем для столба воды 89,4—97,0 % общей численности и 82,3—93,8 % общей биомассы бактериопланктона. Средний объем одиночных бактерий размером менее 2 мкм составил 0,11 мкм³. Более крупные бактериальные клетки объемом более 2 мкм³ в целом для водохранилища не играли существенной роли в формировании суммарной биомассы планктонных микроорганизмов. Они были обнаружены лишь в 40

из 150 исследованных образцов воды. Тем не менее в некоторых районах, например в придонных горизонтах Югского залива, их биомасса достигла 90 мг/м³, что равнялось 12 % общей биомассы бактериопланктона. Высокие значения численности крупных палочек были также зарегистрированы в поверхностных горизонтах в зоне скопления синезеленых водорослей (см. табл. 7).

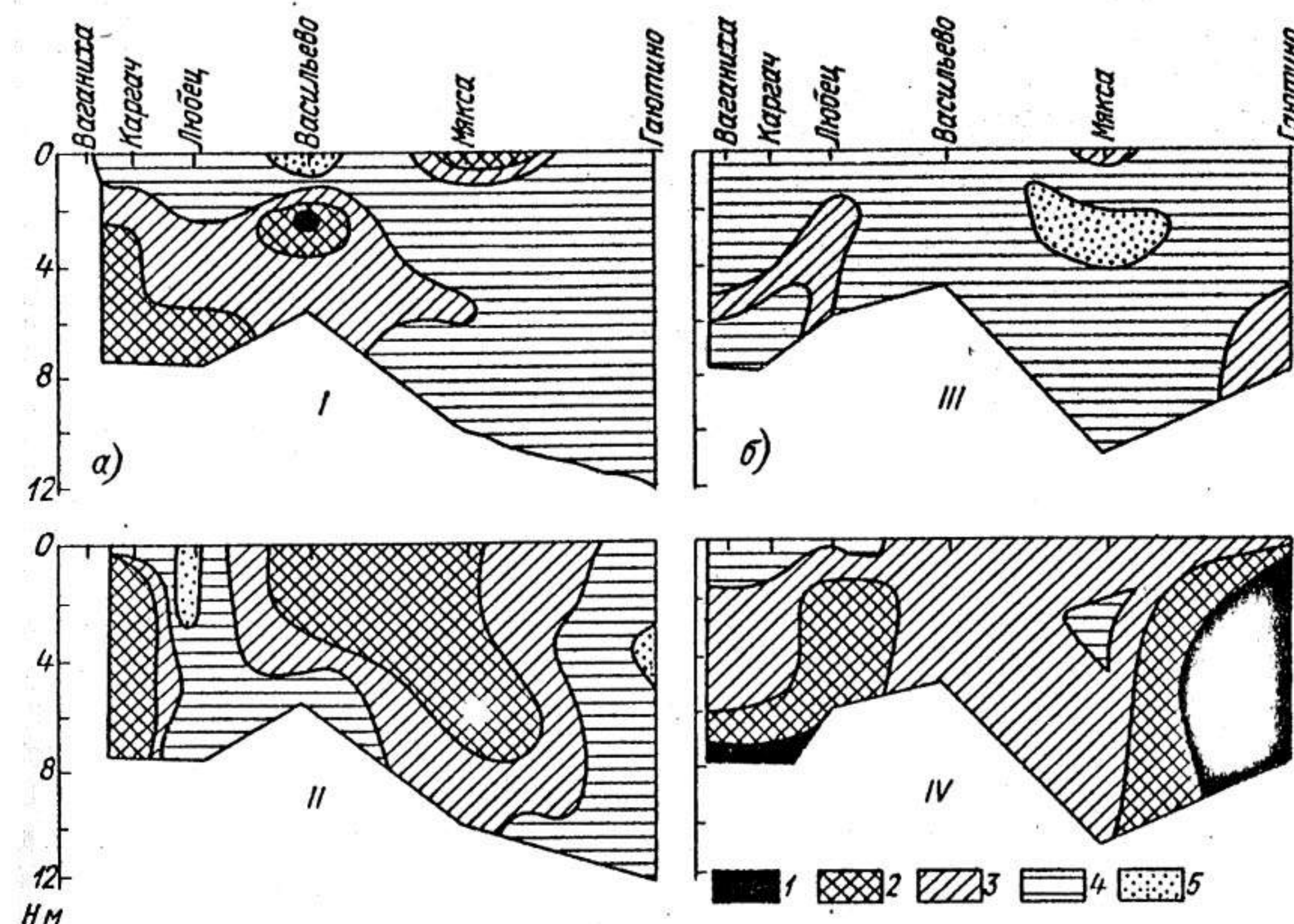


Рис. 5. Вертикальное распределение численности (I, III) и биомассы (II, IV) бактериопланктона в Шекснинском плесе в сентябре 1988 г. (а) и июле 1989 г. (б).

Численность, млн кл./мл: 1 — > 10, 2 — 10—8, 3 — 8—6, 4 — 6—5, 5 — < 5.

Биомасса, г/м³: 1 — > 1,0; 2 — 1,0—0,8; 3 — 0,8—0,6; 4 — 0,6—0,4; 5 — 0,4—0,2.

Нитевидные формы, средний индивидуальный объем которых составлял 4,3 мкм³, присутствовали в 75 % анализируемых проб воды. Чаще всего они встречались в прибрежных водах и придонных горизонтах глубоководных станций. Максимальное значение биомассы нитевидных форм было отмечено в водах, прилегающих к устью р. Чеснавы: 70 мг/м³ или 9 % суммарной биомассы бактериопланктона. В среднем для различных районов



водохранилища нитевидные формы составили 0,7—4,3 % суммарной биомассы бактериопланктона (см. табл. 10).

Бактериальные микроколонии размером от 3 до 300 мкм являлись постоянным элементом микробного сообщества водохранилища. Их численность составляла от 5 до 14 тыс. экз./мл. Колонии отличались не только по размерам и форме, но и по морфологии и размерам образующих их клеток. Объем бактерий в микроколониях варьировал от 0,033 до 1,77 мкм<sup>3</sup>. Минимальные и максимальные значения численности и биомассы микроорганизмов, объединенных в микроколонии, обнаруженные в июле 1989 г., составили 10 тыс. экз./мл или 1,3 мг/м<sup>3</sup> и 600 тыс. экз./мл или 500 мг/м<sup>3</sup> соответственно. Наименьшие значения были зарегистрированы в водах центральной части Весегонского расширения (Моложский плес), наибольшие — в водах, прилегающих к устью р. Ухры, в придонных горизонтах Мшичинского залива Шекснинского плеса, на ст. Городок в центральной части Главного плеса. В образцах воды, где отмечались высокие концентрации колониальных микроорганизмов, последние составляли 12—40 % суммарной биомассы бактериопланктона. Однако в среднем для столба воды эти показатели для различных районов водохранилища были существенно ниже (см. табл. 10).

Микроскопическое исследование выявило, что по всей акватории водохранилища в той или иной степени встречаются бактериальные ассоциации с частицами детрита. Количество детритных частиц, заселенных бактериями, находилось в пределах 1—20 тыс. экз./мл. Их размер составлял от 2 до 500 мкм. Максимальные значения зарегистрированы в мелководных заливах и зонах скопления синезеленых водорослей. Численность бактерий на одной частице варьировала от единиц до тысяч клеток. Средний объем бактериальных клеток, обитающих на частицах детрита, равен 0,139 мкм<sup>3</sup>. Количество бактерий, ассоциированных с детритом, в водохранилище в июле 1989 г. колебалось от  $10 \cdot 10^3$  до  $57 \cdot 10^6$  экз./мл или от 0,9 до 11,5 г/м<sup>3</sup>, что составляло 0,1—85,0 % общей численности или 0,1—83,0 % суммарной биомассы бактериопланктона. Максимальные значения были зарегистрированы на глубоководных станциях в „пятнах” цветения синезеленых водорослей и в мелководном Мшичинском заливе. В открытых районах Шекснинского, Главного и Моложского плесов средние для столба воды значения процентного содержания бактерий, ассоциированных с детритом, оказались близкими: 1,9—2,7 % общей численности и 2,3—3,5 % суммарной биомассы бактериопланктона. В Волжском районе бактерий, находящихся в составе детритных частиц, было заметно выше

Таблица 9

Доля различных групп микроорганизмов в формировании общей численности бактериопланктона в водохранилище, % общей численности

Станции	Общая численность, 10 <sup>6</sup> экз./мл	Клетки				нити	крупные палочки
		одиночные	на детрите	в микроколониях			
Глубоководные Плесы:							
Шекснинский	<u>4,8 — 8,3</u> 6,9	<u>95,57 — 98,60</u> 96,85	<u>1,4 — 2,8</u> 1,9	<u>0,8 — 2,1</u> 1,2	<u>0,01 — 0,08</u> 0,03	<u>0 — 0,05</u> 0,02	<u>0 — 0,05</u> 0
Моложский	<u>5,2 — 8,1</u> 5,8	<u>94,24 — 98,06</u> 96,98	<u>1,4 — 2,3</u> 2,0	<u>0,2 — 3,4</u> 1,0	<u>0 — 0,06</u> 0,02	<u>0 — 0,06</u> 0,02	<u>0 — 0,06</u> 0,02
Главный	<u>4,4 — 8,9</u> 6,2	<u>89,97 — 98,62</u> 89,45	<u>0,2 — 8,3</u> 2,7	<u>0,7 — 4,7</u> 1,7	<u>0,02 — 0,08</u> 0,03	<u>0 — 0,04</u> 0,02	<u>0 — 0,04</u> 0,02
Волжский	<u>5,0 — 10,6</u> 7,2	<u>85,07 — 97,09</u> 93,43	<u>1,5 — 13,8</u> 4,7	<u>0,2 — 3,6</u> 1,8	<u>0,01 — 0,03</u> 0,02	<u>0 — 0,14</u> 0,05	<u>0 — 0,14</u> 0,05
Мелководные Населенные пункты	<u>5,2 — 14,1</u> 9,3	<u>92,58 — 97,90</u> 95,01	<u>0,6 — 3,8</u> 2,5	<u>0,6 — 4,5</u> 2,4	<u>0,02 — 0,20</u> 0,06	<u>0 — 0,14</u> 0,03	<u>0 — 0,14</u> 0,03
Устья рек	<u>4,1 — 11,1</u> 7,1	<u>93,98 — 97,04</u> 95,40	<u>1,7 — 5,3</u> 2,9	<u>0,8 — 4,0</u> 1,6	<u>0,02 — 0,1</u> 0,05	<u>0,04 — 0,07</u> 0,05	<u>0,04 — 0,07</u> 0,05
Мелководные заливы	<u>5,4 — 14,9</u> 10,2	<u>69,66 — 98,06</u> 91,48	<u>1,4 — 26,8</u> 6,1	<u>1,0 — 3,8</u> 2,3	<u>0,02 — 0,07</u> 0,04	<u>0,01 — 0,25</u> 0,08	<u>0,01 — 0,25</u> 0,08
Открытое побережье	<u>4,3 — 10,8</u> 6,4	<u>92,40 — 99,18</u> 95,74	<u>0,3 — 7,3</u> 2,4	<u>0,3 — 3,4</u> 1,8	<u>0,02 — 0,07</u> 0,04	<u>0 — 0,05</u> 0,02	<u>0 — 0,05</u> 0,02

Примечание. Здесь и в табл. 10, 12 в числителе — пределы колебаний, в знаменателе — среднее значение.



Таблица 10

Доля различных групп микроорганизмов  
в формировании биомассы бактериопланктона в водохранилище, % общей биомассы

Станции	Биомасса, г/м <sup>3</sup>	Клетки				
		одиночные	на детрите	в микроколониях	нити	крупные палочки
Глубоководные Плесы:						
Шекснинский	0,5 — 1,1	89,6 — 97,7	1,4 — 5,6	1,0 — 4,3	0,3 — 1,4	0 — 2,0
	0,8	93,8	3,1	2,1	0,7	0,3
Моложский	0,3 — 1,4	84,5 — 98,4	1,1 — 3,9	0,4 — 4,5	0 — 7,1	0
	0,7	93,9	2,3	1,8	1,8	0
Главный	0,4 — 1,2	69,7 — 95,9	1,1 — 7,8	1,9 — 29,2	0,1 — 3,1	0 — 1,14
	0,6	87,57	3,5	6,3	1,5	0,5
Волжский	0,5 — 0,9	68,2 — 90,6	1,6 — 24,5	0,5 — 8,8	0,4 — 2,4	0 — 4,5
	0,7	83,6	8,5	5,0	1,0	1,9
Мелководные Населенные пункты	0,6 — 1,8	70,1 — 93,8	0,6 — 14,4	0,8 — 8,4	0,7 — 4,8	0,7 — 4,8
	1,2	87,0	5,9	4,3	4,3	1,7
Устья рек	0,4 — 3,1	89,3 — 95,5	0,8 — 7,9	0,6 — 8,4	0,6 — 8,4	1,3 — 2,7
	1,0	88,1	4,0	3,3	2,7	1,9
Мелководные заливы	0,4 — 2,3	55,7 — 93,8	1,1 — 34,8	1,5 — 8,8	0,4 — 4,7	0,9 — 2,8
	1,2	82,3	9,0	5,2	2,2	1,3
Открытое побережье	0,4 — 1,1	80,30 — 98,3	0,3 — 13,7	0,6 — 17,5	0,5 — 7,1	0 — 2,6
	0,7	87,50	4,6	4,6	2,9	0,4

(см. табл. 9, 10). Среди прибрежных районов наибольшим содержанием детритной микрофлоры отличались мелководные заливы. В водах, прилегающих к устьям рек, населенным пунктам, открытым побережьям, относительное содержание микроорганизмов, населяющих детритные частицы (2,4—2,9 % суммарной численности и 4,0—5,9 % суммарной биомассы), оказалось близким к содержанию характерному для большинства глубоководных станций водохранилища (см. табл. 9, 10).

Количество активнодышащих клеток бактерий и их доля в суммарной численности бактериопланктона в различных районах водохранилища существенно различались. В сентябре 1988 г. на глубоководных станциях Главного плеса содержание активно функционирующих клеток составляло 20—25 %, на станциях Шекснинского плеса — 39,0—74,8 %, а в районе г. Череповца 74,2—86,5 %. При этом общее количество бактериальных клеток на исследуемых станциях изменялось менее значительно (табл. 11).

Таблица 11

Общая численность и количество активнодышащих бактерий  
в водохранилище в сентябре 1988 г.

Станция	Глубина, м	Темпера- тура, °С	Общая числен- ность, 10 <sup>6</sup> экз./мл	Активнодышащие клетки	
				10 <sup>6</sup> экз./мл	% общей численности
Главный плес					
Наволоч	8	15,0	4,8	1,2	25,0
Средний Двор	9	14,8	6,0	1,2	20,0
Шекснинский плес					
Мякса	6	14,0	6,7	2,7	40,3
Васильево	11	13,5	6,0	3,6	60,0
Любец	3	13,4	5,2	4,1	78,8
Каргач	5	13,5	6,2	4,3	69,3
Торово	8	13,0	6,4	3,6	56,2
Шексна	5	13,0	8,2	4,2	51,2
р. Суда	5	12,0	6,0	3,9	65,0
р. Кошта	1,5	12,4	5,4	3,8	70,4
р. Ягорба	5	15,2	7,1	6,1	85,9
р. Кабатчино	2,5	13,0	4,5	3,3	73,3

В июле 1989 г. в глубоководных районах Рыбинского водохранилища активнодышащие клетки микроорганизмов составили 38,3—56,6 % общего количества микроорганизмов, в среднем для каждого плеса, причем меньшие значения были также зарегистрированы на станциях в центральной части Главного плеса (табл. 12). В прибрежных водах относительное содержание ак-



Таблица 12

Количество активнордышащих клеток бактерий  
в водохранилище в июле 1989 г.

Участок	Количество станций	Общая численность, 10 <sup>6</sup> экз./мл	Активнордышащие бактерии	
			10 <sup>6</sup> экз./мл	% общей численности
Шекснинский плес				
Эстуарий р. Шексны	1	8,3	5,7	68,7
Открытый участок	6	<u>4,9 – 7,3</u> 6,3	<u>2,1 – 4,7</u> 3,2	<u>30,9 – 74,6</u> 52,3
Восточное побережье	2	<u>10,0 – 11,0</u> 10,5	<u>5,0 – 7,6</u> 6,3	<u>50,0 – 69,1</u> 59,5
Западное побережье	2	<u>6,1 – 9,3</u> 7,7	<u>4,1 – 4,6</u> 4,3	<u>49,4 – 68,0</u> 58,7
Главный плес (северная и центральная части)				
Открытые участки	11	<u>3,9 – 8,7</u> 5,8	<u>1,6 – 2,9</u> 2,2	<u>23,0 – 57,9</u> 38,3
Восточное побережье	4	<u>6,0 – 11,8</u> 8,9	<u>3,0 – 3,6</u> 3,3	<u>30,5 – 50,0</u> 38,5
Побережье Молого-Шекснинского полуострова	1	10,6	2,7	25,5
У плавающих торфяников	1	4,8	1,8	37,5
Устье р. Согожи	1	5,5	3,2	58,2
Устье р. Ухры	1	6,9	3,4	49,3
Главный плес (западная часть)				
Открытый участок	4	<u>5,3 – 7,6</u> 6,0	<u>2,5 – 4,7</u> 3,5	<u>47,5 – 72,1</u> 57,8
Устье р. Сити	1	10,5	4,8	45,7
Устье р. Себлы	1	4,8	1,8	37,5
Главный плес (приплотинный участок)				
Глубоководные станции	2	<u>5,1 – 7,2</u> 6,1	<u>2,3 – 4,8</u> 3,4	<u>45,2 – 67,2</u> 56,2
Мелководные станции	3	<u>4,8 – 9,3</u> 6,6	<u>1,9 – 3,3</u> 2,8	<u>32,9 – 64,6</u> 44,3

Продолжение табл. 12

Участок	Количество станций	Общая численность, 10 <sup>6</sup> экз./мл	Активнордышащие бактерии	
			10 <sup>6</sup> экз./мл	% общей численности
Волжский плес				
Открытый участок	4	<u>6,1 – 10,6</u> 8,1	<u>3,5 – 6,2</u> 4,6	<u>43,2 – 75,4</u> 56,9
Прибрежные участки	3	<u>10,8 – 14,3</u> 12,5	<u>6,3 – 8,4</u> 7,2	<u>44,1 – 68,5</u> 57,3
Югский залив	2	<u>8,3 – 10,5</u> 9,4	<u>4,8 – 6,9</u> 5,8	<u>57,5 – 65,4</u> 61,4
Переборский залив	3	<u>5,1 – 5,4</u> 5,2	<u>3,1 – 3,9</u> 3,5	<u>57,4 – 77,1</u> 67,7
Моложский плес				
Пролив у с. Малиновка	1	7,7	4,3	55,5
Открытый участок	3	<u>5,4 – 6,0</u> 5,6	<u>2,4 – 2,7</u> 2,6	<u>45,0 – 50,0</u> 46,4
Прибрежные участки	3	<u>4,4 – 9,8</u> 6,5	<u>2,2 – 4,9</u> 3,2	<u>45,2 – 50,0</u> 49,2
Залив р. Реня	1	9,8	2,5	25,5
Мшичинсктй залив	2	<u>25,5 – 25,9</u> 25,2	<u>13,7 – 17,3</u> 15,5	<u>52,9 – 70,6</u> 61,7

тивных клеток находилось в пределах от 25,5 до 70,6 % общего количества бактериопланктона. Наибольшие значения, как правило, были приурочены к более продуктивным водам. В итоге, средняя численность активнордышащих клеток микроорганизмов составила для четырех районов водохранилища — Волжского, Моложского, Шекснинского и Главного — соответственно 5,1 млн кл./мл (или 59,8 % общей численности бактериопланктона), 3 млн кл./мл (или 42,8 %), 4,8 млн кл./мл (или 58,9 %), 3 млн кл./мл (или 45,1 %). Принимая во внимание эти данные, следует учитывать, что количество активнордышащих микроорганизмов и их доля в суммарной численности планктонных микроорганизмов может заметно меняться в течение июля, что связано, прежде всего, со значительным развитием и последующим отмиранием синезеленых водорослей. Наблюдения за динамикой численности бактериопланктона в прибрежных водах около пгт Борок в зоне скопления синезеленых водорослей показали, что во время интенсивного развития водорослей (11—



14 июля) активнорастущие клетки составляли в среднем 47,6 % общего количества. Отмирание синезеленых (18—21 июля) сопровождалось увеличением процентного содержания активных микроорганизмов в планктоне (в среднем 69,2 %). В начале августа, при более высоких значениях численности активнорастущих клеток, их доля в суммарном количестве уменьшилась, что, вероятно, было связано с несколькими причинами: „старением” популяции микроорганизмов, развивающихся на отмирающем фитопланктоне, понижением температуры воды и т. д. В период отмирания синезеленых водорослей возрастали значения суточной деструкции (табл. 13).

Таблица 13

Изменение общей численности бактериопланктона и активнорастущих клеток микроорганизмов в прибрежной зоне у пгт Борок в июле 1988 г.

Число месяца	Температура, °С	Общая численность, 10 <sup>3</sup> экз./мл	Численность активнорастущих бактерий,		Суточная деструкция, мг/(л·сут) молекулярного кислорода
			10 <sup>3</sup> экз./мл	% общей численности	
11	20,0	6814	3229	47,4	1,05
12	21,5	6901	3313	48,0	0,92
13	24,0	9052	3514	38,8	1,52
14	25,0	6279	3521	56,1	2,16
18	27,0	7029	5697	81,0	4,84
19	27,0	9252	5663	61,2	5,32
21	27,0	8319	5764	69,3	4,64
1	21,5	13830	7602	55,0	2,28

Содержание активно растущих бактерий выявлено в исследуемых водах с использованием метода Когуре [30] (табл. 14). Количество удлинённых и расширенных клеток в водах Волжского, Главного и Моложского плесов составило 17,2—79,7 % общей численности бактериопланктона. По данным литературных источников считается, что результаты определения концентрации активных бактерий, полученные с использованием солей тетразолия и по методу, использующим налидиксовую кислоту и дрожжевой экстракт, можно сравнивать, поскольку специальными исследованиями [32] выявлены незначительные различия между количеством активнорастущих и активнорастущих клеток микроорганизмов. Анализ полученных материалов показывает, что в большинстве экспериментов различие между численностью активнорастущих и активно растущих клеток, определенных в одних и тех же пробах, редко превышало 20 %.

Таблица 14

Численность активнорастущих и активно растущих микроорганизмов в водохранилище

Участок	Общая численность, экз./мл	Активно дышащие		Активно растущие	
		экз./мл	% общей численности	экз./мл	% общей численности
Западная часть Главного плеса					
Устье р. Себлы 6 км от устья	4842631	1821200	37,6	1256000	25,9
р. Себлы 12 км от устья	5291454	2512000	47,5	910600	17,2
р. Себлы Буй 83	5281782	3808165	72,1	3681402	69,7
Буй 83а	6025085	3014400	50,0	3179250	52,7
	8696124	2001750	23,0	2512000	28,9
Приплотинный участок					
Русло Волковский берег	7248657	487097	67,2	4987076	68,8
	5712140	1884000	32,9	1789800	31,3
Волжский плес					
Легково	10771230	6441554	59,2	2574800	23,9
Сысоево	12328086	8352400	68,5	4710000	38,2
Молога	8108109	3457000	42,6	2826000	34,8
Буй Ю-4	10614631	6154400	57,9	3140000	29,6
Мелководье	14280225	6280000	44,1	4396000	30,8
Югский залив					
Русло У берега	8297641	4772800	57,5	5076333	61,1
	10496370	6864429	65,4	6759662	64,4
Переборский залив					
У берега	5372296	3140000	58,4	3669875	68,3
Русло	5180982	3993210	77,1	3328400	64,2
Моложский плес					
Противье Малиновский ручей	4677759	2745844	58,7	2254679	48,2
	7771500	4317500	55,5	5220250	67,5
Русло р. Мологи	7912800	3893600	49,2	4710000	59,5
р. Кесьма Весьегоновское расширение, буй 124	5407870	2983000	55,2	2930667	54,2



Приведенные в настоящей работе значения плотности бактериопланктона, полученные методом эпифлюоресцентной микроскопии, заметно превышают общую численность планктонных микроорганизмов, определенную методом Разумова в предыдущие годы. Анализ данных многолетней динамики общего количества бактерий на шести стандартных глубоководных станциях показал, что чаще всего численность бактериопланктона в июле составляла 1—2 млн кл./мл, хотя в отдельные годы достигала 4 млн кл./мл [16]. Наибольшее количество бактерий в прибрежных водах Рыбинского водохранилища в 1954—1955 гг., достигающее до 1,5—2,0 млн кл./мл, было найдено в эстуарии р. Согожи [11]. По-видимому, эти результаты следует считать заниженными, поскольку в работе были использованы мембранные фильтры № 3 с диаметром пор 0,7 мкм, пропускающие при фильтрации мелкие формы микроорганизмов. По данным Г. Л. Марголиной и В. В. Куклина [8], в мелководной зоне у пгт Борок максимальные значения плотности бактериопланктона в летний период составили 5 млн кл./мл. В Шекснинском плесе данный показатель оценивался в 3 млн кл./мл [13].

Поскольку оценка концентрации бактериопланктона в Рыбинском водохранилище с использованием флюорохромов проведена впервые, то, естественно, возник вопрос сравнительного определения численности бактерий в одних и тех же пробах воды. В последние годы в литературе появился ряд работ, посвященных калибровке методов эпифлюоресцентной микроскопии и метода Разумова. Необходимость таких исследований очевидна, так как, с одной стороны, к настоящему времени накоплен большой массив данных о количественном распределении бактериопланктона в морских и пресных водах, полученный при окрашивании бактерий эритрозином, а с другой, методы учета микроорганизмов с использованием флюорохромов имеют существенные преимущества и широко внедряются в практику гидробиологических работ. Результаты проведенных исследований в различных водоемах были неоднозначны.

В водохранилище Южной Богемии (бывш. ЧСФР) показатели общей численности бактерий, определенные эпифлюоресцентным микроскопированием с акридиновым оранжевым (использовались мембранные фильтры Сынпор № 9) и в световом микроскопе с эритрозином, практически не различались [36]. В опытах с естественной морской водой [23] установлено, что метод Разумова дает значения, заниженные в 1,5—1,8 раза по сравнению с теми, что получаются при окрашивании бактерий акридиновым оранжевым. Наоборот, использование в качестве красителя 5 %-го карболового эритрозина для учета количества бактерий в Баренцевом море приводит к завышению их численности, а следовательно, биомассы в 2 раза [1]. При окраске бактерий этим красителем остаются неучтенными 17 % мелких бактерий, которые отчетливо видны под

эпифлюоресцентным микроскопом вследствие их яркого свечения на темном поле после окраски флюорескаминам. В толще вод Черного моря в большинстве случаев данные подсчета микроорганизмов с применением флюорескамина были в 1,5—2,0 раза ниже, чем при подсчете бактерий на фильтрах, окрашенных эритрозином [9]. По мнению авторов этой работы, в слоях с повышенным содержанием взвеси мелкие частицы ее, окрашенные таким неспецифическим адсорбционным красителем, как эритрозин, могут быть приняты за бактериальные клетки. Кроме того, автотрофные цианобактерии, дающие в слое термоклина и близлежащих водах численность, сравнимую с численностью гетеротрофных микроорганизмов, довольно трудно идентифицируются на препаратах, окрашенных эритрозином, и могут в той или иной степени учитываться как собственно бактерии. При эпифлюоресцентной микроскопии идентификация цианобактерий не составляет труда, так как их собственно желто-оранжевое свечение трудно спутать с зеленым свечением гетеротрофных организмов.

Результаты исследований в прибрежной зоне Черного моря показали, что в зависимости от количества присутствующих в изученных водах мелких бактерий (0,2—0,3 мкм), бактерий, ассоциированных с детритом (трудно учитываемых на мембранных фильтрах, окрашенных эритрозином), цианобактерий, пикодорослей, мелких детритных частиц варианты подсчета бактериопланктона по методу Разумова и с помощью эпифлюоресцентного метода возможны любые [5].

В настоящей работе сравнительное определение численности микроорганизмов вышеупомянутыми методами было проведено как в прибрежных, так и в открытых водах водохранилища. В большинстве образцов воды, отобранных на глубоководных станциях, численность бактерий, полученная методом эпифлюоресцентной микроскопии, была выше численности, определенной методом Разумова (табл. 15). Регистрация более высоких значений плотности планктонных микроорганизмов при окрашивании акридином оранжевым, по-видимому, обусловлена тем, что метод Разумова не учитывает значительное количество клеток, размер которых 0,2—0,3 мкм, составляющих в исследованных водах в среднем для всех глубоководных станций 36 % общей численности бактериопланктона. Кроме того, при использовании эритрозина клетки микроорганизмов, ассоциированные с частицами детрита, могли ускользать от внимания наблюдателя из-за отсутствия контраста между ними и фоном [9, 16]. В то же время применение метода эпифлюоресцентной микроскопии позволяет уверенно выделять бактериальные клетки среди детритных частиц и вести подсчет клеток размером 0,2—0,3 мкм. Данные эпифлюоресцентной микроскопии для некоторых проб воды, как правило, отобранных из придонных слоев, оказались выше значений, полученных методом Разумова. Последнее, вероятно, объясняется присутствием в исследуемых



пробах воды значительного количества мелкодисперсной взвеси, частицы которой, окрашенные эритрозином, могли быть приняты за бактерии. Известно, что даже опытные специалисты испытывают затруднения при дифференциации под микроскопом бактериальных клеток и частиц детрита, особенно при наличии в пробах мелких глинистых фракций [16]. Численность автотрофного пикопланктона в Рыбинском водохранилище относительно невелика (десятка тысяч в 1 мл), поэтому мельчайшие цианобактерии и водоросли существенно не влияли на результат при подсчете гетеротрофного бактериопланктона.

Таблица 15

Численность бактериопланктона, определенная по методу Разумова (Э) и с применением акридина оранжевого (А)

Плес	Количество клеток, $10^6$ мл	Количество проб			
		общее	A < Э	A = Э	A > Э
Мелководные станции					
Волжский	5,1 – 14,3	9	3	4	2
	6,2 – 12,8				
Главный	4,7 – 11,8	11	3	6	2
	4,3 – 11,1				
Моложский	4,4 – 14,9	6	2	2	2
	4,9 – 24,4				
Шекснинский	3,9 – 10,6	7	0	4	3
	3,2 – 8,0				
Водохранилище в целом	3,9 – 14,9	33	8	16	9
	3,2 – 24,4				
Глубоководные станции					
Волжский	4,0 – 12,0	14	2	6	6
	3,9 – 9,6				
Главный	3,5 – 11,0	31	4	9	18
	2,1 – 10,4				
Моложский	3,5 – 10,0	11	2	4	5
	2,9 – 11,5				
Шекснинский	5,4 – 8,4	5	0	3	2
	3,7 – 9,5				
Водохранилище в целом	3,5 – 12,0	61	8	22	31
	2,1 – 11,5				

Примечания: 1. В числителе — данные, полученные при окрашивании акридином оранжевым, в знаменателе — при окрашивании эритрозином; 2. А < Э, А = Э, А > Э — при окрашивании акридином оранжевым получены соответственно меньшие сходные (не более 20 %) или большие различия численности бактерий, полученные методом Разумова.

На мелких станциях сравнительное определение численности бактериопланктона этими двумя методами в большинстве случаев привело к близким результатам, хотя количество проб, в которых численность существенно различалась, было также значительным (см. табл. 15).

Анализ 94 образцов воды, отобранных из открытых и прибрежных районов водохранилища, показал, что чаще всего результаты подсчета микроорганизмов с применением акридина оранжевого превышали результаты учета бактерий на мембранных фильтрах, окрашенных эритрозином (43 % исследованных проб), или были близки к ним (40 % исследованных проб). Пробы воды, в которых численность бактерий, полученная методом Разумова, превышала результаты подсчета микроорганизмов методом эпифлюоресцентной микроскопии, составляли лишь 17 % суммарного количества исследуемых проб.

Преимущество методов эпифлюоресцентной микроскопии очевидно, и использование флюорохромов в отечественных гидробиологических исследованиях должно найти широкое применение. Тем не менее авторы присоединяются к мнению некоторых исследователей [9], что накопленные в настоящее время данные, полученные по методу Разумова, особенно для вод с небольшой концентрацией взвеси, нельзя игнорировать, так как расхождения в полученных значениях (50—100 %) близки к субъективной погрешности самого метода. Но при этом стоит учитывать, что при подсчете микроорганизмов методом Разумова субъективные погрешности исследователей заметно выше, чем при аналогичных работах при использовании метода эпифлюоресцентной микроскопии.

При сравнении результатов оценки общей численности планктонных микроорганизмов, полученных в данной работе и в 1954—1955 гг. [11], следует отметить, что в общих чертах характер их горизонтального распределения по акватории водохранилища на протяжении более чем трех десятилетий изменился мало.

Средние размеры и, соответственно, средние объемы микроорганизмов необходимо знать для определения биомассы бактериопланктона методом прямого микроскопирования. Количественные исследования размерной структуры бактериопланктона Рыбинского водохранилища практически отсутствуют. М. И. Новожилова [12] для оценки биомассы планктонных микроорганизмов использовала объемы клеток различных форм бактерий, рассчитанных А. Г. Родиной [15] для пресных водоемов. В последующие годы [16, 19] для оценки данного показателя исследователи ориентировочно принимали, что сырая биомасса 1 млрд водных бактерий составляет примерно 1 мг, т. е. объем клетки составляет 1 мкм<sup>3</sup>.

В нашей работе в результате измерений средних размеров бактериальных клеток на влажных препаратах зарегистрированы



меньшие значения индивидуальных средних объемов планктонных микроорганизмов. Средний объем планктонных бактерий в январе, феврале, марте 1989 г. составил соответственно 0,096, 0,148, 0,155 мкм<sup>3</sup>. Для июля данный показатель оказался равным в прибрежных водах 0,133 мкм<sup>3</sup> и в открытых районах водохранилища — 0,116 мкм<sup>3</sup>. В сентябре 1988 г. средний объем бактериальных клеток на глубоководных станциях Главного и Шекснинского плесов варьировал от 0,124 до 0,329 мкм<sup>3</sup>, в среднем составляя 0,227. Данные для летнего периода, возможно, несколько занижены, поскольку использовался фиксированный материал. Но, даже допуская этот факт, очевидно, что принимаемый ранее для расчета биомассы средний объем бактериальной клетки, равный 1 мкм<sup>3</sup>, явно завышен.

Исследования, касающиеся соотношения в бактериопланктоне Рыбинского водохранилища свободноживущих и прикрепленных (или агрегированных) форм, показали, что доля ассоциированных бактерий в ледоставный период составляла в среднем 13,2 %, а в июле 4,8 % общей численности планктонных микроорганизмов. Поскольку средний объем бактериальных клеток, связанных с детритом и агрегированных, оказался большим, чем у свободноживущих, то их вклад в формирование суммарной биомассы бактериопланктона был выше: в ледоставный период — 18,1 %; а в июле 9,2 %. По литературным данным [2, 3, 10, 20, 21, 33, 35, 37], доля ассоциированного бактериопланктона в различных водоемах колеблется от 1,6 до 45 % суммарной численности.

Таким образом, содержание ассоциированного бактериопланктона в Рыбинском водохранилище не так высоко, как в других водоемах, но следует учитывать, что в отдельных зонах водохранилища концентрация данного структурного элемента достигает значений, позволяющих считать бактериопланктон важным источником пищи не только для тонких, но и для грубых фильтров и седиментаторов.

Результаты настоящей работы свидетельствуют, что не все бактерии, обитающие в толще Рыбинского водохранилища, активно функционируют. Доля активнодышащих микроорганизмов в суммарной численности бактериопланктона составляла в ледоставный период в среднем для 5 станций 40,3 % в сентябре 1988 г. для 13 станций — 53,5 % и в июле 1989 г. для 71 станции — 50,4 %. Определения метаболической активности микроорганизмов методом, использующим восстановление солей тетразолия [25, 26, 32, 38, 40], методом Когуре и др. [4, 31], методом автордиографии [34, 37], показали, что фракция активных бактерий варьирует от 4 до 61 % в морских местообитаниях и от 5 до 69 % в пресноводных экосистемах. Причем в более продуктивных водах доля активно функционирующих бактерий в сум-

марной численности бактериопланктона выше [25, 30]. В результате наших исследований также обнаружено, что в более продуктивных районах водохранилища процентное содержание активнодышащих микроорганизмов было выше. Активно функционирующие микроорганизмы, по-видимому, играют основную роль в процессах бактериальной минерализации органического вещества, поэтому оценка их концентрации в водоемах имеет важное значение при расчетах удельных значений тех или иных функциональных характеристик бактериопланктона.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Байтаз О. Н., Байтаз В. А. Определение количественных и продукционных характеристик бактериопланктона Баренцева моря разными методами // Основы формирования биопродуктивности и экологии северных морей / Мурман. морской биол. Ин-т. Кольский науч. центр АН СССР. Апатиты, 1989. Деп. в ВИНТИ 20.01.89, № 492—889.
2. Головкин Т. В., Гусынская С. Л., Небрат А. А. Трофическая роль бактерий в планктонных сообществах Кременчугского водохранилища // Операт. информ. ма-л к 3-му симп. „Трофические связи и продуктивность вод и сообществ“. Чита, 1989.
3. Инкина Г. А. Бактерии, ассоциированные с частицами взвеси, и бактериальные микроколонины в воде озер // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л., 1987.
4. Инкина Г. А. Определение жизнеспособности клеток бактерий по методу Когуре // Структура и функционирование сообществ водных микроорганизмов. Новосибирск, 1986.
5. Копылов А. И., Сорокин П. Ю. К оценке концентрации бактериопланктона в прибрежных водах Черного моря // Микробиология. 1988. Т. 57, вып. 5.
6. Крашенинникова С. А. Микробиологические процессы распада водной растительности в литорали Рыбинского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. 1958. № 2.
7. Кузнецов С. И. Численность бактерий в Рыбинском водохранилище // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. 1958. № 1.
8. Марголина Г. Л., Кузнецов В. В. Микробиологические процессы в зарослях высших водных растений Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976.
9. Мицкевич И. Н., Сажин А. Ф. Сравнительное определение численности морского бактериопланктона методом Разумова и с помощью эпифлуоресцентной микроскопии // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря. М., 1989.
10. Нечесов И. А. Микробиологическая характеристика рек и озер Верхнеангарской котловины // Озера Прибайкальского участка зоны БАМ. Новосибирск, 1981.
11. Новожилова М. И. Бактериальное население Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. „Борок“. 1958. Вып. 3.
12. Новожилова М. И. Динамика численности и биомассы бактерий в водной толще Рыбинского водохранилища // Микробиология. 1955. Т. 24. Вып. 6.
13. Оценка качества воды по микробиологическим показателям в Рыбинском водохранилище у г. Череповца / В. И. Романенко, Л. И. Захарова, В. А. Романенко и др. // Влияние стоков Череповецкого узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990.
14. Разумова А. С. Прямой метод учета бактерий в воде. Сравнение его с методом Коха // Микробиология. 1932. Т. 1, вып. 2.



15. Родина А. Г. Микробиологические исследования водоемов. М.; Л., 1950.
16. Романенко В. И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л., 1985.
17. Романенко В. И. Характеристика микробиологических процессов образования и разрушения органического вещества в Рыбинском водохранилище // Продуктивное и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л., 1966.
18. Романенко В. И., Кузнецов С. И. Экология микроорганизмов пресных водоемов: Лабораторное руководство. Л., 1974.
19. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972.
20. Садчиков А. П., Куликов А. С., Максимов В. Н. Структура бактериопланктона в двух разных по трофности водоемов // Научн. докл. Высш. школы. Биол. науки. 1990. № 3.
21. Спиглазов Л. П. Агрегированность бактерий в воде Байкала // Микроорганизмы в экосистемах озер и водохранилищ. Новосибирск, 1985.
22. Флюоресцентные зонды при определении физиологического состояния бактериальной популяции / И. Н. Захаров, Е. К. Рощина, О. В. Добролеж // Спектроскопические методы исследования в физиологии и биохимии. Л., 1987.
23. Харламенко В. И. Определение численности и биомассы водных бактерий эпифлуоресцентным методом с использованием отечественных ядерных микрофильтров // Микробиология. 1984. Т. 53, вып. 1.
24. Albright L. J., McCrae S. K., May B. E. Attached and free-floating bacterioplankton in Howe Sound, British Columbia, a coastal marine fjord-embayment // Appl. Environ. microbiol. 1986. Vol. 51, № 3.
25. Dutton R. Y., Bitton G., Koopman B. Application of a direct microscopic method of the determination of active bacteria in lakes // Water Res. 1986. Vol. 20, № 11.
26. Dutton R. Y., Bitton G., Koopman B. Malachite green-INT (MINT) method for the determination of active bacteria in sewage // Appl. Environ. microbiol. 1983. Vol. 46, № 6.
27. Goos W. A., Deitz W. H., Cook T. M. Mechanism of action of nalidixic acid on *Escherichia coli* // J. Bacteriol. 1964. Vol. 88.
28. Hobbie J. E., Daley R. J., Jasper S. Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy // Appl. Environ. Microbiol. 1977. Vol. 33, № 5.
29. Kjelleberg S., Hermansson M., Marden P., Jones G. W. The transient phase between growth and nongrowth of heterotrophic bacteria, with emphases on the marine environment // Annu. Rev. Microbiol. 1987. Vol. 41.
30. Kogure K., Simudu U., Taga V. A tentative direct microscopic method for counting living marine bacteria // Can. J. Microbiol. 1979. Vol. 25, № 5.
31. Kogure K., Simudu U., Taga V. Distribution of viable marine bacteria in neretic seawater around Japan // Can. J. Microbiol. 1980. Vol. 26, № 3.
32. Maki J. S., Remsen G. S. Comparison of two direct count methods for determining metabolizing bacteria in freshwater // Appl. Environ. Microbiol. 1981. Vol. 41, № 5.
33. Marvalin O., Aleya L., Amblard C. Importance relative des fractions bacteriennes libres et fixees en milieu lacustre eutrophe // Arch. Hydrobiol. 1989. Vol. 115, № 3.
34. Meyer-Reil L. A. Autoradiography and epifluorescence microscopy combined for determination of number and spectrum of actively metabolizing bacteria in natural waters // Appl. Environ. Microbiol. 1978. Vol. 36, № 2.
35. Nagata T. Production rate of planktonic bacteria in the north basin of Lake Biwa, Japan // Appl. Environ. Microbiol. 1987. Vol. 53, № 12.
36. Simek K. Bacterial activity in a reservoir determined by autoradiography and its relationships to phyto- and zooplankton // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 1986. Vol. 71, № 5.
37. Simon M. Biomass and production of small and large free-living and attached bacteria in lake Constance // Limnol. and Oceanogr. 1987. Vol. 32, № 3.
38. Tabor P. S., Neihof R. A. Improved method for determination of respiring individual microorganisms in natural waters // Appl. Environ. Microbiol. 1982. Vol. 43, № 5.
39. Velji M. I., Albright L. J. Microscopic enumeration of attached marine bacteria of seawater, marine sediment, fecal mater, and kalpsamples following pyrophosphate und ultrasound treatments // Can. J. Microbiol. 1986. Vol. 32, № 2.
40. Zimmerman R., Iturriaga R., Backer-Brick J. Simultaneous determination of the total number of aquatic bacteria and the number thereof involved in respiration // Appl. Environ. Microbiol. 1978. Vol. 36, № 4.



А. И. Копылов, И. Н. Крылова

# СКОРОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ И ПРОДУКЦИЯ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

Показана возможность использования антибиотика тирама для определения бактериальной продукции. Изучены скорость размножения продукции планктонной микрофлоры в различных районах Рыбинского водохранилища в летний период.

Темпы размножения и продукция бактериопланктона Рыбинского водохранилища начали изучать с середины 50-х годов [6]. Основные работы проводились по стандартной сетке глубоководных станций, где продукция бактериопланктона регистрировалась по гетеротрофной ассимиляции углерода [8, 10]. Имеющиеся данные о продуктивности бактериопланктона в прибрежных районах весьма немногочисленны [5], поэтому цель настоящего исследования — оценить скорость размножения и продукцию планктонной микрофлоры в различных мелководных и глубоководных районах водохранилища.

Скорость размножения и продукция планктонных микроорганизмов определялась на основе динамики их концентрации в изолированных пробах воды объемом 250 мл. Пробы с естественной водой и образцы воды, где выедание микроорганизмов отсутствовало, экспонировались на борту судна в проточном аквариуме в течение 14—30 ч. Элиминация бактерий устранялась путем добавления к образцам воды 3—4 мг/л антибиотика тирама [18]. Такая концентрация антибиотика была подобрана опытным путем: было достигнуто такое состояние среды, при котором пищевая активность эукариотных организмов подавлялась, а прокариотов жизнеспособность оставалась нормальной. Время генерации и удельная скорость размножения микроорганизмов определялась по известным формулам [2]. Продукция бактериопланктона вычислялась по формуле из работы [2]

$$P_t = \bar{B} (B_t/B_0) + B_e t,$$

© А. И. Копылов, И. Н. Крылова

где  $P$  — продукция бактериопланктона;  $t$  — время опыта;  $B_0$  и  $B_t$  — биомасса бактериопланктона соответственно в начале и в конце опыта;  $\bar{B}$  — средняя биомасса бактериопланктона в нефльтрованных пробах воды;  $B_e$  — выедание бактериопланктона, определяемое по формуле из работы [9].

Константу скорости прироста биомассы микроорганизмов рассчитывали по формуле

$$K = (\ln B_t - \ln B_0) / t,$$

где  $B_0$  и  $B_t$  — начальная и конечная биомасса бактерий в изолированных пробах воды при отсутствии выедания.

Время удвоения общей численности бактериопланктона на исследованных станциях колебалось от 17,3 до 63,3 ч, составляя в среднем 32,2 ч (табл. 1). Известно, что оценка скорости размножения планктонных микроорганизмов по их общей численности в некотором роде условна и не отражает истинных процессов размножения в микромире. В естественных условиях бактериальные ценозы состоят из активно размножающихся, медленно размножающихся, "спящих" и мертвых бактерий, вследствие этого использование в расчетах значительного количества балластных клеток приводит к завышению времени генерации [8]. Так, время удвоения гетеротрофной ассимиляции  $\text{CO}_2$  естественными бактериальными ценозами было заметно меньше, чем время генерации, рассчитанное по общему количеству бактерий [8]. Это объясняется тем, что при ассимиляции  $\text{CO}_2$  выявляется размножение лишь активной части бактериопланктона. В настоящей работе авторы попытались определить время удвоения плотности активнодышащих клеток (см. табл. 1). Искомые значения оказались в 1,1—2,1 раз ниже значений, полученных при использовании в расчетах общего количества бактерий. Среднее время генерации по 22 анализам, произведенным на мелководных и глубоководных станциях с 14 июля по 3 августа, равнялось 21,2 ч. Константы скорости размножения активнодышащих клеток находились в пределах от 0,019 до 0,050 ч<sup>-1</sup>.

В зарубежных исследованиях [12, 13, 16, 17] для оценки продукции бактериопланктона широко используется метод частоты делящихся клеток (ЧДК). В его основе лежит существование связи между удельной скоростью роста и долей делящихся клеток. Как правило, расчетный коэффициент для оценки скорости роста бактериального сообщества определяется в хемостате на культурах бактерий или при культивировании микроорганизмов в обогащенной дрожжевым экстрактом натуральной воде [12, 13,



Время генерации ( $q$ ), удельная скорость размножения ( $\mu$ ) и продолжительность деления клеток ( $\tau$ ) планктонной микрофлоры в экспериментальных сосудах при отсутствии выедания, рассчитанные по данным динамики общей численности бактериопланктона и численности активнодышащих клеток

Станция	Темпера- тура, °С	Частота деления клеток, %	Численность				
			общая			активнодышащих клеток	
			q ч	$\mu$ ч <sup>-1</sup>	$\tau$ мин	q ч	$\mu$ ч <sup>-1</sup>
Волжский плес							
У д. Сысово	22,4	2,7	18,0	0,030	37	—	—
Район г. Мологи	22,3	1,8	27,0	0,026	29	—	—
Переборский залив	21,7	3,4	20,0	0,035	40	—	—
Главный плес							
Устье р. Чернавы	23,1	3,1	21,4	0,032	40	—	—
Устье р. Ухры	21,0	1,5	29,4	0,023	27	13,8	16
Устье р. Согожи	22,4	2,3	20,1	0,034	28	15,5	21
Буй У2	20,4	1,2	55,4	0,012	41	31,0	22
У д. Бабино	26,2	3,0	30,3	0,023	54	14,4	26
У д. Измайлово	20,1	2,0	29,4	0,023	36	13,8	16
У д. Гаютино	25,5	2,6	29,8	0,023	47	—	—
У д. Захарино	22,3	2,7	23,4	0,030	37	17,1	28
Между судовым хо- дом и д. Захарино	21,4	1,8	49,2	0,014	53	—	—
Судовой ход (д. Захарино — д. Га- ютино)	21,2	1,6	49,7	0,014	48	37,2	36
Между судовым хо- дом и д. Гаютино	23,2	1,6	45,0	0,015	44	21,0	20
Всехвятский буй	22,5	2,0	22,2	0,031	27	14,4	17
Городок	23,2	3,3	21,9	0,032	43	—	—

## Моложский плес

Расширение у Бор-ка-заповедника  
У д. Противье  
Буй 124  
Буй 130  
Устье р. Мологи  
Мелководье у г. Весьегонска  
Мелководье у с. Харламенское

21,0	2,1	21,4	0,032	27	17,4	0,040	22
21,8	2,9	26,5	0,026	46	18,3	0,038	32
17,3	1,5	46,5	0,015	42	27,2	0,025	24
19,6	1,9	28,6	0,024	33	25,4	0,027	29
20,2	2,1	38,3	0,018	48	25,1	0,028	32
19,0	2,9	20,7	0,037	32	—	—	—
19,0	3,5	17,3	0,040	36	—	—	—

## Шекснинский плес

Торово  
Ваганиха  
Карагач  
Устье р. Кондоши  
Любец  
У д. Вычеглово  
Побережье заповедника  
Васильево  
Мякса  
Устье р. Мяксы

21,0	1,6	60,4	0,011	60	34,3	0,020	33
21,0	2,2	21,4	0,032	28	20,4	0,034	27
21,4	1,6	26,7	0,026	26	14,3	0,048	14
21,4	2,7	63,3	0,011	102	34,6	0,020	56
20,0	2,0	40,2	0,017	49	22,7	0,030	28
21,8	2,0	25,2	0,027	31	21,9	0,032	26
22,8	1,6	34,5	0,020	33	—	—	—
21,6	2,4	43,3	0,160	62	—	—	—
20,6	1,6	34,7	0,020	33	24,1	0,029	23
24,6	1,2	21,6	0,032	13	15,4	0,045	11



17] и реже — на смешанных популяциях естественного бактериопланктона [16].

Авторы попытались выяснить, существует ли связь между ЧДК и константой скорости роста естественного бактериопланктона различных районов Рыбинского водохранилища. Анализ имеющихся данных (см. табл. 1) выявил наличие положительной корреляционной связи между долей делящихся клеток (ЧДК) и константой скорости размножения ( $\mu$ ) для станций, расположенных в Главном и Волжском плесах ( $\mu = 0,16\text{ЧДК}-2,0$ ; коэффициент корреляции 0,74), в Моложском плесе ( $\mu = 0,18\text{ЧДК}-2,0$ ; коэффициент корреляции 0,80), и отсутствие корреляции между результатами, полученными в Шекснинском плесе. Продолжительность деления бактериальной клетки ( $\tau$ ), рассчитанная по формуле из работ [3, 4], составила в среднем для исследованных станций в Главном и Волжском плесах  $39 \pm 5$  мин, в Моложском —  $38 \pm 7$  мин и в Шекснинском —  $43 \pm 18$  мин. По-видимому, значительное варьирование  $\tau$  в исследованных водах Шекснинского плеса не позволило получить эмпирическую зависимость между  $\mu$  и ЧДК.

Следует отметить, что в 12 из 33 экспериментов в течение экспоненциальной фазы роста размеры бактериальных клеток увеличивались. Случаи возрастания объемов бактериальных клеток в экспериментальных сосудах отмечались в ряде работ [14—16] и связывались с изменением бактериального состава и физиологического состояния микроорганизмов в течение экспозиции. Причину этого явления объясняют, прежде всего, “скляночным” эффектом, хотя некоторые исследователи [11, 19] отмечают, что размеры бактериопланктона в значительной степени определяются и прессом хищников. Таким образом, в ряде экспериментальных сосудов наблюдалось отставание скорости размножения бактерий от скорости удвоения бактериальной биомассы. Бактериальная продукция, определенная в этих опытах с использованием времени удвоения численности микроорганизмов и средней биомассы бактериопланктона в нефилтрованных пробах воды [1], оказалась в 1,5—2,4 раза меньше, чем вычисленная непосредственно по изменению биомассы микроорганизмов.

Часовая продукция бактериопланктона в различных точках водохранилища колебалась от 7,1 до 168,4 мг/м<sup>3</sup>, при этом удельная скорость прироста биомассы микроорганизмов находилась в пределах от 0,014 до 0,069 ч<sup>-1</sup> (табл. 2). Наиболее высокие значения бактериальной продукции были зарегистрированы на мелководьях у деревень Сысоево, Измайлово, Мякса, Вычелово, г. Весьегонска и в водах, прилегающих к устьям рек Чеснавы и Согожи. Среднее значение продуктивности планктонных микроорганизмов для 11 мелководных станций было в 2,5 раза

Таблица 2

Продукция бактериопланктона в различных районах Рыбинского водохранилища летом 1989 г.

Станция	Дата	Глубина, м	Средняя биомасса, мг/м <sup>3</sup>	Удельная скорость прироста биомассы, ч <sup>-1</sup>	Продукция, мг/(м <sup>3</sup> ·ч)	Выделение, мг/(м <sup>3</sup> ·ч)
Волжский плес						
У д. Сысоево	13/VII	1,5	1664,4	0,038	63,2	43,6
Район г. Мологи		13,0	835,1	0,029	24,2	18,8
Переберский залив	14/VII	16,5	795,8	0,035	27,7	19,2
Главный плес						
Устье р. Чеснавы	16/VII	2,5	1051,2	0,048	50,4	19,4
Устье р. Ухры	23/VII	6,0	564,0	0,026	14,7	5,8
Устье р. Согожи	2/VIII	5,0	1054,5	0,034	35,8	15,3
Буй У-2	23/VII	6,0	553,7	0,021	11,6	4,6
У д. Бабино	1/VIII	0,5	717,7	0,040	28,7	13,8
У д. Измайлово	23/VII	2,5	1413,7	0,034	48,1	14,7
У д. Гаютино	1/VIII	0,8	1051,6	0,023	24,2	11,1
У д. Захарино		2,5	817,2	0,035	28,6	21,4
Между судовым ходом и д. Захарино		4,0	511,0	0,014	7,1	3,8
Судовой ход (д. Захарино—д. Гаютино)		8,0	506,1	0,037	18,7	8,1
Между судовым ходом и д. Гаютино		3,0	1008,1	0,015	15,1	12,3
Всехсвятский буй	2/VIII	7,5	658,6	0,031	20,4	16,5
Городок		6,5	579,6	0,032	18,5	15,9



Станция	Дата	Глубина, м	Средняя биомасса, мг/м <sup>3</sup>	Удельная скорость прироста биомассы, ч <sup>-1</sup>	Продукция, мг/(м <sup>3</sup> ·ч)	Выедание, мг/(м <sup>3</sup> ·ч)
Моложский плес						
Расширение у Борка-заповедника	19/VII	9,0	992,3	0,032	31,7	10,4
У д. Противье	17/VII	3,0	798,0	0,026	20,7	20,0
Буй 124	26/VII	3,0	831,0	0,018	14,9	6,5
Буй 130		3,0	565,4	0,032	18,1	14,6
Устье р. Мологи		5,0	532,1	0,044	23,4	18,8
Мелководье у г. Весе-гонска	25/VII	2,5	1355,9	0,033	44,7	24,4
Мелководье у с. Харламенское	26/VII	1,5	536,8	0,040	21,5	12,1
Шекснинский плес						
Торово	28/VII	4,0	897,3	0,011	9,9	8,6
Ваганиха		7,0	725,9	0,043	31,2	24,3
Карагач		7,0	491,1	0,037	31,2	24,3
Устье р. Кондоши		3,6	537,5	0,026	13,9	7,0
Любец	30/VII	5,0	879,9	0,026	22,8	18,9
У д. Вычеглово		1,5	1723,8	0,027	46,5	19,7
Побережье заповедника		1,0	1327,0	0,020	26,5	15,7
Васильево		11,0	1200,1	0,016	19,2	14,3
Мякса		12,0	590,8	0,029	17,1	13,1
Устье р. Мяксы		0,8	2440,7	0,069	168,4	58,1

выше, чем рассчитанное для 22 глубоководных станций. Продуцирование бактериальной массы в открытых водах в Шекснинском и Волжском плесах происходило более интенсивно, чем в Главном и Моложском. Сопоставление результатов авторов с данными, полученными в предыдущих исследованиях на глубоководных станциях водохранилища [7, 8], позволяет говорить о близости значений продукции планктонной микрофлоры. Часовое выедание бактериопланктона потребителями колебалось от 4,6 до 58,1 мг/м<sup>3</sup>, что составляло 30—97 % (в среднем 61 %) часовой бактериальной продукции.

Таким образом, проведенное исследование позволило проверить возможность использования антибиотика эукариотных организмов тирама для определения бактериальной продукции; определить более близкие к истинным темпы размножения активно функционирующих микроорганизмов; оценить уровень продуктивности бактериопланктона в различных районах водохранилища. В целом для Рыбинского водохранилища в исследуемый период года не обнаружено достоверной связи между удельной скоростью размножения бактериопланктона и частотой делящихся микроорганизмов. Контроль за изменением размеров бактерий в склянках в течение опыта выявил в ряде экспериментов существенное увеличение среднего объема клеток микроорганизмов. Выяснение природы этого факта (является ли это следствием "скляночного" эффекта или естественной перестройкой размерной структуры бактериопланктона в отсутствии выедания) требует дополнительных исследований.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Гак Д. З. Бактериопланктон и его роль в биологической продуктивности водохранилищ. М., 1975.
2. Заика В. Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов. Киев, 1983.
3. Заика В. Е., Макарова Н. П. Частота делящихся клеток как показатель интенсивности их размножения // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25, №5.
4. Макарова Н. П. Метод расчета времени генерации по доле делящихся микроорганизмов // Биология моря. 1975. Вып. 33.
5. Марголина Г. Л., Куклин В. В. Микробиологические процессы в зарослях высших водных растений Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976.
6. Новожилова М. И. Время генерации бактерий и продукция бактериальной биомассы в воде Рыбинского водохранилища // Микробиология. 1957. Т. 26, вып. 2.
7. Оценка качества воды по микробиологическим показателям в Рыбинском водохранилище у г. Череповца / В. И. Романенко, Л. И. Захарова, В. А. Романенко и др. // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990.
8. Романенко В. И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л., 1985.



9. Романова А. П., Зонов А. И. К определению продукции бактериальной биомассы в водоемах // ДАН СССР. 1964. Т. 158, № 1.
10. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972.
11. Anderson A., Larsson U., Hagström A. Side-selective grazing by microflagellate on pelagic bacteria // Mar. Ecology. Progr. Ser. 1986. Vol. 33, N 1.
12. Bacterioplankton in antarctic ocean waters during late austral winter abundance, frequency of dividing cells and estimates of production / R. B. Hanson, D. Shafer, T. Ryan // Appl. Environ. Microbiol. 1983. Vol. 45, N 5.
13. Hagström A., Larsson U., Hörstedt P., Normark S. Frequency of dividing cells, a new approach to the determination of bacterial growth rates in aquatic environments // Appl. Environ. Microbiol. 1979. Vol. 37, N 3.
14. Kirchman D., Ducklow H., Mitchell K. Estimates of bacterial growth from changes in uptake rates and biomass // Appl. Environ. Microbiol. 1982. Vol. 44, N 4.
15. Lovell C. R., Konopka A. Seasonal bacterial production in a dimictic lake as measured by increases in cell numbers and thymidine incorporation // Appl. Environ. Microbiol. 1985. Vol. 49, N 2.
16. Nagata T. Production rate of planktonic bacteria in the north basin of lake Biwa, Japan // Appl. Environ. Microbiol. 1987. Vol. 53, N 12.
17. Newell S. T., Christian R. R. Frequency of dividing cells as an estimator of bacterial productivity // Appl. Environ. Microbiol. 1981. Vol. 42, N 1.
18. Newell S. Y., Sherr B. F., Sherr E. B., Hallon R. D. Bacterial response to presence of eukaryote inhibitors in water from a coastal marine environment // Mar. Environ. Res. 1983. Vol. 10.
19. Simon M. Biomass and production of small and large free-living and attached bacteria in lake Constance // Limnol. and Oceanogr. 1987. Vol. 32, N 3.

УДК 593. 16 (285.2)

А. И. Копылов, И. Н. Крылова

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ПРОДУКЦИЯ ГЕТЕРОТРОФНЫХ ФЛАГЕЛЛЯТ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

Оценен уровень развития гетеротрофного нанопланктона в различных районах Рыбинского водохранилища в летний период. Получены данные о скорости размножения и продукции наногетеротрофов.

Бесцветные жгутиконосцы являются основным компонентом гетеротрофного нанопланктона, т. е. группы гетеротрофных организмов, размер которых от 2 до 20 мкм [14]. В последние годы благодаря появлению новых методов учета наногетеротрофов, в которых используется эпифлюоресцентная микроскопия [7, 8], значительно возрос интерес к роли гетеротрофных флагеллят в функционировании планктонных сообществ [5, 9, 11, 13]. В Рыбинском водохранилище, по сравнению с другими водоемами России, бесцветные жгутиконосцы изучены достаточно хорошо. Основные исследования видового состава и их количественный учет проводились в 70-е годы на 14 станциях [2—4]. Цель настоящей работы — выяснить распределение концентрации гетеротрофных флагеллят по всей акватории водохранилища, а также оценить темпы их размножения и продукцию.

В основу настоящей работы положены материалы, собранные в июле—августе 1989 г. на 25 мелководных и 46 глубоководных станциях. Для оценки обилия организмов гетеротрофного нанопланктона использовался метод эпифлюоресцентной микроскопии с применением флюорохрома акридин оранжевый [8]. В исследованиях авторов, в отличие от зарубежных, применялись ядерные фильтры отечественного производства, изготовленные в Лаборатории ядерных реакций Объединенного института ядерных исследований (г. Дубна). При проведении опытов использовались фильтры с диаметром пор 0,17 мкм, предварительно окрашенные суданом черным. Все пробы фиксировались профильтрованным через ядерный фильтр 0,17 мкм 10 %-м раствором глутаральдегида до конечной концентрации 1 %. Объем фильтруемой воды составлял 2—10 мл.



Фильтры просматривались при увеличении  $\times 1250$  (микроскоп Люмам И-1). Биомасса наногетеротрофов рассчитывались исходя из их численности и средней индивидуальной сырой массы. Организм приравнивался к близким по форме телам вращения и определялись объем, а затем масса (удельная масса принималась за 1).

Продукция гетеротрофных флагеллат с размером тела менее 10 мкм рассчитывалась [1] по формуле

$$P = B \times C \times t,$$

где  $P$  — продукция мг/м<sup>3</sup> за время  $t$ ;  $B$  — биомасса наногетеротрофов, наблюдаемая в естественных условиях, мг/м<sup>3</sup>;  $C$  — удельная продукция, вычисленная по формуле  $C = \ln 2/g$  (где  $g$  — время генерации, равное времени удвоения численности).

Время удвоения ( $T$ ) определялось в изолированных пробах воды, из которых были удалены потребители гетеротрофного наопланктона, и рассчитывалось по формуле

$$T = \lg(2t) / (\lg N_t - \lg N_0),$$

где  $N_0$  и  $N_t$  — начальная и конечная численность организмов, экз./мл;  $t$  — продолжительность опыта, ч.

Консументы наногетеротрофов изымались из воды методом обратной фильтрации через газ с размером ячеек 15 мкм. Экспериментальные сосуды экспонировались на борту судна в проточном аквариуме при температуре, близкой к естественной. Продолжительность экспериментов колебалась от 15 до 36 ч.

Анализ 150 образцов воды, отобранных на разных станциях и глубинах водохранилища, показал, что численность и биомасса гетеротрофных флагеллат варьировали от 0,5 до 18 тыс. экз./мл и от 6 до 600 мг/м<sup>3</sup> соответственно. Средний объем клетки от пробы к пробе колебался от 8 до 75 мкм<sup>3</sup>. Следует отметить, что наибольшая концентрация бесцветных флагеллат в Рыбинском водохранилище (до 110 тыс. экз./мл и 1,5 г/м<sup>3</sup>) была отмечена на поверхности воды в скоплениях пены.

В исследуемый период на мелководных и глубоководных участках плесов средние значения концентрации простейших различались незначительно, за исключением Волжского плеса, где плотность гетеротрофных флагеллат в прибрежной зоне была существенно выше, чем в открытом районе (табл. 1). Из глубоководных районов большей численностью флагеллат отличались Шекснинский плес и расширение у Борка-заповедника Моложского плеса.

Таблица 1  
Численность ( $N_\phi$ ) и биомасса ( $B_\phi$ ) гетеротрофных флагеллат на различных участках Рыбинского водохранилища

Участок	Станция	Количество станций	$N_\phi$ тыс. экз./мл	$B_\phi$ мг/м <sup>3</sup>	$N_\phi/N_\phi \cdot 10^3$	$B_\phi/B_\phi \%$
Волжский плес	Мелководная	6	4,3—11,4	65—328	1,1—2,4	8,0—39,3
	Глубоководная	4	6,9 1,9—5,7 3,2	183 47—94 63	1,6 1,4—3,5 2,6	16,5 7,6—12,7 9,6
Переборский залив	Мелководная	1	1,0	10	4,7	3,0
	Глубоководная	2	0,5	13	9,8	3,3
Главный плес	Мелководная	8	1,1—7,0	15—140	0,7—9,9	3,7—18,6
	Глубоководная	17	3,9 1,2—4,3 2,6	78 44—141 77	3,3 1,5—3,7 2,5	11,5 6,7—17,3 12,1
Моложский плес	Мелководная	4	1,1—4,3	25—99	2,3—4,9	5,8—19,7
	Глубоководная	4	2,3	55	3,7	11,8
Весьегонское расширение	Глубоководная	4	1,0—2,1	40—81	2,4—5,0	8,0—9,7
	Глубоководная	3	1,6	60	3,7	9,2
Расширение у Борка-заповедника	Глубоководная	3	3,2—8,0	81—181	1,0—1,6	8,3—12,5
	Глубоководная	6	4,8	121	1,3	11,1
Шекснинский плес	Мелководная	3	3,5—7,0	104—154	0,9—2,1	8,9—16,2
	Глубоководная	6	4,9 2,8—6,5 3,8	128 58—188 111	1,6 0,9—2,5 1,9	12,6 10,8—21,4 15,0

Примечания: 1.  $N_\phi$  и  $B_\phi$  — численность и биомасса бактериопланктона соответственно (средние для столба воды).  
2. В числителе — пределы колебания, в знаменателе — среднее значение.



Таблица 2

Вертикальное распределение численности ( $N$ ) и биомассы ( $B$ ) бактериопланктона и бесцветных жгутиконосцев в 1989 г.

Плес, станция	Дата	Горизонт, м	Бактерии		Гетеротрофные флагаеллы	
			$N$ млн экз. мл	$B$ мг/м <sup>3</sup>	$N$ тыс. экз. мл	$B$ мг/м <sup>3</sup>
Волжский, Молога	13/VII	0	12,0	770	2,7	81
		3	10,8	544	1,6	37
		6	7,2	551	0,5	18
		9	5,6	595	5,9	71
	3/VIII	13	4,9	362	1,1	15
		0	8,2	781	3,2	100
		5	12,8	1546	2,6	492
Главный, вход в Шекснинскую горловину	15/VII	11	13,3	2870	6,5	201
		0	9,8	763	1,6	71
		3	5,2	214	0,5	7
		6	9,9	997	3,8	87
		9	5,0	212	1,6	27
Главный, Брейтово	19/VII	12	6,3	471	2,1	39
		0	4,1	783	5,9	160
		3	7,9	1307	1,9	45
		6	7,5	1001	1,6	123
Шекснинский, Васильево	30/VII	8	4,5	658	1,6	78
		0	6,5	1111	4,3	173
		3	4,9	958	3,8	91
		6	6,1	1386	4,3	173
Моложский (расширение у Борка-заповедника)	17/VII	11	4,2	742	0,5	18
		0	3,5	737	1,0	45
		3	10,0	1561	11,7	235
		6	8,0	977	8,6	207
		9	8,8	1144	6,5	155

Высокая концентрация простейших отмечалась в северной и западной частях Главного плеса. Низким содержанием бесцветных жгутиконосцев в планктоне отличался Переборский залив Волжского плеса. Отношение численности бактериопланктона к численности гетеротрофных флагаелл для глубоководных районов исследуемых плесов находилось в пределах  $(1,3-9,8) \cdot 10^3$ , причем в водах с более высоким уровнем трофности это отношение оказалось более низким. Биомасса наногетеротрофов в среднем для всех исследуемых глубоководных станций составила 10 % суммарной биомассы бактериопланктона. Это говорит о том, что в таких водах планктонные бактерии могут удовлетворять пищевые потребности фаготрофного нанопланктона.

Вертикальное распределение гетеротрофных флагаелл в большинстве случаев было неравномерным и, по-видимому, определялось как характером распределения бактериопланктона (табл. 2), так и их основных потребителей: инфузорий, коловраток, ветвистоусых рачков. Максимум концентрации наногетеротрофов, как правило, был связан с высокой концентрацией бактериопланктона.

Распределение гетеротрофных флагаелл в мелководной зоне водохранилища было более неравномерным, чем в открытых районах (см. табл. 1).

Особенно это характерно для Главного плеса, где крайние значения численности и биомассы наногетеротрофов отличались в 6 и 9 раз соответственно. Минимальная концентрация была зарегистрирована в Переборском (Волжский плес) и Сбросном (Главный плес) заливах. Более высокая концентрация чаще всего наблюдались в прибрежных водах, прилегающих к населенным пунктам, в заливах с развитой высшей водной растительностью. Большинство станций, где биомасса гетеротрофных флагаелл превышала 100 мг/м<sup>3</sup>, находились в Волжском и Шекснинском плесах. Здесь отношение численности бактериопланктона к численности гетеротрофного нанопланктона было в 2—3 раза ниже, чем в мелководных зонах других плесов. Биомасса наногетеротрофов в среднем для всех исследованных мелководных станций составляла 14 % суммарной биомассы бактериопланктона.

Результаты измерений концентрации гетеротрофных флагаелл в прибрежных водах, прилегающих к устьям рек, приводятся

Таблица 3

Численность ( $N_{\phi}$ ) и биомасса ( $B_{\phi}$ ) гетеротрофных флагаелл в устьях рек, впадающих в Рыбинское водохранилище, в 1989 г.

Река	Дата	Глубина станции, м	$N_{\phi}$ тыс. экз. мл	$B_{\phi}$ мг/м <sup>3</sup>	$N_{\phi}/N_{\phi} \cdot 10^3$	$B_{\phi}/B_{\phi}$ %
Чеснава	16/VII	2,5	1,1	15	5,8	1,8
Себла	17/VII	12,0	3,9	70	1,2	9,4
Кесьма	18/VII	7,0	1,1	45	3,6	7,0
Сить	19/VII	4,0	5,4	227	2,0	9,8
Ухра	23/VII	5,0	4,3	50	1,9	8,6
Молога	26/VII	5,0	1,6	37	3,3	13,1
Кондоша	29/VII	3,6	1,1	15	5,5	3,4
Мякса	30/VII	2,5	18,3	312	0,5	32,8
Согожа	2/VIII	3,0	5,4	216	1,0	26,7
Кошта	28/VII	5,0	13,2	372	0,6	34,7

Примечание.  $N_{\phi}$  и  $B_{\phi}$  — численность и биомасса бактериопланктона соответственно (средние для столба воды).



Таблица 4

Скорость размножения и продукция гетеротрофных флагеллят в поверхностном горизонте в летний период 1989 г.

Станция	Дата	Температура, °C	Численность, тыс. экз./мл	Биомасса, мг/м <sup>3</sup>	Время генерации, ч	Удельная продукция, ч <sup>-1</sup>	Часовая продукция, мг/м <sup>3</sup>	Часовой рацион (C <sub>ф</sub> ), мг/м <sup>3</sup>	C <sub>ф</sub> /P <sub>6</sub> %
Переборский залив	14/VII	21,7	2,2	28,1	34,0	0,020	0,56	1,70	6,1
Устье р. Чеснавы	16/VII	23,1	1,1	15,1	8,7	0,079	1,19	3,61	7,2
Расширение у Борка-заповедника	16/VII	22,0	1,1	45,3	13,0	0,053	2,40	7,27	22,9
У д. Измайлово	23/VII	20,8	5,4	97,2	16,4	0,042	4,08	12,36	25,7
Устье р. Ухры	23/VII	21,0	6,5	90,7	55,9	0,012	1,09	3,30	22,4
Буй 124	26/VII	18,4	1,1	70,1	28,6	0,024	1,68	5,09	34,2
Буй 130	26/VII	19,6	2,1	49,6	22,3	0,031	1,54	4,67	25,8
Устье р. Мологи	26/VII	20,2	3,2	136,0	25,4	0,027	3,67	11,12	47,5
Торово	29/VII	21,2	12,9	375,8	103,5	0,007	2,63	7,97	80,5
Устье р. Кондоши	29/VII	21,0	1,1	15,1	13,8	0,050	0,75	2,27	16,2
Каргач	29/VII	21,4	4,3	146,8	28,2	0,024	3,52	10,66	58,6
Любеч	30/VII	20,8	10,8	302,4	34,6	0,020	6,05	18,33	80,4
Русловая станция между д. Захарино и Гаютино	1/VIII	21,4	4,3	142,5	74,2	0,009	1,28	3,88	20,7
У д. Бабино	1/VIII	26,2	4,3	133,9	18,4	0,037	4,95	15,09	52,3
У д. Захарино	1/VIII	22,3	1,1	8,6	22,9	0,030	0,26	0,79	2,8

Примечание. P<sub>6</sub> — часовая бактериальная продукция.

в табл. 3. Поступающие в водохранилище воды рек Согожа, Сить и Мякса способствовали интенсивному развитию гетеротрофных жгутиконосцев, биомасса которых в этих участках составляла 9,8—32,8 % общей биомассы бактериопланктона. Обращают на себя внимание высокая концентрация гетеротрофных флагеллят в устье р. Кошты, расположенной в черте г. Череповца. В остальных случаях изученные районы впадения рек по обилию исследуемых простейших мало отличались от окружающих их водных масс.

Характер распределения наногетеротрофов по акватории Рыбинского водохранилища определялся в значительной степени пространственными колебаниями биомассы планктонной микрофлоры, являющейся основным источником пищи исследуемых простейших. Авторами установлено, что в пределах всей акватории Рыбинского водохранилища между биомассой гетеротрофного нанопланктона и биомассой бактериопланктона существовала прямая зависимость ( $r=0,66$ ), которая описывается уравнением  $y = 0,136X - 4,21$ .

Время удвоения гетеротрофных флагеллят размером менее 10 мкм находилось в пределах от 8,7 до 103,5 ч (табл. 4), т. е. скорость их размножения была соизмерима со скоростью размножения бактериопланктона. Часовая продукция изменялась от 0,26 до 6,5 мг/м<sup>3</sup>. Если допустить, что коэффициент использования потребленной пищи на рост у популяций бесцветных жгутиконосцев равен 33 % [10], то ориентировочно получаем, что в исследуемый период их часовой рацион составлял 0,79—18,33 мг/м<sup>3</sup>. Часовая продукция бактериопланктона на данных станциях изменялась от 9,9 до 50,4 мг/м<sup>3</sup>. Расчеты показали, что гетеротрофные флагелляты при наблюдаемых биомассах и темпах роста должны потреблять от 2,8 до 80,5 % (в среднем для 15 станций 34 %) часовой бактериальной продукции. Кроме того, на гетеротрофных флагеллят приходится от 8,8 до 100 % (в среднем для 15 станций 59 %) общего потребления микрофлоры планктонными организмами. Значительное выедание бактериальной продукции гетеротрофными флагеллятами обнаружено и в других пресных водоемах [6, 12, 15].

Таким образом, результаты настоящей работы характеризуют гетеротрофных флагеллят как важный компонент планктонного сообщества Рыбинского водохранилища, принимающий активное участие в утилизации бактериопланктона.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Гак Д. З. Бактериопланктон и его роль в биологической продуктивности водохранилищ. М., 1975.
2. Жуков Б. Ф. Бесцветные жгутиконосцы в планктоне Рыбинского водохранилища // Гидробиол. журн. 1973. Т. 9, вып. 6.



# КАЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЛАНКТОННЫХ ИНFUЗИРИЙ

Изучен видовой состав и сезонная динамика численности и биомассы планктонных инфузий на мелководных и глубоководных станциях Рыбинского водохранилища в 1987—1989 гг. Наибольшие количественные показатели уровня развития данных организмов принадлежат Волжскому плесу, наименьшие — Главному. По степени органического загрязнения водохранилище соответствует  $\beta$ -мезосапробному классу.

Планктонные инфузии — важный компонент планктонного сообщества пресноводных водоемов. Особая роль этих простейших состоит в том, что они служат промежуточным звеном между фито- и бактериопланктоном и более крупными консументами — зоопланктоном, личинками рыб. Кроме того, цилиаты очень чувствительны к любым изменениям в состоянии среды обитания, что ставит их в число наиболее ценных индикаторов при выявлении уровня антропогенного загрязнения природных вод [6, 9].

Первые сведения о видовом составе и сезонном развитии планктонных инфузий в Рыбинском водохранилище содержатся в работе Э. Д. Мордухай-Болтовской, относящейся к середине 60-х годов [8]. Некоторые данные по численности этой группы организмов имеются в работе Ю. И. Сорокина [11]. Наиболее подробно планктонные инфузии изучены Н. В. Мамаевой [5, 7], которая приводит видовой состав, численность планктонных инфузий, их сезонное распределение, данные по экологии некоторых массовых видов.

В 1987—1988 гг. наблюдения за развитием планктонных инфузий Рыбинского водохранилища проводились на 10 станциях в Шекснинском плесе; в 1988—1989 гг. — на 6 стандартных станциях (Коприно, Молога, Наволок, Измайлово, Средний Двор, Брейтово) в центральной части водохранилища. В июле 1989 г. исследовались видовой состав, численность и биомасса планктонных инфузий на 76 станциях, расположенных в мелководных и открытых участках Рыбинского водохранилища практически по всей его акватории (Волжский, Главный, Моложский и Шекснин-

3. Жуков Б. Ф. Зоофлагелляты в планктоне Волжских водохранилищ // Биология, морфология и систематика водных организмов. Л., 1976.
4. Жуков Б. Ф. О роли бесцветных жгутиконосцев в биологии водоемов // Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Листвничное на Байкале; Иркутск, 1973.
5. Копылов А. И., Сажин А. Ф. Гетеротрофный нано- и микропланктон в районах крупных морских портовых городов // Океанология. 1988. Т. 28, вып. 3.
6. Bloem J., Bar-Gilissen M. J. Bacterial activity and protozoan grazing potential in a stratified lake // Limnol. and Oceanogr. 1989. Vol. 34, N 2.
7. Caron D. A. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton using epifluorescence microscopy and comparison with other procedures // Appl. Environ. Microbiol. 1983. Vol. 46, N 2.
8. Davis P. G., Sieburth J. McN. Differentiation of phototrophic and heterotrophic nanoplankton population in marine waters by epifluorescence microscopy // Ann. Inst. Oceanogr. 1982. Vol. 58.
9. Davis P. G., Caron D. A., Johnson P. W., Sieburth J. McN. Phototrophic and apochlorotic components of picoplankton and nanoplankton in the North Atlantic: geographic, vertical, seasonal and diel distributions // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1985. Vol. 21.
10. Fenchel T. Ecology of heterotrophic microflagellates. II. Bioenergetics and growth // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1982. Vol. 8.
11. Linley E. A. S., Newell R. C., Lucas M. I. Quantitative relationships between phytoplankton, bacteria and heterotrophic microflagellates in shelf waters // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1983. Vol. 12.
12. Sanders R. W., Porter K. G., Bennett S. J., Debiase A. E. Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers and cladocerans in a freshwater planktonic community // Limnol. and Oceanogr. 1989. Vol. 34, N 4.
13. Sherr B. F., Sherr E. B., Berman T. Grazing, growth, and ammonium excretion rates of a heterotrophic microflagellate fed with four species of bacteria // Appl. Environ. Microbiol. 1983. Vol. 45, N 4.
14. Sieburth J. McN., Smetacek V., Lenz J. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions // Limnol. and Oceanogr. 1978. Vol. 23, N 3.
15. Tranvik L. J. Bacterioplankton growth, grazing mortality and quantitative relationship to primary production in a humic and a clearwater lake // J. Plankton Res. 1989. Vol. 11, N 5.



ский плесы). Вода отбиралась литровым батометром от поверхности до дна, затем интегрированная проба объемом 50 мл обрабатывалась без предварительного концентрирования. Инфузории просчитывались в живом состоянии в камере Богорова под бинокляром, мелкие формы изучались под микроскопом. Далее рассчитывалось количество организмов в 1 м<sup>3</sup>. Видовая принадлежность инфузорий устанавливалась по определителю Калля [12].

Сапробность водоема по составу простейших определялась по таблицам Сладечека [14]. Расчет производился по формуле из работы [13]

$$S = \sum sn / \sum n,$$

где  $S$  — суммарный индекс сапробности,  $s$  — индекс сапробности для отдельного вида,  $n$  — численность отдельного вида.

Качественный состав. За период наблюдений в пелагиали водохранилища зарегистрировано 45 видов инфузорий, относящихся к 3 классам. *Polyhymenophora* составлял 38 %, *Oligohymenophora* — 29 %, *Kinetofragminophora* — 33 % общего количества обнаруженных видов.

Класс *Kinetofragminophora* de Puytorae et. al.

*Askenosia volvox* Clap et L.

*Bursella spumosa* Schmidt

*Coleps hirtus* Nitzsch

*Cyclotrichium viride* Gajew.

*Didinium balbiani* Fabre-Dow.

*Didinium nasutum* O. F. Müll.

*Dileptus anser* O. F. Müll.

*Enchelis* sp.

*Holophrya discolor* Ehrb.—Bloch.—Schew.

*Lacrymaria pupula* O. F. Müll.

*Litonotus fasciola* Ehrb.—Wrz.

*Mesodinium pulex* Clap. et L.

*Nassula aurea* Ehrb.

*Paradileptus elephantinus* Svec.

*Paradileptus conicus* Wenrich

*Phascolodon vorticella* Stein

*Urotricha pelagica* Kahl.

Класс *Oligohymenophora* de Puy. torae et al.

*Astylozoon pyriforme* Schew.

*Carchesium pectinatum* Zach.

*Epistylis rotans* Svec.

*Frontonia acuminata* Ehrb.

*Frontonia atra* Ehrb.

*Frontonia* sp.

*Marituja pelagica* Gajew.

*Paramecium bursaria* (Ehrb.) Focke

*Pleuronema coronatum* Kent

*Stokesia vernalis* (Wang) Wenzich

*Vorticella anabaena* Still

*Vorticella natans* Faure—Fr.

*Vorticella sphaerica* d'Udekem

Класс *Polyhymenophora* Jank.

*Bursaria truncatella* O. F. Müll.

*Codonella cratera* Leidy

*Condyllostoma vorticella* Ehrb.

*Halteria grandinella* O. F. Müll.

*Stentor polymorphus* (Müll.)—Ehrb.—Stein.

*Stentor roeseli* Ehrb.

*Strombidium velox* Faure—Fr.

*Strombidium viride* Stein

*Strombidium viride* Stein f. *pelagica* Kahl.

*Stylonichia mytilus* Ehrb.

*Tintinnidium fluviatile* Stein.

*Tintinnidium fluviatile* Stein f. *cylindrica* Gajew.

*Tintinnidium fluviatile* Stein f. *minima*

*Tintinnopsis cylindrata* Kaf.—Cam.

*Oxytricha pelionella* Müll.—Stein

*Tintinnidium fluviatile*, *Codonella cratera*, *Strombidium viride*, *Strombidium velox* постоянно встречались в планктоне и достигали значительного развития. Редко и в незначительных количествах отмечены *Paradileptus conicus*, *Epistylis rotans*, *Stentor polymorphus*, *Condyllostoma vorticella*.

Сезонная динамика. В апреле—мае 1989 г. проводились наблюдения за развитием планктонных инфузорий на мелководье у пгт Борок. В середине апреля при температуре воды 2 °С сообщество планктонных цилиат было представлено видами *Marituja pelagica*, *Astylozoon pyriformis*, *Cyclotrichium vorticella*, *Stokesia vernalis*, *Didinium balbiani*. Их суммарная численность и биомасса изменялись от 1,8 до 3,8 млн экз./м<sup>3</sup> и 0,9—1,8 г/м<sup>3</sup> соответственно. При прогреве воды до 10 °С в планктоне появились *Paradileptus elephantinus*, *Bursella spumosa*, *Nassula aurea* и др. Концентрация отдельных видов в это время достигала больших значений: *Marituja pelagica* — 2,5 млн экз./м<sup>3</sup> и 0,75 г/м<sup>3</sup>, *Cyclotrichium pyriformis* — 2 млн экз./м<sup>3</sup> и 0,8 г/м<sup>3</sup>, *Tintinnidium fluviatile* — 12 млн экз./м<sup>3</sup> и 0,7 г/м<sup>3</sup>. Максимальные значения общей численности и биомассы цилиат составляли 16 млн экз./м<sup>3</sup> и 5 г/м<sup>3</sup> соответственно. Массовому развитию инфузорий на мелководье способствовало обилие пищи и запаз-



дывание в развитии метазойного зоопланктона, т. е. инфузории ранней весной не имели существенных конкурентов в питании и не подвергались значительному выеданию [5]. К началу июня массовыми видами планктона мелководий оказались *Strombidium viride*, *Strobilidium velox*, кроме того, появились *Epistylis rotans*, *Vorticella anabaena*. Общее количество цилиат заметно снизилось: 0,3—2,0 млн экз./м<sup>3</sup> и 0,03—0,50 г/м<sup>3</sup>.

Изменения видового состава и концентрация цилиат в течение безледоставного периода изучались в Волжском плесе на ст. Коприно, расположенной в южной части плеса, и на ст. Молога, удаленной от берегов. В мае на обеих станциях зарегистрировано 12 видов инфузорий. Преимущественно встречались *Tintinnidium fluviatile*, *Stokesia vernalis*, *Bursella spumosa*, *Paradileptus elephantinus*. В летний период наиболее массовыми видами были *Codonella cratera*, *Vorticella anabaena*, *Tintinnidium fluviatile*. В июне—июле на ст. Коприно число обнаруженных видов снизилось до 5, а плотность инфузорий уменьшилась с 1 до 0,3 млн экз./м<sup>3</sup> (табл. 1). В то же время на открытом участке плеса, за счет появления теплолюбивых форм, численность цилиат возросла с 0,5 до 1,5 млн экз./м<sup>3</sup>. В сентябре—октябре как число видов (2—4 вида), так и концентрация инфузорий на исследуемых станциях резко снизились. Таким образом, характер развития инфузорий на ст. Коприно и на мелководье был схожим, т. е. максимальное число видов и максимальная численность приходилась на весеннее время. Ход развития данных ор-

Таблица 1

Численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>, числитель) и биомасса (мг/м<sup>3</sup>, знаменатель) инфузорий на стандартных станциях в 1988 г.

Станция	Май	Июнь	Июль	Сентябрь	Октябрь	Средняя
Коприно	$\frac{983}{209}$	$\frac{792}{69}$	$\frac{346}{17}$	$\frac{82}{6}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{440}{60}$
Молога	$\frac{510}{152}$	$\frac{297}{23}$	$\frac{1400}{76}$	$\frac{247}{16}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{490}{54}$
Наволоки	$\frac{215}{53}$	$\frac{33}{2}$	$\frac{1039}{61}$	$\frac{66}{3}$	$\frac{132}{7}$	$\frac{297}{25}$
Измайлово	$\frac{158}{25}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{940}{43}$	$\frac{66}{7}$	$\frac{66}{3}$	$\frac{242}{16}$
Средний Двор	$\frac{412}{90}$	$\frac{66}{3}$	$\frac{2095}{112}$	$\frac{266}{20}$	$\frac{33}{2}$	$\frac{574}{45}$
Брейтово	$\frac{368}{116}$	$\frac{594}{109}$	$\frac{198}{39}$	$\frac{363}{18}$	$\frac{99}{5}$	$\frac{324}{57}$

ганизмов на ст. Молога был таким же, как в открытых районах водохранилища, т. е. летом видовое разнообразие и плотность инфузорий выше, чем весной.

Развитие инфузорий изучалось и в центральной части Главного плеса на станциях Наволоки, Измайлово, Средний Двор, а также на ст. Брейтово, расположенной у западного побережья водохранилища. На этих станциях зарегистрировано 8 видов. Во все сезоны преобладали *Tintinnidium fluviatile*, *Strombidium viride*, *Codonella cratera*. В отличие от Волжского плеса, здесь весной встречалось всего 2—4 вида, чаще *Stokesia vernalis*, *Bursella spumosa*. Наибольшее видовое разнообразие отмечалось в летний период. Максимальные численность и биомасса планктонных цилиат на станциях в центральной части Главного плеса зарегистрированы в июле. Тогда как на ст. Брейтово более высокие концентрации были приурочены к маю—июню (см. табл. 1). При сравнении данных автора о численности и биомассе планктонных инфузорий центральной части Рыбинского водохранилища с результатами, полученными Н. В. Мамаевой в 1971 г. [5], оказалось, что средняя численность инфузорий отличается незначи-

Таблица 2

Численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>, числитель) и биомасса (мг/м<sup>3</sup>, знаменатель) планктонных инфузорий в Волжском плесе и Центральной части водохранилища

Месяц	Волжский плес (у д. Коприно)			Центральная часть водохранилища		
	1971 г.	1988 г.	1989 г.	1971 г.	1988 г.	1989 г.
Май	$\frac{3935}{587}$	$\frac{983}{209}$	$\frac{440}{220}$	—	$\frac{332}{87}$	$\frac{383}{79}$
Июнь	$\frac{1872}{221}$	$\frac{792}{69}$	—	$\frac{43}{4}$	$\frac{198}{41}$	—
Июль	$\frac{2613}{127}$	$\frac{346}{17}$	$\frac{1165}{77}$	$\frac{1000}{253}$	$\frac{1134}{66}$	$\frac{351}{22}$
Август	$\frac{692}{67}$	—	$\frac{550}{24}$	$\frac{213}{269}$	—	$\frac{170}{11}$
Сентябрь	$\frac{312}{21}$	$\frac{82}{6}$	$\frac{66}{3}$	$\frac{162}{31}$	$\frac{201}{12}$	$\frac{46}{2}$
Октябрь	$\frac{90}{24}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{66}{3}$	$\frac{100}{20}$	$\frac{66}{3}$	$\frac{15}{0,6}$
Средняя	$\frac{1586}{173}$	$\frac{441}{60}$	$\frac{457}{63}$	$\frac{303}{115}$	$\frac{386}{42}$	$\frac{193}{23}$



тельно, но биомасса в 1988 г. была ниже в 2,5—5,0 раз (табл. 2). В настоящее время в планктоне открытой части водохранилища не встречаются такие крупные формы, как *Amphileptus trachelioides*, *Phascolodon vorticella*, *Bursaridium pseudobursaria*, поэтому их отсутствие существенно влияет на общую биомассу инфузорий.

Планктонные инфузории Шекснинского плеса исследовались на глубоководных станциях Карагач, Любец, Васильево и Мякса в 1987—1988 гг. Данный район водохранилища подвержен значительному влиянию крупного промышленного центра г. Череповца. Кроме того, зимой 1987 г. на очистных сооружениях города произошла авария, и водные массы Шекснинского плеса длительное время находились под воздействием разного рода промышленно-бытовых сбросов. Видовой состав планктонных инфузорий был беден (18 видов). В мае наиболее массовый вид — *Tintinnidium fluvatile*, а в июле, особенно в годы с высокой температурой воды, значительное развитие получила инфузория *Vorticella anabaena*. В сентябре этот вид полностью исчез из планктона. Наибольшие концентрации цилиат на исследуемых станциях как в 1987 г., когда температура воды была довольно низкой, так и в 1988 г., когда отмечалась аномально высокая температура воды, были зарегистрированы в июле (табл. 3).

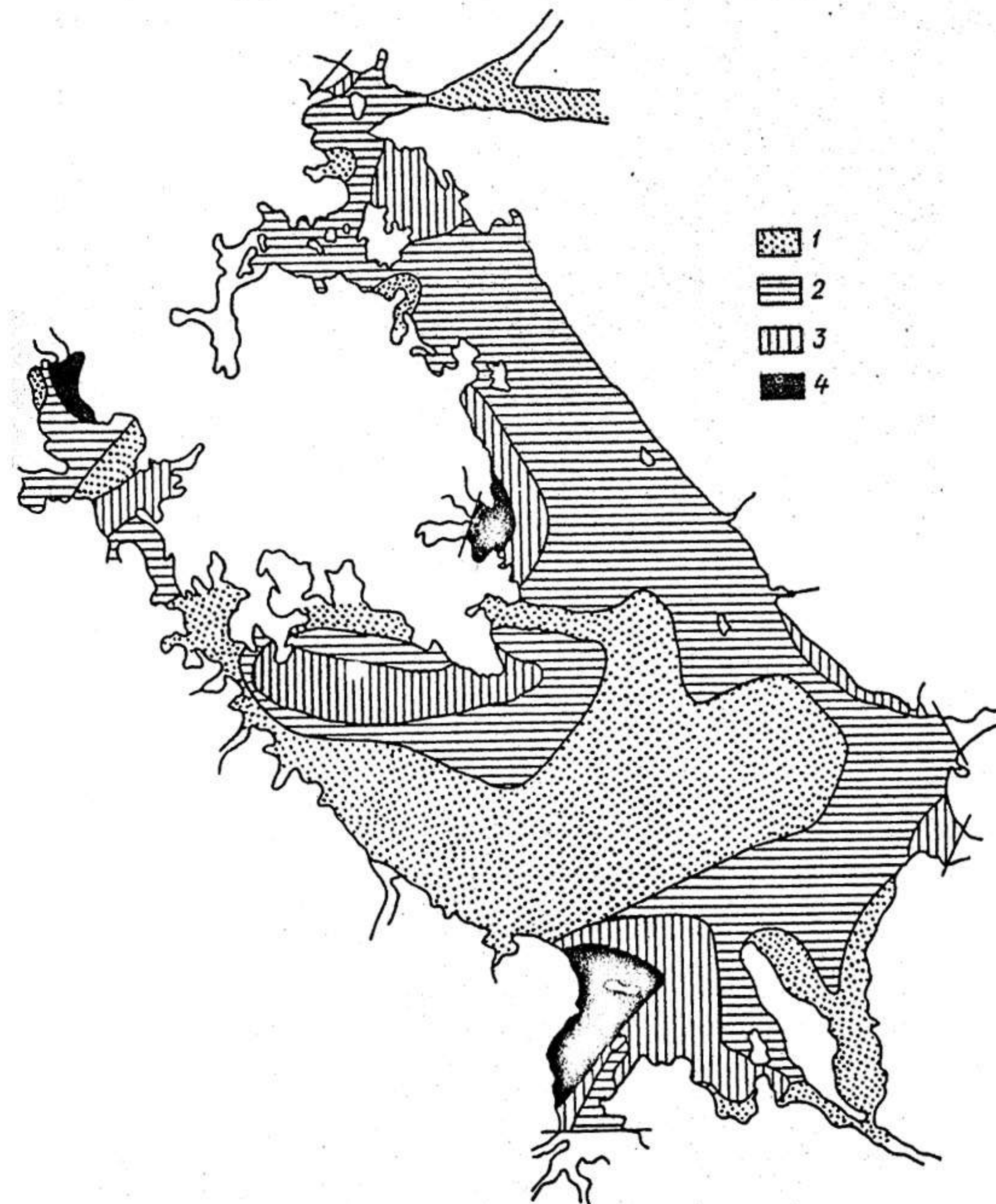
Таблица 3

Численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>) планктонных инфузорий в Шекснинском плесе в 1987—1988 гг.

Месяц	Температура ра воды, °С	Станция			
		Карагач	Любец	Васильево	Мякса
1987 г.					
Май	10,0—13,6	99	106	178	303
Июль	14,8—16,5	363	146	233	267
Сентябрь	8,0—10,0	86	185	164	149
1988 г.					
Май	7,0—10,7	39	270	343	204
Июль	23,0—25,0	263	152	993	201
Сентябрь	11,6—13,2	46	53	400	235

Таким образом, сезонные изменения видового состава планктонных инфузорий, наблюдаемые в различных плесах водохранилища, происходили примерно одинаково. Для ранневесеннего пе-

риода при прогреве воды до 2 °С характерны *Maritruja pelagica*, *Astylozoon pyriformis*, *Cyclotrichium vorticella*. Позже, при температуре воды 8—10 °С, появлялись крупные формы *Bursella spumosa*, *Paradileptus elephantinus*, *Stokesia vernalis*. Летом видовой состав меняется. Он представлен комплексом эвритермных и теплолюбивых форм: *Tintinnidium fluvatile*, *Strombidium viride*,



Распределение биомассы планктонных инфузорий по акватории Рыбинского водохранилища, мг/м<sup>3</sup>. 1—< 50, 2—50—100, 3—100—200, 4—> 200.



*Strobilidium velox*, *Paradileptus conicus*, *Epistylis rotans*, *Vorticella anabaena*. Осенью продолжают развиваться эвритермные и некоторые теплолюбивые формы, кроме того, вновь появляются холодолюбивые цилиаты *Stokesia vernalis*, *Phascolodon vorticella*. Видовой состав планктонных цилиат в прибрежных районах весной разнообразнее, в этот же период отмечались максимальные значения численности и биомассы инфузорий. В открытых районах водохранилища наибольшего развития исследуемые простейшие достигали в июле.

Распределение по акватории водохранилища. В июле 1989 г. определение концентрации инфузорий на 30 мелководных и 45 глубоководных станциях выявило значительную неоднородность распределения исследуемых простейших по акватории водохранилища (см. рисунок). Максимальные показатели численности (9 млн экз./м<sup>3</sup>) и биомассы (700 мг/м<sup>3</sup>) наблюдались в Волжском плесе у д. Сыоево. Минимальные значения численности (70 тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомассы (3 мг/м<sup>3</sup>) были зарегистрированы на ст. Волковский ручей. Планктонные цилиаты чаще всего были более многочисленны в водах, прилегающих к населенным пунктам, мелководными заливами, устьями рек. Низким содержанием исследуемых простейших отличались станции, расположенные в центральной части Главного плеса, в устье р. Чеснава, на ряде станций Моложского плеса (русловые станции у д. Противье и у Восьегогонского расширения).

Средние для каждого плеса значения плотности и биомассы инфузорий для мелководных станций находились в пределах от 1,0 до 2,3 млн экз./м<sup>3</sup> и от 70 до 154 мг/м<sup>3</sup>, а для глубоководных станций — от 0,8 до 1,2 млн экз./м<sup>3</sup> и от 60 до 92 мг/м<sup>3</sup>.

Среди исследованных плесов наибольшие количественные показатели уровня развития инфузорий принадлежали Волжскому плесу, наименьшие — Главному (табл. 4), а более разнообразный видовой состав наблюдался в Моложском плесе.

Инфузории — показатель загрязнения водохранилища. Расслаивая данными о развитии инфузорий — индикаторов сапробности в Рыбинском водохранилище, автор попытался оценить степень его органического загрязнения. Из 45 обнаруженных в водоеме видов 25 являются показателем разных степеней сапробности. Анализ видового состава и численности индикаторных видов в июле 1989 г. показал, что средний индекс сапробности на разных участках водохранилища колебался от 1,4 до 2,9. Наиболее высокие значения биологической сапробности отмечались у Шумаровского острова, в Югском заливе, у буя Ю-4 (Волжский плес), у населенных пунктов Захарино и Гаютино, в устьях рек Чеснавы и Согожи (Главный плес), в Мшичинском заливе и вы-

Таблица 4

Видовой состав, средняя численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>, числитель) и биомасса (мг/м<sup>3</sup>, знаменатель) планктонных инфузорий в плесах водохранилища в июле 1989 г.

Вид	Волж- ский	Главный	Молож- ский	Шекс- нинский
<i>Tintinnidium fluviatile</i>	$\frac{236}{12}$	$\frac{367}{18}$	$\frac{563}{28}$	$\frac{770}{38}$
<i>Strombidium viride</i>	$\frac{380}{19}$	$\frac{147}{7}$	$\frac{94}{5}$	$\frac{178}{9}$
<i>Strobilidium velox</i>	$\frac{247}{74}$	$\frac{71}{21}$	$\frac{82}{25}$	$\frac{73}{22}$
<i>Tintinnopsis cylindrata</i>	$\frac{607}{6}$	$\frac{103}{1}$	$\frac{5}{0,05}$	$\frac{7}{0,06}$
<i>Codonella cratera</i>	$\frac{115}{6}$	$\frac{141}{7}$	$\frac{59}{3}$	$\frac{112}{6}$
<i>Coleps hirtus</i>	$\frac{20}{0,5}$	$\frac{80}{2}$	$\frac{86}{2}$	$\frac{4}{0,1}$
<i>Paradileptus conicus</i>	$\frac{4}{4}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{10}{10}$	$\frac{2}{2}$
<i>Vorticella anabaena</i>	$\frac{4}{0,02}$	$\frac{57}{2}$	$\frac{3}{0,1}$	$\frac{64}{2,6}$
<i>V. sphaerica</i>	$\frac{2}{0,02}$	$\frac{2}{0,02}$	$\frac{97}{0,9}$	—
<i>Epistylis rotans</i>	—	—	$\frac{26}{1,6}$	—
<i>Stokesia vernalis</i>	—	—	$\frac{5}{2}$	—
<i>Stentor polymorphus</i>	—	—	$\frac{2}{6}$	—
<i>Condilostoma vorticella</i>	—	—	$\frac{2}{3}$	—
Всего	$\frac{1615}{122}$	$\frac{972}{62}$	$\frac{1034}{87}$	$\frac{1210}{79}$



ше устья р. Себлы (Моложский плес), у г. Череповца, в устье р. Мяксы (Шекснинский плес).

При сравнении результатов исследований, полученных в 1989 г. и в предыдущие годы, не обнаружено заметного повышения биологической сапробности открытой части водохранилища:

Год	Весна	Лето	Осень	Средняя
1971	1,48	1,40	1,80	1,56
1988	1,70	1,67	1,40	1,59
1989	1,60	1,64	1,61	1,61

В целом соотношение инфузорий — индикаторов сапробности показывает, что по степени органического загрязнения открытая часть Рыбинского водохранилища соответствует  $\beta$ -мезосапробному классу.

Более значительное развитие инфузорий *Tintinnidium fluviatile*, являющихся наиболее показательным видом — индикатором олиго- и  $\beta$ -мезосапробных вод в Шекснинском плесе в 1989 г., по сравнению с 1987—1988 гг., а также невысокие значения показателей сапробности свидетельствуют об улучшении качества воды в данном районе водохранилища (табл. 5).

Таблица 5

Численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>) и сапробность планктонных инфузорий и численность *Tintinnidium fluviatile* в Шекснинском плесе в июле 1987 (числитель) и 1989 гг. (знаменатель)

Место отбора проб	Численность инфузорий	Численность <i>Tintinnidium fluviatile</i>	Сапробность
д. Кабачино	90/198	27/66	1,80/1,95
Устье р. Ягорбы	53/132	33/66	1,63/1,70
Устье р. Кошты	281/891	14/66	2,26/1,52
д. Торово	—/2904	—/2640	—/1,44
Остров Ваганиха	—/891	—/594	—/1,58
Остров Карагач	363/495	53/264	2,34/1,58
Ст. Любец	146/3036	133/1650	1,46/1,60
д. Вычелово (мелководье)	—/2584	—/1584	—/1,62
ч. Васильево (русло)	233/1023	173/726	1,43/1,46
д. Васильево (мелководье)	—/429	—/66	—/1,81
д. Мякса (русло)	267/1221	240/1188	1,43/1,42
д. Мякса (мелководье)	—/1287	—/165	—/2,55

Инфузории как компонент планктонного сообщества. Представление о роли инфузорий в общей структуре планктонного сообщества Рыбинского водохранилища дает рассмотрение данных о соотношении их биомассы с количеством других компонентов планктона (табл. 6). Принималось, что энергетический эквивалент массы тела (кал/мг сырой массы) у бактерий, водорослей, гетеротрофных флагеллят равен 1, у инфузорий — 0,8, основной

Таблица 6

Соотношение биомассы инфузорий с количеством других компонентов планктона

Район водохранилища	Станция	Число станций	$V_{\text{и}}$ кал/м <sup>3</sup>	$V_{\text{и}}/V_{\text{ф}}$ %	$V_{\text{и}}/V_{\text{б}}$ %	$V_{\text{и}}/V_{\text{с}}$ %
Волжский плес	Глубоководная	3	72—123 103	1,2—6,0 4,2	10,9—16,6 17,9	0,9—2,5 1,9
			66—586 213	2,0—14,8 5,7	9,4—32,8 18,6	1,5—9,4 3,7
Югорский залив	Глубоководная Мелководная	1 1	119 2	5,3 0,1	16,7 0,1	2,9 0,04
Переборский залив	Глубоководная Мелководная	2 1	82 14	5,2 1,5	12,3 3,4	1,7 0,3
Главный плес	Глубоководная Мелководная	7 5	13—56 40 24—216 105	1,0—3,8 1,9 1,1—3,7 2,3	1,7—9,4 5,9 2,2—28,3 12,3	0,4—2,0 1,0 0,5—2,7 1,6
Приплотинный участок	Глубоководная Мелководная	1 2	10 16	0,4 0,5	2,0 1,9	0,3 0,3
Шекснинский плес	Глубоководная Мелководная	6 2	49—334 117 47	0,4—4,4 1,8 0,7	6,2—31,0 13,7 4,6	0,5—3,2 1,2 0,4



Район водохранилища	Станция	Число станций	$V_n$ кал/м <sup>3</sup>	$V_n/V_\phi$ %	$V_n/V_6$ %	$V_n/V_3$ %	$V_n/V_c$ %
У г. Череповца	Глубоководная	1	74	1,3	6,9	20	1,0
Моложский плес	Глубоководная	5	$\frac{5-142}{47}$	$\frac{0,1-1,4}{0,6}$	$\frac{0,3-22,7}{7,4}$	$\frac{0,5-9,6}{4,0}$	$\frac{0,1-1,0}{0,5}$
	Мелководная	2	76	0,9	12,5	12,3	0,7
Мшичинский залив	Мелководная	1	110	0,5	6,0	8,4	0,4

Примечания: 1.  $V_\phi$  — биомасса фитопланктона [3],  $V_6$  — биомасса бактериопланктона [2],  $V_3$  — биомасса зоопланктона [10],  $V_c$  — суммарная биомасса планктона,  $V_n$  — биомасса инфузорий; 2. В числителе — пределы, в знаменателе — среднее значение.

массы зоопланктона — 0,6, у аспланхна и лептодора — 0,3. В июле 1989 г. доля инфузорий в общей биомассе планктонного сообщества в различных районах Рыбинского водохранилища изменялась от 0,1 до 9,4 %. Максимальные значения были зарегистрированы на мелководных участках Волжского плеса. Среди исследованных плесов водохранилища наиболее существенный вклад в формирование общей биомассы планктона внесли инфузории Волжского плеса.

На цилиат приходилось от 0,3 до 30,7 % биомассы многоклеточного зоопланктона. Таким образом, на некоторых станциях количество инфузорий было сопоставимо с количеством коловратно-рачкового планктона и даже иногда превышало его. В среднем по водоему относительная биомасса данных простейших оказалась равной 11 % биомассы многоклеточного зоопланктона. По литературным данным [1, 4], в озерах на долю инфузорий приходится от 6,6 до 20 % суммарной биомассы зоопланктонного комплекса. Сравнительно с биомассой фито- и бактериопланктона, являющихся основными источниками пищи для инфузорий, биомасса последних составляла в среднем для водоема 2 и 9 % соответственно.

Таким образом, планктонные инфузории формируют существенную часть биомассы всех планктонных организмов, что свидетельствует о значительной роли группы гидробионтов в функционировании пелагического сообщества Рыбинского водохранилища.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Арсланова Т. П. Роль инфузорий в зоопланктоне озер: Автореф. дис. канд. биол. наук. Минск, 1983.
2. Копылов А. И., Крылова И. Н. Структура бактериопланктона Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб, 1992.
3. Корнева Л. Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб, 1992.
4. Лукьянович Л. М. Роль планктонных инфузорий в биологической продуктивности озер // Экологическая система нарочанских озер. Минск, 1985.
5. Мамаева Н. В. Инфузории бассейна Волги. Л., 1979.
6. Мамаева Н. В. Инфузории как индикаторы экологических параметров пелагиали морей и океанов // Экология свободноживущих морских и пресноводных простейших. Вып. 13. Л., 1990.
7. Мамаева Н. В. Планктонные инфузории прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976.
8. Мордухай-Болтовская Э. Д. Материалы по биологии инфузорий Рыбинского водохранилища // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. Л., 1965.
9. Небрат А. А. Структурные изменения сообщества планктонных инфузорий Кременчугского водохранилища // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25, № 5.



10. Ривье И. К. Современное состояние зоопланктона Рыбинского водохранилища // Наст. кн.

11. Сорокин Ю. И. Сравнительная оценка продуктивности планктона мелководий Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971.

12. Kahl A. Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria) // Die Tierwelt Deutschlands. Jena, 1930—1935.

13. Pantle R., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse // Gas und Wasserfach. 1955. Bd 96, H. 18.

14. Sladeczek V. System of water quality from biological point of view // Arch. Hydrobiol. 1973. H. 7.

УДК 574.583(285.2):591

И. К. Ривьер

## СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЗООПЛАНКТОНА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Состояние зоопланктона (видовой состав, трофическая структура, распределение всего зоопланктона и отдельных видов, количественные показатели) свидетельствует о неоднородности вод Рыбинского водохранилища. Центральные районы Главного плеса сохраняют черты олиготрофного водоема, некоторые такие признаки имеет Моложский плес. В Шекснинском наблюдается процесс антропогенного загрязнения и эвтрофирования: на 7—10 км ниже г. Череповца простирается зона токсичных вод, далее на 25—30 км — зона интенсивного развития зоопланктона с плотностью биомассы 5—8 г/м<sup>3</sup>.

Состав и структура, функционирование, уровень развития зоопланктона определяются некоторыми общими чертами, присущими этому водоему как озеровидному водохранилищу со слабым водообменом, локальными особенностями плесов, характером погодных условий, сроками наблюдений, а также антропогенным влиянием.

Речные плесы, где сохраняется течение, имеют общую специфику зоопланктона — в них в течение всего сезона преобладают коловратки. В отдельных плесах прослеживаются зоогеографические особенности. Так, Волжский плес принадлежит центральному лимнофаунистическому региону, расположен в зоне смешанных лесов, Шекснинский же относится к северо-западному региону, лежит в зоне южной тайги. Волжский — имеет зоопланктон, сходный с сообществом Иваньковского и Угличского водохранилищ, Шекснинский — несет черты лимнофауны крупных озер Северо-Запада. Главный плес, особенно его центральный район, населен зоопланктоном, типичным для крупных озер: Белого, Онежского. Влияние Волжского планктона комплекса прослеживается до района бывшего устья р. Мологи. В настоящее время комплекс Шекснинского плеса от ст. Кабачино до ст. Мякса значительно трансформирован в результате включения в его состав



сапробионтов, выносимых из очистных сооружений и развивающихся ниже г. Череповца под влиянием его стоков. Эта группа организмов-индикаторов загрязнения выносятся из Шекснинского плеса, постепенно проникает все дальше в центральные районы водохранилища. Южная граница расселения этих форм максимально сдвинута в сторону Главного плеса в середине лета, особенно в жаркие маловодные годы.

Особенности года — маловодность, высокая инсоляция, штиль и большой прогрев и, наоборот, многоводность, преобладание холодной ветреной погоды создают условия для реализации различных комплексов с разными экологическими оптимумами.

Накопленные по динамике зоопланктона сведения позволяли выявить в его количественном развитии два хорошо выраженных максимума — весенний и осенний, связанных с массовым размножением фильтраторов-коловраток и босмин, а также период летней стагнации (конец июля—август), когда численность мелких форм минимальна. Исследования проводились в июле—августе 1989 г., когда в планктоне обычно преобладали крупные хищные ракообразные.

Однако в проточных верховьях плесов и зонах смешения речных вод с водами собственно водохранилища эти сезонные изменения в структуре сообществ выражены слабее. Весенние коловратки (*Keratella*, *Synchaeta*) сменяются летом представителями родов *Brachionus* и *Euchlanis*, и в течение всего сезона мирная часть сообщества значительно преобладает над хищной. Это связано с постоянным притоком летом биогенов, органических веществ со сточными водами и гетеротрофной сукцессией. В Главном плесе в это же время биомасса крупных хищных ракообразных (циклопов, лептодор и битотреф) превышает в 1,5—2,0 раза биомассу мирной части сообщества.

Зоопланктон отдельных участков и сообщество в целом в зависимости от особенностей 1989 г. рассмотрены в дальнейшем с привлечением всех накопленных и обобщенных к настоящему времени материалов [4, 9—11].

#### Особенности среды водоема летом 1989 г., влияющие на характер развития и распространения зоопланктона

Этот год отличался высоким прогревом водохранилища и маловодностью [7]. С 12 июля по 2 августа произошло повышение температуры на 1 °С. Благодаря безоблачной жаркой погоде наиболее прогретыми (до 22—25 °С) оказались открытые

мелководья Волжского и Главного плесов с глубиной 0,5—3 м, наименее прогретыми — русловые участки (19—22 °С). Здесь отмечалась разница температуры придонного и поверхностного слоев, возникавшая в результате дневного прогрева и менявшаяся от 4 °С (на ст. Коприно) до 1 °С (в открытом плесе). Сильная инсоляция и прогрев вызвали уход из поверхностного слоя планктонных организмов в более глубокие слои в дневные часы. Средняя температура июля—августа везде была выше 19 °С, что соответствует наиболее высоким значениям. Так, за предыдущий жаркий маловодный период 1971—1974 гг. средняя температура за лето составляла 19,3 °С, а за холодный многоводный период 1975—1978 гг. — 17,3 °С.

Летом 1989 г. развитие биоты водоема было характерно для жарких маловодных лет с длительным стоянием безветренной погоды, когда в планктоне преобладает теплолюбивый комплекс и сильнее проявляется эвтрофирование водоема — развивается цветение синезеленых и заселение больших акваторий сапробионтами [8, 11].

Цветность была однообразной по всему водоему из-за отсутствия осадков и малого поступления поверхностных вод, несущих гумус. Она колебалась в пределах 40—55 °, максимальные значения отмечены в реках Себла и Чеснава. Устойчивая цветность служит доказательством стабильного состояния водоема, что позволяет сравнивать зоопланктон различных частей водохранилища и относить его особенности за счет специфики года, локальных условий, интенсивности антропогенного влияния в отдельных участках.

Прозрачность в июле—августе оказалась высокой. Массы воды с максимальными показателями 1,5—2,0 м занимали восточную половину Главного плеса (район станций Городок, Измайлово, Всехсвятский маяк) и заходили в южные акватории Шекснинского и Моложского плесов; небольшие пятна высокопрозрачных вод располагались в приплотинном участке, в центре Весьегонского расширения. К городам и поселкам с развитой промышленностью (район Череповца, Весьегонска, Перебор) примыкали акватории с наиболее мутной водой (рис. 1). Вблизи устья р. Согожи низкая прозрачность была вызвана дноуглубительными работами. Ниже г. Череповца снижение прозрачности связано с поступлением промстоков, содержащих большое количество взвешенных частиц, в том числе минеральных, и высокой численностью микроорганизмов. Здесь из-за интенсивного судоходства постоянно взмучиваются донные осадки. Резкое периодическое снижение прозрачности в заиленных участках защищенного мелководья (Мшичинский залив) связано с воздействием штормов, когда в толщу воды попадают частицы ила, донные микроорганизмы и беспозвоночные.



Прозрачность — один из важнейших показателей качества воды, определяющий особенности сообществ организмов. Акватории с чистой высокопрозрачной водой (до 150—180 см) населяет лимнический зоопланктонный комплекс с большой долей крупных хищных ракообразных и колониальной коловраткой *Conochilus*. На участках с низкой прозрачностью (30—40 см), принимающих антропогенные стоки, развиваются в основном

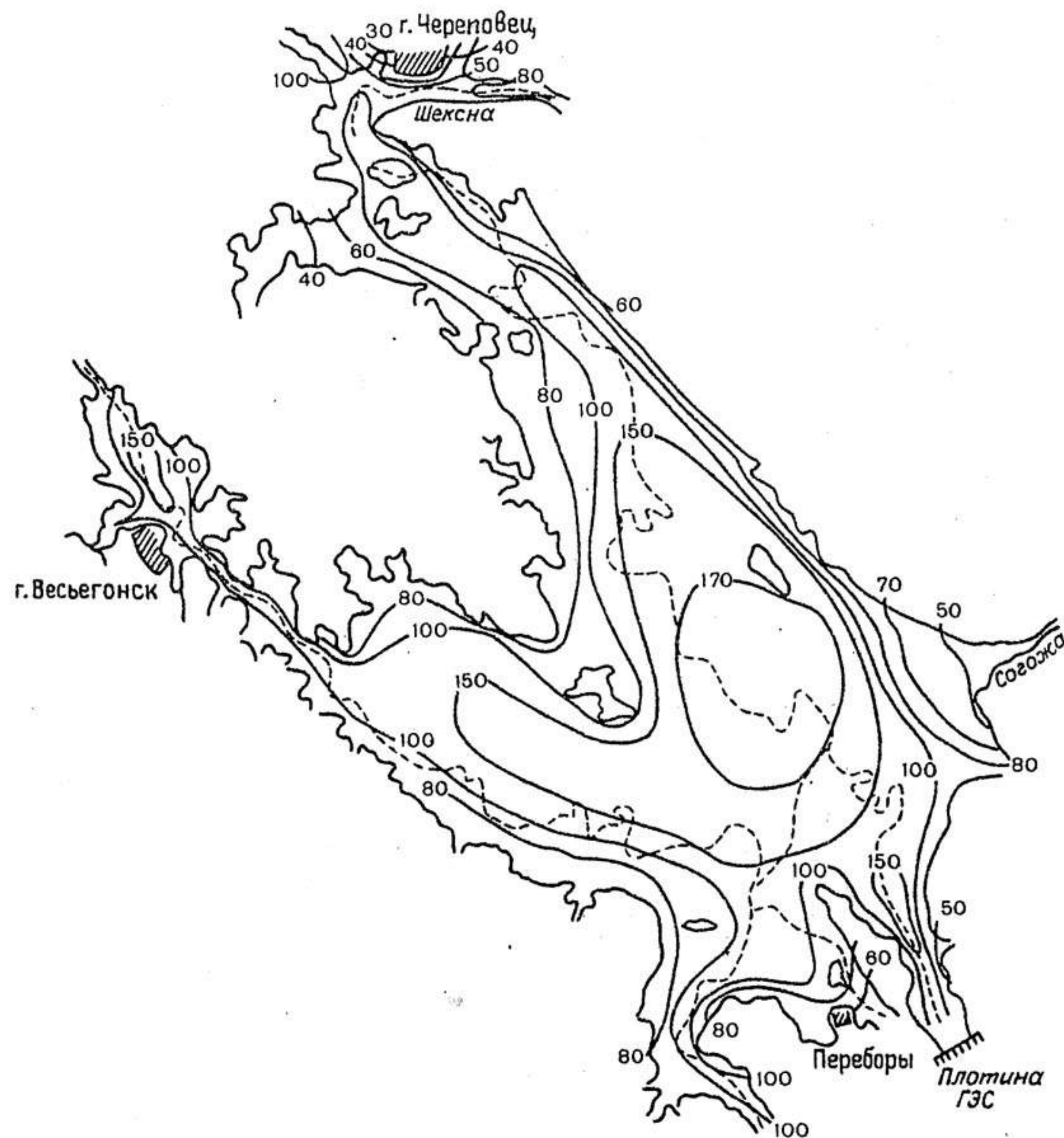


Рис. 1. Прозрачность воды Рыбинского водохранилища в июле 1989 г., см. Пунктир — русла рек.

коловратки-сапробионты. Для районов, подверженных влиянию дноуглубительных работ, характерен обедненный зоопланктон. Минеральная взвесь губительно воздействует на большинство организмов. На участках с естественным гидробиологическим режимом летом количество взвеси у поверхности выше, она состоит в основном из фитопланктона. В районах поступления сточных вод количество взвеси увеличивается во всей толще воды, но особенно сильно — в придонном слое за счет возрастания доли минеральных частиц (рис. 2), засоряющих фильтрационные органы лимнических зоопланктеров-фильтраторов, в том числе *Limnospira*, *Conochilus*, прилипающих к их наружным покровам, что вызывает их погружение ко дну и гибель (рис. 3).

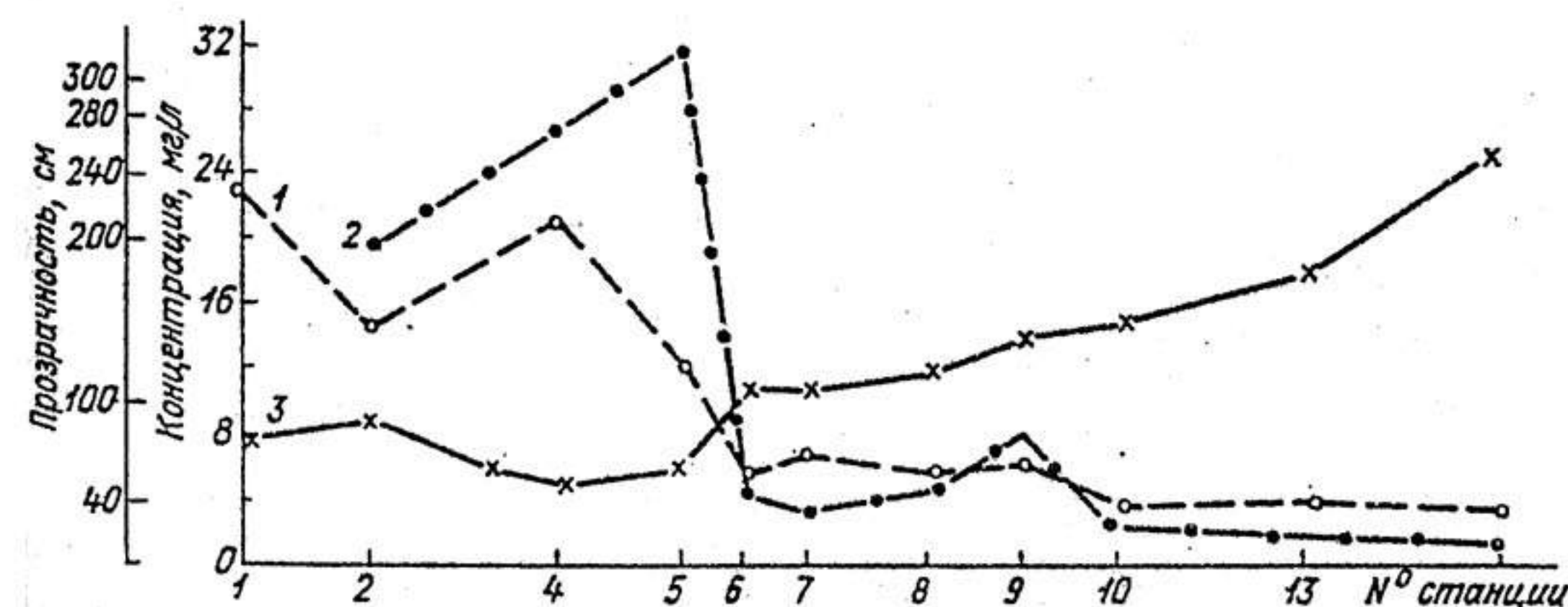


Рис. 2. Изменения концентрации взвеси в поверхностном слое (1) и у дна (2) и прозрачности воды (3) в Шекснинском плесе в июле 1988 г. 1 — р. Шексна на 10 км выше д. Кабачино, 2 — д. Кабачино, 4 — р. Кошта, 5 — д. Торово, 6 — р. Суда, 7 — д. Каргач, 8 — ст. Любец, 9 — д. Васильево, 10 — д. Мякса, 13 — ст. Средний Двор, 15 — ст. Наволок.

В период исследований в районах с максимальной прозрачностью взвесь состояла на 85—100 % из фитопланктона, масса минерального осадка была мала (до 10 мг/л) (табл. 1).

В районах, где наблюдается антропогенное загрязнение, минеральная составляющая возрастала (табл. 2).

Высокая инсоляция в 1989 г. вызвала интенсивное цветение синезелеными. Наибольшая плотность водорослей наблюдалась в южной части водоема, средних и южных участках Шекснинского плеса. В верховьях Шекснинского и Моложского плесов в планктоне присутствовали диатомеи. Менее затронутой цве-



тением оказалась пелагиаль, оконтуренная показателем прозрачности выше 170 см (против д. Захарьино и до станций Городок, Всехсвятский маяк, Измайлово, Наволок).

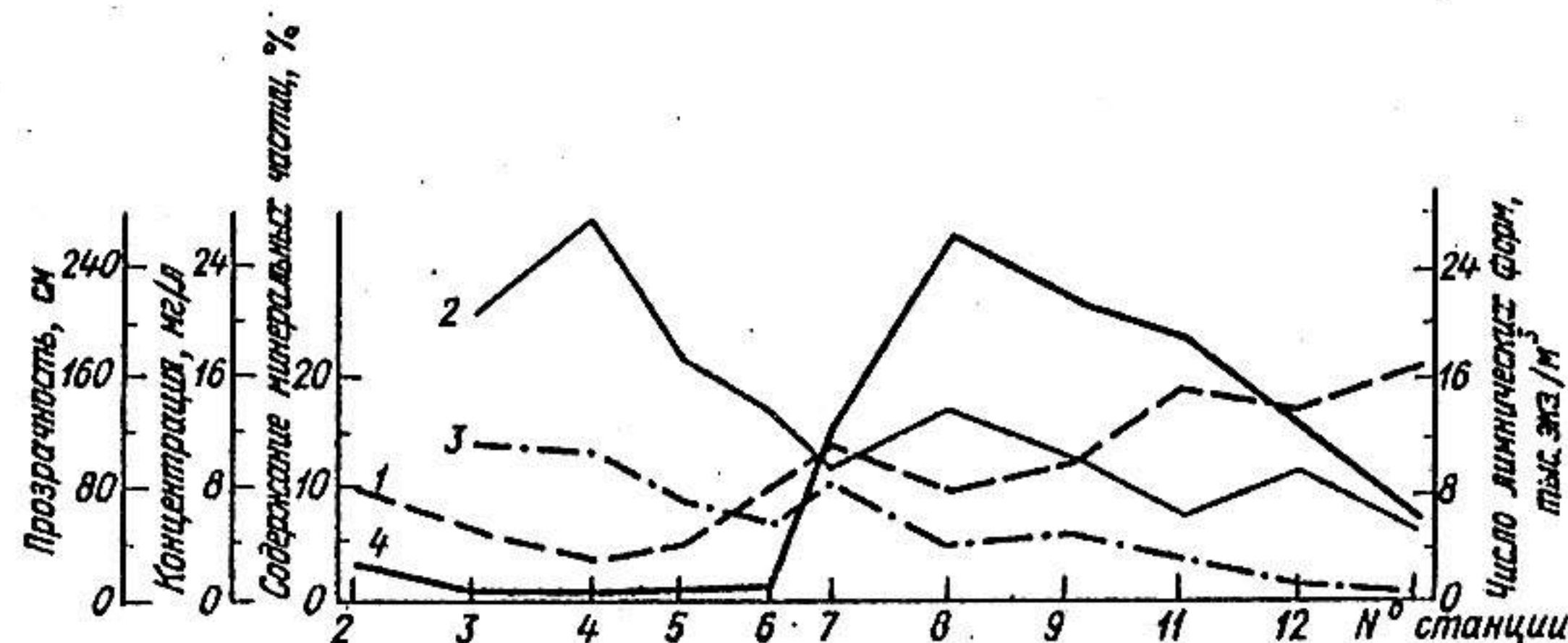


Рис. 3. Прозрачность (1), концентрация взвеси (2), содержание минеральных частиц (3) и число олиготрофных лимнических форм (4) в воде на участке от г. Череповца до северной части Главного плеса в 1989 г.

3 — устье р. Ягорбы, 11 — д. Захарьино, 12 — д. Гаютино, остальные обозначения см. на рис. 2.

Некоторые зоопланктеры непосредственно связаны с большой плотностью колоний водорослей. *Euchlanis lucksiana* прикрепляет свои яйца к колониям *Aphanizomenon*. *Chydorus sphaericus* использует колонии *Microcystis* как жизненный субстрат. Горизонтальное распределение *Euchlanis lucksiana* и *Chydorus sphaericus* было в общих чертах сходно (рис. 4 и 5). Наиболее плотные скопления этих организмов отмечены в районе станций Вычелово и Васильево, в западной части Главного плеса. В центральном районе Главного плеса с наименее выраженным цветением эти виды были редки. В период исследований *Euchlanis lucksiana* обнаружен в Волжском плесе, занятом волжской водной массой. Это вид отсутствует в Ивановском и Угличском водохранилищах. Наиболее многочислен он в шекснинских водах и обычен в Моложском плесе (см. рис. 4). *Eu. lucksiana* — один из доминантов северо-западного лимнического комплекса, типичен для планктона Белого озера и Шекснинского водохранилища. *Chydorus* отсутствовал в Моложском плесе выше впадения р. Кесьмы, в Весьегонском расширении и выше, в р. Мологе, что, видимо, связано со сменой сообщества водорослей (см. рис. 5).

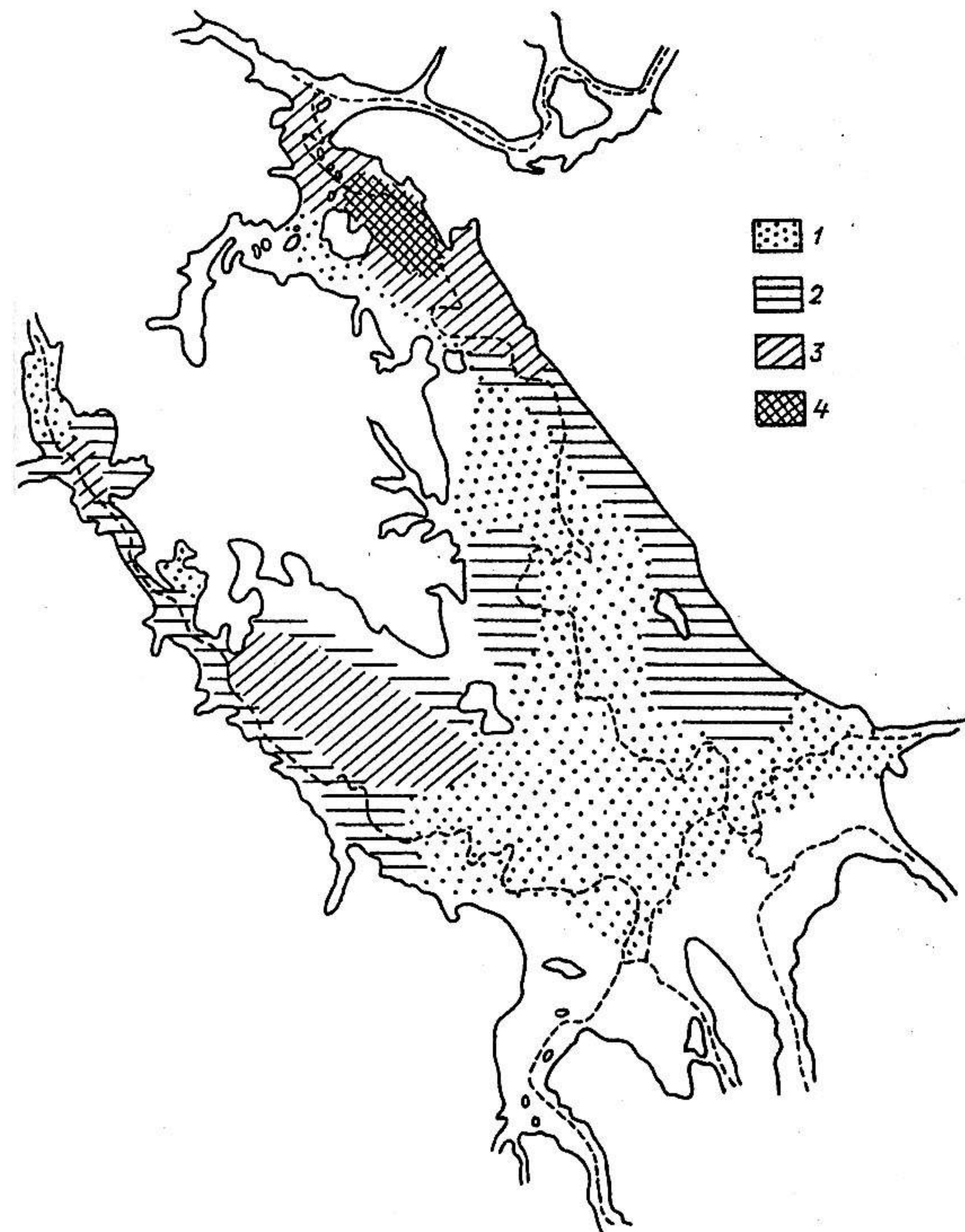


Рис. 4. Горизонтальное распределение численности *Euchlanis lucksiana*, тыс. экз./м³.  
1 — <5; 2 — 5,1–10; 3 — 10,1–50; 4 — 50,1–100.



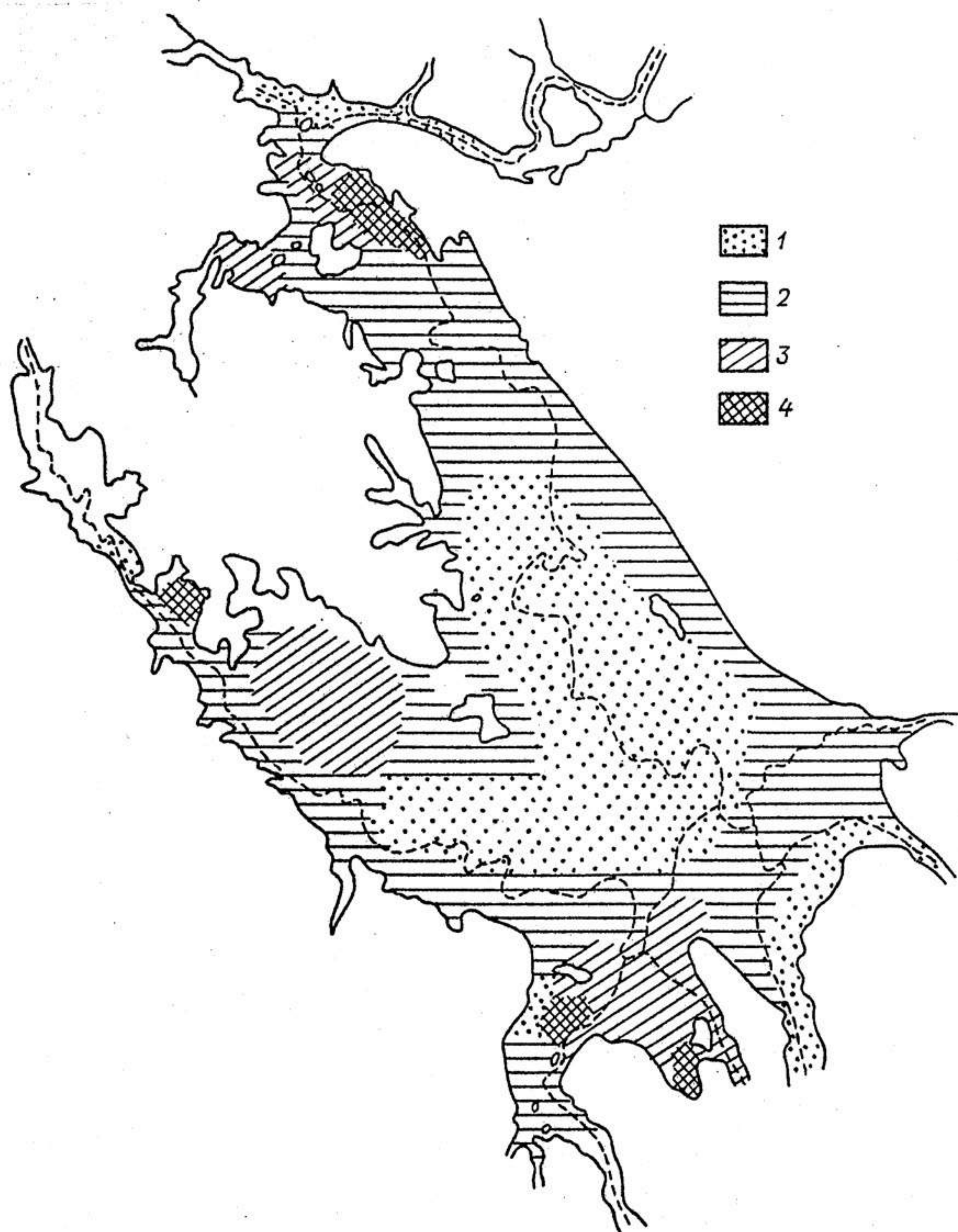


Рис. 5. Горизонтальное распределение численности *Chydorus sphaericus*, тыс. экз./м<sup>3</sup>.  
1 - <10; 2 - 10,1-50; 3 - 50,1-100; 4 - >100.

Таблица 1

Характеристики воды из незагрязненных районов

Станция	Глубина, м	Прозрачность, см	Количество взвеси мг/л	Органическое вещество, %
Судовой ход "Ю-4"	3	130	8,2	85
Против д. Волково	2,8	195	6,0	100
Против д. Захарьино	4	150	6,2	100
Гаютино	3	140	9,8	98
Городок	7	170	5,2	100
Измайлово	8	180	8,6	100
Весьегонское расширение	5	150	6,8	95

Иначе был распределен *Conochilus hippocrepis*. Отмечены три пятна его повышенной плотности, расположенных в районах с максимальной прозрачностью: ст. Городок — ст. Всехсвятский маяк, участок от п. Мякса до пос. Гаютино и между ст. Брейтово и Центральным мысом. В Шекснинском плесе, в загрязненном участке, после впадения р. Ягорбы и до ст. Любец конохилус отсутствовал (рис. 6).

Общий уровень развития зоопланктона в июле—августе обычно ниже, чем в период весенне-летнего максимума. В 1971—1974 гг. средняя биомасса за лето в Главном плесе составляла 0,92 г/м<sup>3</sup> (эти годы по метеорологическим условиям были сходны с 1989 г.), а летом 1989 г. она была 1,4 г/м<sup>3</sup>. Увеличение почти в 2 раза средней за сезон биомассы зоопланктона в этом плесе за последние 10 лет прослеживается так же и по данным многолетних наблюдений [8]. Приведенное значение (1,4 г/м<sup>3</sup>) характеризует зоопланктон Главного плеса как наиболее количественно бедный (рис. 7). Наибольшая плотность организмов (до 6—8 г/м<sup>3</sup>) отмечена в Шекснинском плесе ниже зоны угнетения загрязненными стоками. В районе д. Васильево — д. Вычелово располагаются обширные акватории с богатым количественно и своеобразным зоопланктонным сообществом, имеющим в своем составе сапробионтов, не встречающихся в других районах. В Волжском и Моложском плесах биомасса зоопланктона меньше, чем в Шекснинском, и площадь районов с обильным зоопланктоном здесь меньше.

В устьях большинства обследованных малых рек количество организмов несколько выше. Бедны зоопланктоном центральные и северо-восточные районы Главного плеса. Самая низкая его



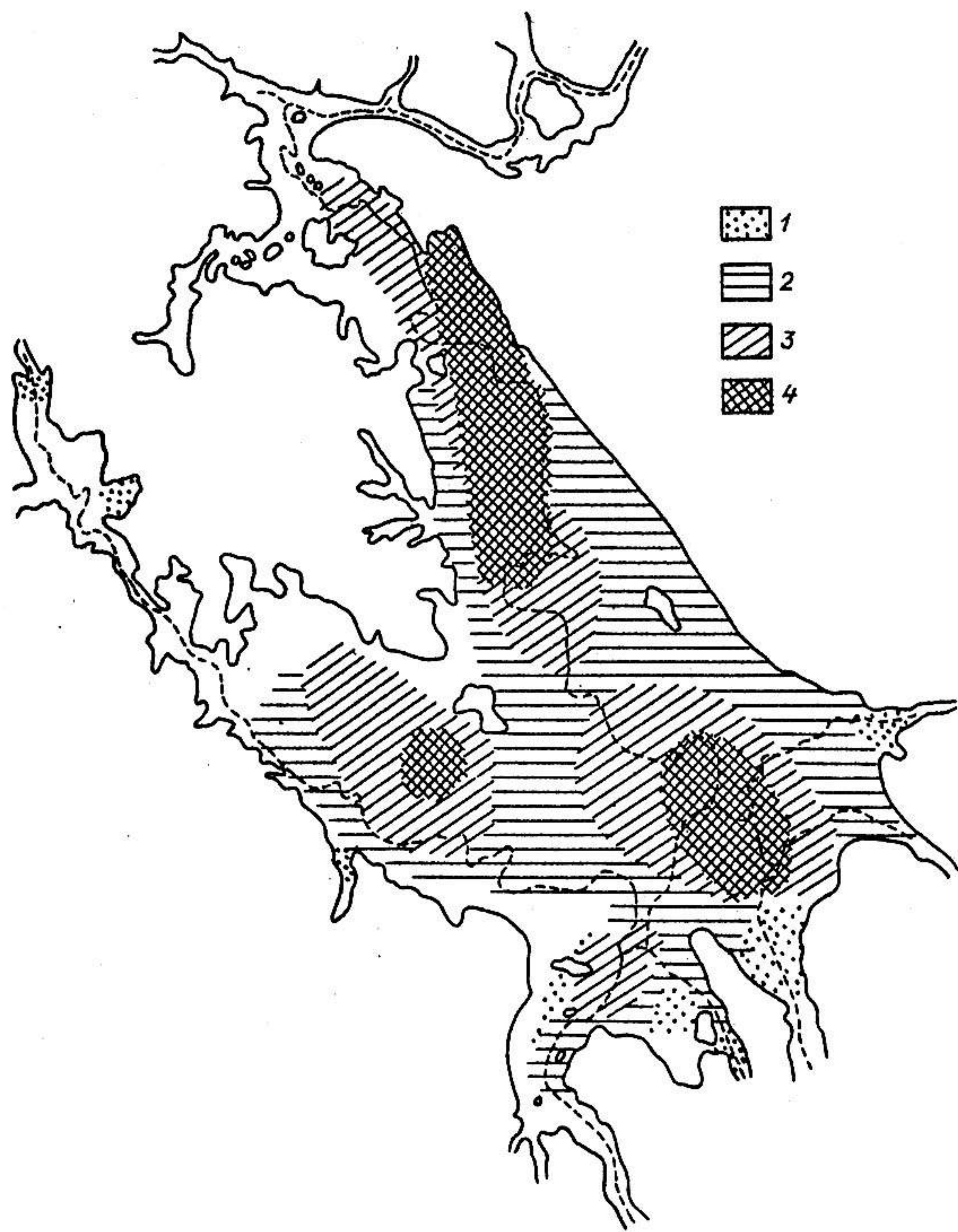


Рис. 6. Горизонтальное распределение численности *Conochilus hippocrepis*, тыс. экз./м<sup>3</sup>.  
1 - <1; 2 - 1,1-5; 3 - 5,1-10; 4 - 10,1-30.

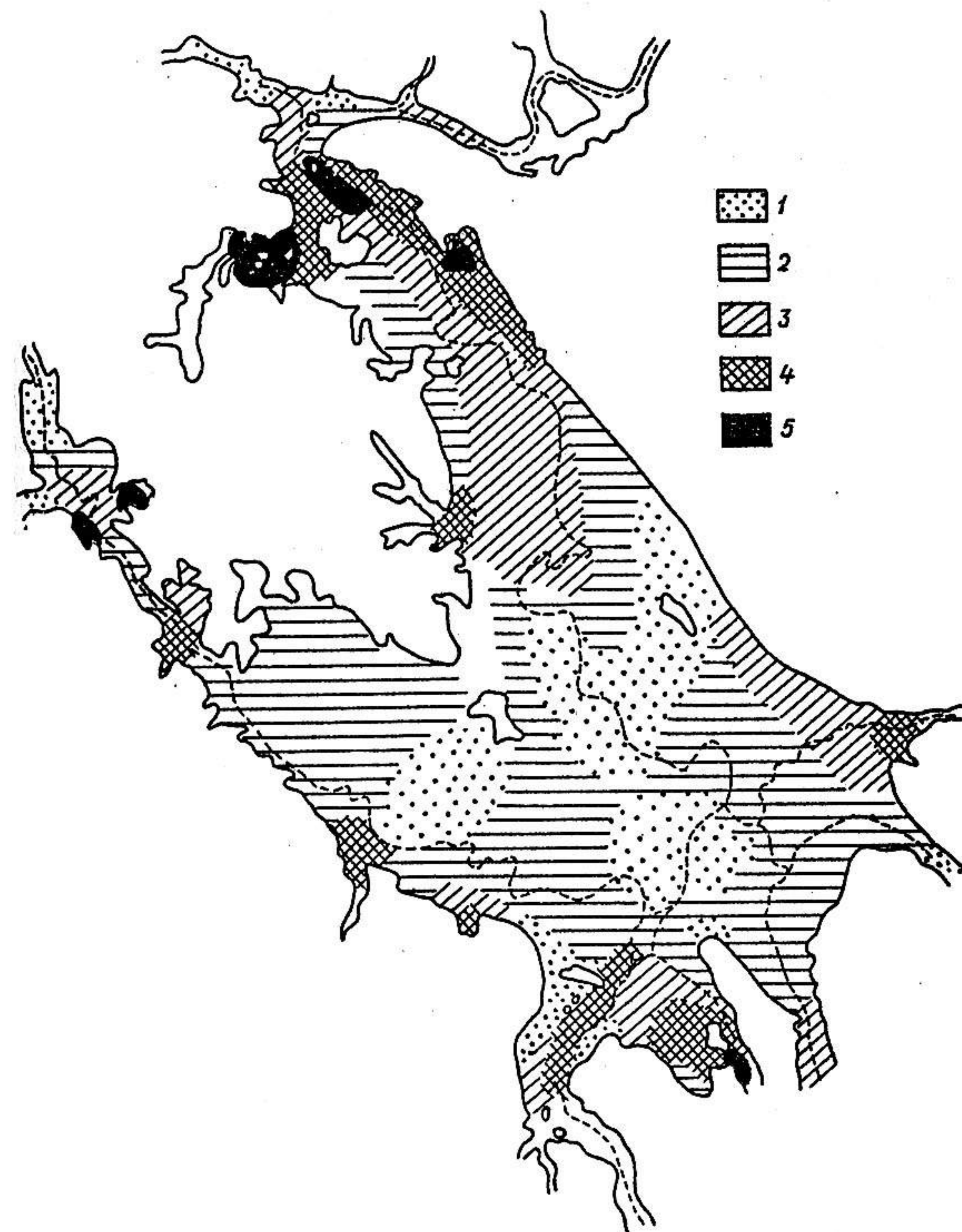


Рис. 7. Общая масса зоопланктона Рыбинского водохранилища в 1989 г., г/м<sup>3</sup>.  
1 - <1; 2 - 1-2; 3 - 3,1-3,0; 4 - 3,1-4,0; 5 - 5-8.



Таблица 2

## Характеристики воды из районов антропогенного загрязнения

Станция	Глубина, м	Прозрачность, см	Количество взвеси, мг/л	Минеральная часть, %
Район г. Череповца				
р. Кошта	2	30	27,4	13
р. Шексна				
против комбината	5	40	17,4	9
Устье р.				
Ягорбы	3	50	20,4	14
р. Ягорба	2,6	40	33,4	11
Переборы				
Залив у ремонтной базы	3	60	14,2	12
р. Волга у шлюза	16	80	8,9	26
Бухта у г. Весегонска				
р. Согожа	2,6	90	15,2	10
ниже г. Пошехонья	8	50	25,2	18
выше г. Пошехонья	6	50	23,4	16

биомасса (до  $0,5 \text{ г/м}^3$ ) отмечена на открытых песчано-каменистых мелководьях Волжского и Главного плесов. Это связано с травмированием животных минеральными частицами в периоды волнового взмучивания выровненного дна обширных песчаных пляжей, лишенных укрытия для зоопланктеров, а также отсутствием специфического прибрежного зоопланктона. Сообщество здесь представлено обедненным планктоном пелагиали.

Скопления организмов в зонах циркуляций в связи с длительной безветренной погодой не наблюдалось.

Видовой состав и структура сообществ. Во время исследований зоопланктон был представлен в основном ракообразными, что типично для периода летней стагнации. Коловратки составляли в среднем по водоему 20 % по численности и всего 1 % по биомассе. Встречались обычные для водохранилища виды родов *Keratella*, *Polyarthra*, *Conochilus*, *Kellicottia*, *Euchlanis*, *Brachionus*. Представители последнего рода обнаружены в наиболее эвтрофированных и загрязненных участках у городов Череповца и Весегонска, в Волжском плесе. *Kellicottia* и *Conochilus* были многочисленны в чистых районах с максималь-

ной прозрачностью (станции Городок, Наволок, Захарьино, Всехсвятский маяк).

В 1988—1989 гг. благодаря интенсивному прогреву водоема в устьевых участках рек Искры и Суды в заметном количестве ( $3 \text{ тыс. экз./м}^3$ ) обнаружен южный вид — *Hexarthra mira*. В 1989 г. в Шекснинском плесе в зоне влияния сточных вод численность *Keratella tropica*, не встречавшихся ранее в водоеме, достигала  $26 \text{ тыс. экз./м}^3$ . Этот вид вытеснил обычные для этого района виды *K. quadrata* и *K. cochlearis* и распространился от устья р. Кошты (зоны выхода стоков) до ст. Любец (табл. 3).

Таблица 3

Численность некоторых видов зоопланктона, тыс. экз./м<sup>3</sup>

Вид	р. Шексна против устья р. Кошты	д. Торово	о. Ваганиха	о. Каргач	ст. Любец
<i>K. tropica</i>	13,3	26,2	12,0	5,5	2,5
<i>K. quadrata</i>	3,0	10,0	6,0	0	16,6
<i>K. cochlearis</i>	0	0	0	5,0	3,3

Сходное распределение имели теплолюбивые коловратки брахионусы — сапробионты, характерные для участков с высокой численностью бактерий и повышенным содержанием органических веществ. Здесь обнаружены *Brachionus angularis*, *B. diversicornis*, *B. calyciflorus*, *B. quadridentatus*, единично *B. nilsoni* и др. (рис. 8). Ниже ст. Любец брахионусы постепенно исчезли из планктона и уже в районе наиболее чистых вод (ст. Городок) их не было. На участке от ст. Любец до деревень Вычелово и Васильево благодаря влиянию незагрязненного стока р. Кондоши и снижению скоростей течения р. Шексны из-за петляния ее русла по обширным мелководьям перемешиваются различные воды и образуется зона интенсивного продуцирования, где одновременно сосуществуют различные планктонные комплексы.

Брахионусы — хорошие показатели качества воды, они распределяются в Шекснинском плесе соответственно своим экологическим характеристикам: *B. angularis*, обычный для эвтрофирующихся водоемов  $\beta$ -мезосапроб, был малочислен в самом загрязненном участке и встречался до ст. Захарьино, *B. calyciflorus* —  $\alpha$ -мезосапроб, интенсивно размножался в наиболее загрязненной зоне, *B. diversicornis* — теплолюбивый  $\alpha$ - $\beta$ -мезосапроб, был многочислен летом 1989 г. из-за особенно высокой летней температуры.



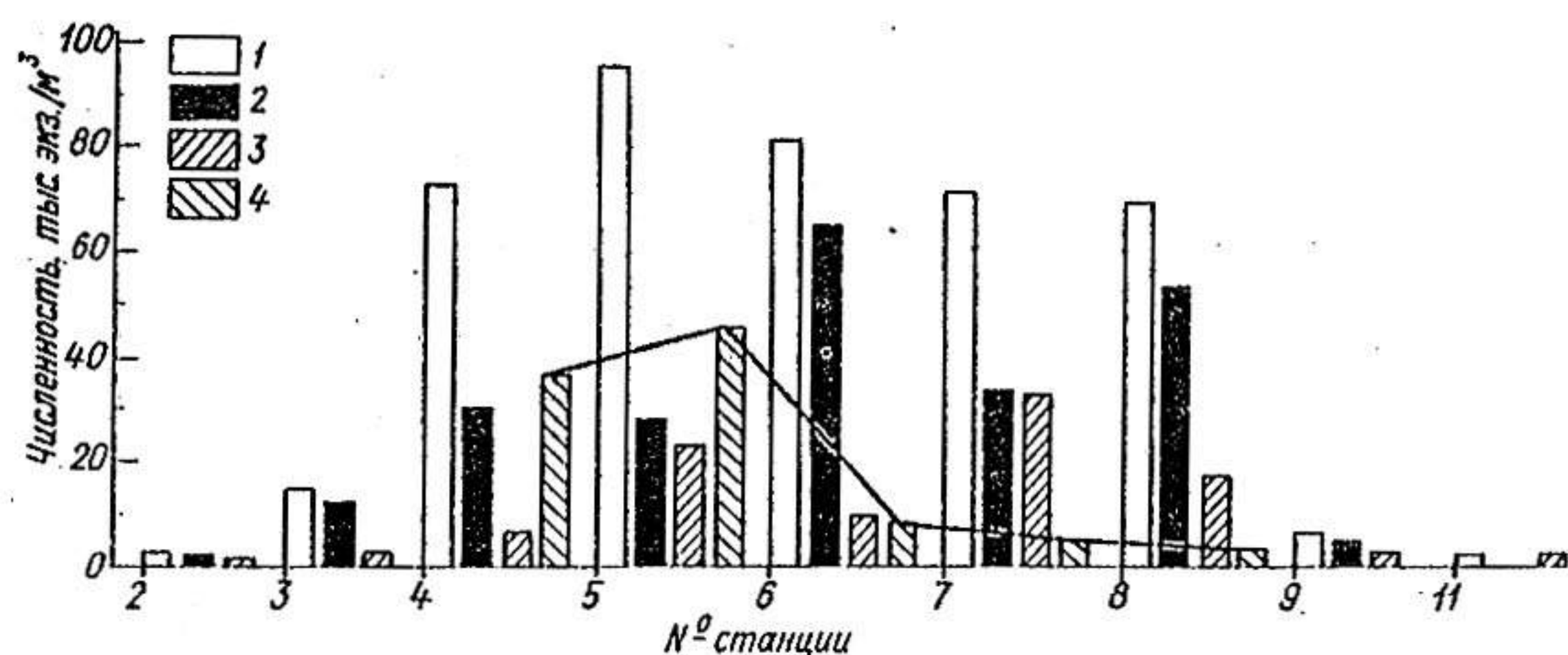


Рис. 8. Распределение численности видов *Brachionus* в Шекснинском плесе.  
1 — общая, 2 — *B. diversicornis*, 3 — *B. angularis*, 4 — *B. calyciflerus*. Остальные обозначения см. рис. 2.

Высокая численность веслоногих определялась интенсивным размножением летних циклопов родов *Mesocyclops* и *Termocyclops*, характерных для лет с большим прогревом водоема. В период исследований в пробах присутствовали их многочисленные науплиальные и копеподитные стадии. Среди близких морфологических видов *Mesocyclops leuckarti*, *Termocyclops oithonoides* и *T. crassus* последние два распространялись на мелководья, тогда как численность *Mesocyclops leuckarti* здесь сокращалась на порядок по сравнению с пелагиалью. Это связано с относительной теплолюбивостью представителей рода *Termocyclops*, переносящих также повышенную мутность и другие экологические условия побережья лучше, чем *Mesocyclops*.

Особенность волжского района — присутствие в пробах заметного числа *Cyclops vicinus* — вида, характерного для верхневолжских водохранилищ. В районе ст. Коприно биомасса этого вида достигала  $0,6 \text{ г/м}^3$ , в Главном плесе он встречался редко.

Число диаптомид в Волжском плесе увеличивалось в направлении к Главному. В Моложском встречались их единичные экземпляры как в Восьегонском расширении, так и в районе Первомайских островов. В Шекснинском *Eudiaptomus* в заметном количестве обнаруживался ниже ст. Любец. Наибольшая численность, не превышающая  $27 \text{ тыс. экз./м}^3$ , наблюдалась в западных и центральных районах Главного плеса в зоне наиболее прозрачных вод. Только здесь встречены также единичные особи (не более  $100 \text{ экз./м}^3$ ) *Heteroscope*

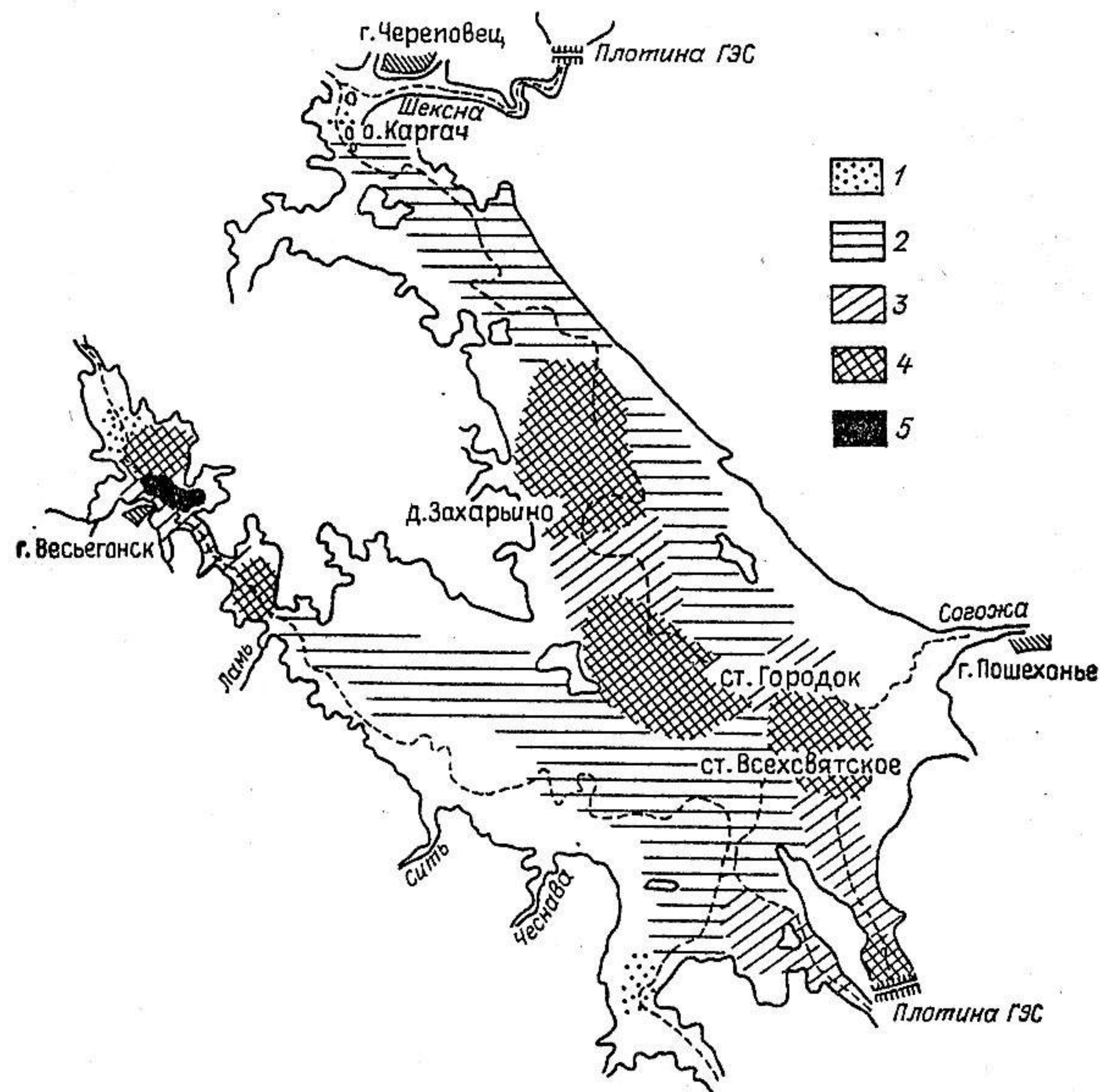


Рис. 9. Распределение численности бентотрефа в июле — августе 1989 г., экз./м³.  
1 — <20, 2 — 21–50, 3 — 51–100, 4 — 100–200, 5 — >300.

*appendiculata* — лимнического олигосапроба. Наибольшую численность гетерокопа и диаптомус имеют в многоводные годы с температурой воды ниже средней многолетней [11].

Ветвистоусые были представлены крупными дафниями: в Моложском и западной половине Главного плеса доминировала *Daphnia galeata*, в Шекснинском — *D. cucullata*. В Центральном участке с прозрачностью воды более 170 см несколько возрастала роль *Limnosed* и крупных хищных



*Leptodora* и *Bythotrephes* (рис. 9). Доминирующий среди *Cladocera* по численности *Chydorus sphaericus* здесь встречался в небольшом количестве.

Видовое разнообразие и численность каждого вида в отдельных участках могут служить дополнительным показателем состояния сообщества. При ненарушенной среде число видов велико, а уровень развития массовых видов колеблется мало. Максимальные индексы Шеннона для незагрязненных участков зарегистрированы в северном участке Главного плеса (ст. Захарьино), минимальные — перед плотиной:

Участок .....	Центральный	Северный	Западный	Приплотинный
Индекс Шеннона .....	3,30	3,20-3,90	3,30	2,49

В Волжском плесе в районе станций Коприно — Молога индекс Шеннона был несколько выше (3,5), чем в нижней части плеса в районе судового хода „Ю-4“ (3,3); в загрязненном Переборском заливе он снижался до 3,12 и 2,7. В Моложском плесе по руслу Мологи индекс уменьшался вверх по течению реки, что связано с обеднением видового состава из-за выпадения пелагических форм и доминирования отдельных видов коловраток. Однако в самой реке, выше Весегонского расширения, он возрос при смене лимнического планктонного сообщества на речное, в котором отмечено разнообразие коловраток:

Участок .....	д. Противье	Русло против устья Малиновского ручья	Русло против устья р. Кесьмы	Весегонское расширение	р. Молога против д. Харламовское
Индекс Шеннона .....	3,46	2,90	2,90	3,25	3,70

В Шекснинском плесе индекс Шеннона снижался в наиболее загрязненных участках (р. Кошта), затем постепенно возрастал и был максимальным в зоне седиментации. Наибольшее разнообразие сообщества наблюдалось на участке от о. Каргач до д. Васильево. Это связано со смешением нескольких группировок зоопланктона — обычного сообщества водохранилища и комплекса сапробионтов, поступающего из загрязненных стоками участков в районе г. Череповца. В зоне, где индекс максимальный, отмечен и самый разнообразный зоопланктон:

Участок .....	д. Кабачино (контроль)	Устье р. Ягорбы	р. Кошта	р. Шексна против устья р. Кошты	д. Торово
Индекс Шеннона .....	3,88	3,49	2,58	3,2	3,8
Биомасса, г/м <sup>3</sup> .....	1,4	2,4	0,1	0,86	2,3

Участок .....	о. Ваганиха	о. Каргач	ст. Любец	д. Васильево	п. Мякса
Индекс Шеннона ....	3,31	4,03	3,98	3,68	3,84
Биомасса, г/м <sup>3</sup> .....	1,1	7,6	6,68	2,1	2,16

Примечание. Участок у д. Кабачино — выше г. Череповца, остальные — ниже по течению.

На открытых песчаных мелководьях Главного плеса (глубины до 3 м), испытывающих сильное волновое воздействие, видовое разнообразие сокращалось, при этом обычно снижалось и общее количество зоопланктона:

Участок .....	д. Сыроево	д. Легково	Шумаровские острова
Глубина .....	1,3	2,5	0,75
Индекс Шеннона ..	2,27	2,6	2,9
Биомасса, г/м <sup>3</sup> .....	0,34	1,33	0,27

Участок .....	д. Вычелово	Рожновский мыс	Бабинские острова	д. Милушино
Глубина, м .....	1,5	1,8	0,5	2,5
Индекс Шеннона ..	2,97	2,92	2,59	3,2
Биомасса, г/м <sup>3</sup> .....	3,5	1,21	1,11	0,95

Нижние участки рек, впадающих в Рыбинское водохранилище, имели, как правило, сходные с ним индексы Шеннона: р. Чеснава — 3,56, р. Себла — 3,75, р. Искра — 3,93, р. Согожа — 3,76, р. Ягорба выше города — 3,23. Небольшие наиболее загрязненные речки и ручьи в пределах поселков и городов (например, р. Волготня, руч. Чухарный), где наблюдался специфический зоопланктон с преимущественным развитием одного-двух видов,  $\alpha$ -мезо- и полисапробов, составляющих 75—84 % по численности, имели низкие индексы — 1,5—1,6.

Таким образом, на наименее затронутых антропогенным воздействием участках водохранилища по видовому разнообразию и количественной представленности каждого вида зоопланктон характеризуется средним индексом 3,37. Этот показатель для оз. Плещеево за аналогичные сроки наблюдения составляет 3,5, для оз. Неро — 2,12. Главный плес Рыбинского водохранилища по видовой структуре зоопланктона близок к  $\beta$ -мезосапробному оз. Плещеево и значительно отстоит от  $\alpha$ - $\beta$ -мезосапробного эвтрофированного оз. Неро.

Некоторое представление о трофической структуре сообщества можно получить, сравнивая мирную и хищную его части в отдельных районах. Прослежено строение сообщества по руслу р. Шексны от ст. Любец до приплотинного участка. В зоне наиболее активного размножения зоопланктона, где его



биомасса достигала 2—7 г/м<sup>3</sup>, хищная часть сообщества составляла всего 13—16 % мирной, в открытом водохранилище доля

Таблица 4

Состав сообщества зоопланктона и соотношение его хищной ( $B_3$ ) и мирной ( $B_2$ ) частей по руслу р. Шексны от верховьев Шекснинского плеса до плотины ГЭС

Зоопланктон	Любец	Васильево	Мякса	Гаютино	Измайлово	Городок	Всехсвятский маяк	Наволоки	Плотина ГЭС
Хищный	$\frac{56}{0,78}$	$\frac{15,4}{0,28}$	$\frac{9,1}{0,29}$	$\frac{56,5}{0,74}$	$\frac{77,1}{0,94}$	$\frac{43,8}{0,69}$	$\frac{42,3}{0,55}$	$\frac{55,7}{0,83}$	$\frac{35,2}{0,59}$
Мирный	$\frac{587}{5,90}$	$\frac{172}{1,8}$	$\frac{94}{1,78}$	$\frac{128}{0,35}$	$\frac{186,1}{0,85}$	$\frac{108,6}{0,92}$	$\frac{126}{0,42}$	$\frac{153,4}{1,52}$	$\frac{70,4}{0,58}$
$B_3/B_2$ , %	13,2	15,5	16,3	211	110	175	112	55	102

Примечание. В числителе — численность, тыс. экз./м<sup>3</sup>, в знаменателе — биомасса, г/м<sup>3</sup>.

хищников значительно возросла и в большинстве случаев их биомасса была больше, чем биомасса мирных форм (табл. 4). Это связано с разным состоянием сообщества в верховьях Шекснинского расширения и в Главном плесе. В районе ст. Любец — д. Васильево имела место сукцессия, связанная с влиянием сточных вод, здесь располагалась зона стимуляции развития фито- и зоопланктона. В Главном плесе отмечено состояние сообщества, типичное для периода летней стагнации.

По обобщенным данным, полученным по разнотипным озерам, для олиготрофных озер  $B_3/B_2 = 37,9 \pm 4,1$  %, для эвтрофных  $B_3/B_2 = 19,6 \pm 1,7$  % [1]. Для Рыбинского водохранилища в среднем за сезон  $B_3/B_2 \approx 34...37$  % [2, 12], что характеризовало водоем как олиготрофный. Значения  $B_3/B_2 = 13...211$  %, полученные в период относительной стабильности, свидетельствуют о чрезвычайной неоднородности водохранилища (даже в период устойчивой летней стагнации), разнообразии локальной структуры и разной степени эвтрофирования отдельных участков.

Многочисленные наблюдения показали, что центральный район Главного плеса населен единым зоопланктонным комплексом. Сходство его по отдельным станциям, особенно при длительном волновом воздействии, велико (от 78 до 86 %). По материалам, полученным по этим же станциям, но в период устойчивой штилевой погоды летом 1989 г., индексы биоценотического сходства были несколько ниже (50—75 %)

Таблица 5

Индексы биоценотического сходства Шекснинского и Главного плесов, %

Центральный район Главного плеса	Шекснинский плес, ст. Любец	Центральный район Главного плеса			
		между Центральным мысом и Измайлово	Измайлово	Наволоки	Городок
Между Центральным мысом и ст. Измайлово	42,1				
Измайлово	31,3	58,2			
Наволоки	45,0	53,0	75,0		
Городок	42,2	70,0	50,0	71,3	
Всехсвятское	37,2	62,0	54,5	63,4	62,0

(табл. 5). Однако все участки Центрального района значительно отличались от акватории у ст. Любец (сходство 31—45 %). Это служит еще одним доказательством специфики сообщества Шекснинского плеса, формирующегося под влиянием сточных вод большого промышленного города.

Центральные участки Главного плеса имели в период исследований некоторые черты олиготрофии: высокую прозрачность — 150—200 см, низкие значения сестона — 5—10 мг/л (сухая масса), здесь присутствовали длинноцикловые ракообразные-олигосапробы — *Heterocope*, *Bythotrephes*, низкую численность имели мелкие фильтраторы, большую долю составляли хищные формы (в среднем  $B_3/B_2 = 137$  %); биомасса общего зоопланктона мала — 1,4 г/м<sup>3</sup>. Так, на ст. Городок (табл. 6) основную долю составляли детритные частицы (21,4 г/м<sup>3</sup> — сырая масса), фитопланктона было 10,4 % и зоопланктона — около 3 %. Основную часть сестона составляли детритные частицы. Более половины общей биомассы фитопланктона составляли синезеленые. Наиболее употребляемые в пищу *Oscillatoria* встречалась здесь как сопутствующий вид; доми-

<sup>1</sup> Ориентировочные пересчеты с сухой массы на сырую и обратно велись согласно данным по органической части взвеси, с учетом, что сухая масса зоо-, фито- и бактериопланктона составляет соответственно 10, 20 и 15 % сырой [8]. Бактерии в общем количестве сестона не входят, так как проходят через фильтр № 3.



Таблица 6

Состав планктонных сообществ в центре Главного  
(олиго-β-мезосапробная зона)  
и в Шекснинском плесах (эвтрофная зона)  
(числитель — ст. Городок, знаменатель — ст. Любец)

Бактерии, г/м <sup>3</sup>	0,3/1,5
Фитопланктон, г/м <sup>3</sup>	
синезеленые	1,4/2,1
диатомей	0,6/2,6
зеленые	0,4/0,8
криптофитовые	0,3/0,1
эвгленовые	0,003/0,13
общий	2,7/6,1
Мирные простейшие, г/м <sup>3</sup>	0,3/1,0
Детрит (сухая масса), мг/л	4,5/10,64
Сестон, %	86,6/80,65
Зоопланктон, г/м <sup>3</sup>	
коловратки:	
<i>Conochilus</i>	0,001/0,04
<i>Polyarthra</i>	0,01/0,02
<i>Keratella</i>	0,003/0,01
<i>Brachionus</i>	0/0,36
<i>Euchlanis</i>	0,0001/0,2
мирные Cladocera:	
<i>Daphnia</i> + <i>Zimnosida</i> + <i>Diaphanosoma</i>	0,13/1,4
<i>Bosmina</i>	0,5/2,2
<i>Chydorus</i>	0,02/0,7
<i>Eudiaptomus</i>	0,17/1,2
<i>Asplanchna</i>	0,03/0,13
хищные ракообразные:	
<i>Cyclopoida</i> + <i>Leptodora</i> + <i>Bythotrephes</i>	0,52/0,51
общий	1,6/6,7

нирующей формой был *Microcystis*. Бактерии не могут служить основной пищей зоопланктона. Наиболее потребляемые на этой станции — диатомей, зеленые и криптофитовые. Их биомасса около 1,3 мг/л, в сухой массе — 0,26 мг/л, т. е. количество пищи для мирных фильтраторов здесь было далеко от оптимальных значений (нижняя граница насыщения в пресных водоемах около 1,5 мг/л сухой массы фитопланктона) [6]. Судя по приведенным данным, в центре водоема в июле 1989 г. количество пищи в толще воды не способствовало размножению мирных коловраток *Conochilus*, *Polyarthra*, *Keratella* (их биомасса в 1 м<sup>3</sup> составляла сотые доли грамма), а также тонких фильтраторов-ветвистоусых *Daphnia*, *Diaphanosoma*, *Limnosida* (их биомасса тоже невелика — 0,13 г/м<sup>3</sup>). Более значительную долю среди мирной части сообще-

ства составляли босмины и диаптомусы (0,67 г/м<sup>3</sup>) — потребители детритных частиц, способные к измельчению диатомовых, синезеленых и усвоению более крупных форм среди зеленых. Почти половину сообщества составляют хищные формы — циклопы, лептодора, битотреф (0,52 г/м<sup>3</sup>), потребляющие молодь диаптомид, ветвистоусых и простейших.

Иначе был устроен зоопланктоценоз в Шекснинском плесе в районе ст. Любец, где располагается зона повышенной продуктивности, возникновение которой связано с эвтрофирующим воздействием сточных вод г. Череповца и гидродинамикой участка. Сухая масса общего количества водорослей 1,22 мг/л. Это близко к насыщению, к оптимуму трофических условий. Соотношение групп в фитоценозе иное, чем в центре водохранилища: синезеленые составляют лишь 30 % биомассы фитопланктона, значительно больше диатомей (сказывается проточность участка) и заметно больше эвгленовых — избираемого пищевого объекта крупной коловратки *Euchlanis* [3]. Среди *Rotatoria* здесь значительную роль играют брахионусы, образующие вместе с *Euchlanis* биомассу около 0,6 г/м<sup>3</sup>. Роль остальных коловраток, общих с центральным участком форм (*Conochilus*, *Polyarthra*, *Keratella*), также незначительна. Заметную часть зоопланктона составляют тонкие фильтраторы: дафнии, лимносида, диафонозома, потребляющие зеленые и мелкие диатомы, а также в качестве дополнительного корма бактерии и детрит. Количество их здесь на порядок выше, чем на ст. Городок. Возросла до 3,4 г/м<sup>3</sup> биомасса грубых фильтраторов — босмин и диаптомусов. Число хищных форм осталось на том же уровне, что и в центре водохранилища, однако они составляли всего 13 % мирной части сообщества.

Следует отметить, что не бактерии и детрит определяют развитие здесь сообщества, а, видимо, присутствие наиболее потребляемых форм водорослей среди зеленых, диатомей и эвгленовых. Для брахионусов это в основном наннофитопланктон размером 1—20 мкм [3]. Возможно, иное строение сообщества на этой станции связано и с качественно другим детритом. В токсичных водах зоны выше ст. Любец наблюдается гибель организмов, снижение в 3—5 раз количества фито- и зоопланктона и уменьшение интенсивности фотосинтеза. Погибшие организмы попадают в район ст. Любец, образуют детритные частицы и служат субстратом для бактериопланктона, агрегированность которого здесь значительно выше, чем в центральных участках Главного плеса.

Таким образом, на разных участках Рыбинского водохранилища в одно и то же время сообщества значительно различаются. В центральных районах Главного плеса состояние



сообщества типично для периода летней стагнации в водоеме с чертами олиготрофии. В Шекснинском же плесе благодаря притоку со сточными водами биогенов и органических веществ прослеживаются черты гетеротрофной сукцессии. Здесь интенсивно размножаются коловратки-сапробионты (брахионусы) потребители бактериальных агрегатов, детрита и наннофитопланктона. Интенсификация размножения босмин и диаптомусов связана с увеличением массы съедобной части фитопланктона, а также, видимо, с иным качеством детритных частиц, а не с возрастанием их общей массы. Стимуляция размножения *Chydorus* и *Euchlanis*, связанных своей биологией с *Aphanizomenon* и *Microcystis*, определяется не только жизненным субстратом — наличием колоний, а и достаточным количеством пищи — эвгленовых и зеленых водорослей, которых ничтожно мало в центральных участках водоема.

Кроме исследований всего сообщества, в 1989 и 1990 гг. проведены специальные наблюдения за популяцией олиго-сапроба *Bythotrephes longimanus*. Исследованы распределение по всему водоему, структура популяции в Приплотинном плесе, размножение, плодовитость, состояние эмбрионов, плаценты и кишечника. Пробы собирали по всему водохранилищу, а для гистологического анализа — вдоль р. Шексны, по руслу которой распространяются загрязненные стоки г. Череповца. *B. longimanus* широко распространен в вышележащем Шекснинском водохранилище, в Белозерском и Приплотинном плесах. Попадая со стоком в русло р. Шексны ниже плотины, рачки отмирают и не встречаются в пробах в пределах г. Череповца до ст. Любец (см. рис. 9). Наиболее плотные скопления битотрефа обнаружены в Восьегонском расширении (до 500 экз./м<sup>3</sup>) — самом чистом в настоящее время Моложском плесе.

Структуры популяции в июле 1990 г. и в июле 1975 г. в Приплотинном плесе Рыбинского водохранилища оказались сходными (табл. 7).

Наблюдения за популяцией в июле 1990 г. показали, что она находится в состоянии активного партеногенетического размножения: более половины особей — самки с зародышами, гамогенетические особи составляют только 10 % численности рачков.

При подсчете эмбрионов оказалось, что средняя плодовитость — 3 эмбриона, а максимальная — 5, что значительно ниже, чем в июле 1975—1976 гг. (соответственно 5 и 10 эмбрионов). Кроме того, при тщательном исследовании эмбрионов в выводковых сумках была отмечена их гибель и дальнейшая резорбция на ранней стадии развития при вычлениении всего головного сегмента и закладки антенн 1, когда

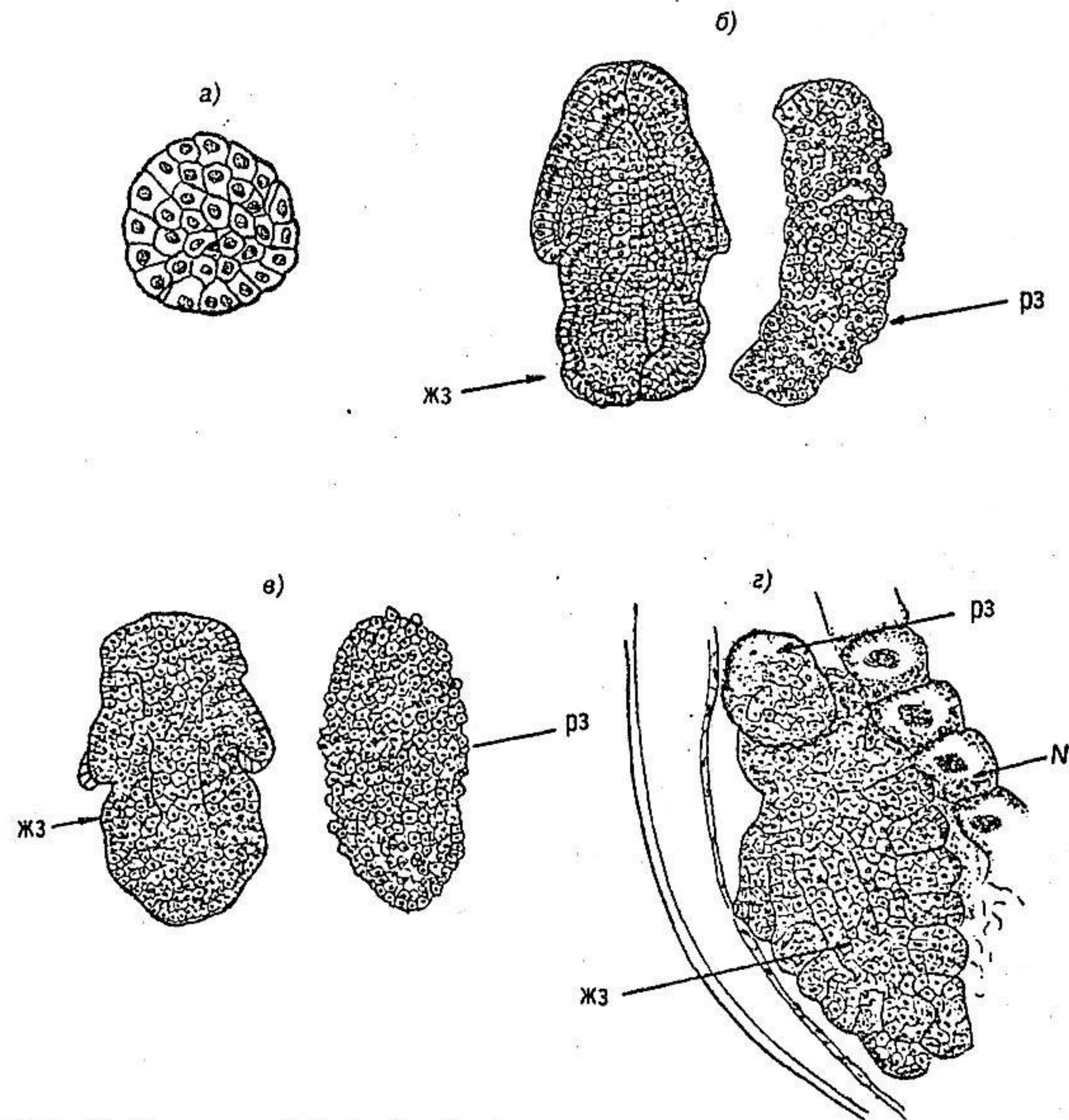


Рис. 10. Зародыши *Bythotrephes longimanus*.

а — эмбрион, поступивший из яичника в выводковую сумку (длина 75 мкм); б, в — эмбрион на стадии отчленения головного сегмента и антенн 1 (длина 340—350 мкм), справа — отмерший резорбирующийся зародыш; г — дальнейшая стадия резорбации эмбриона, жз — живой зародыш, рз — резорбирующийся, N — Nährboden.

длина эмбриона всего 330—350 мкм. Погибший зародыш выглядит мутным, у него разрыхляются ткани, нарушается эпителиальный слой (рис. 10). Резорбирующиеся эмбрионы хорошо видны и на гистологических препаратах (рис. 11). У особей с погибшими эмбрионами всегда патологически изменена плацента. Она представляет собой не целостную ткань с крупными наполненными содержимым клетками, а отдельные клетки с



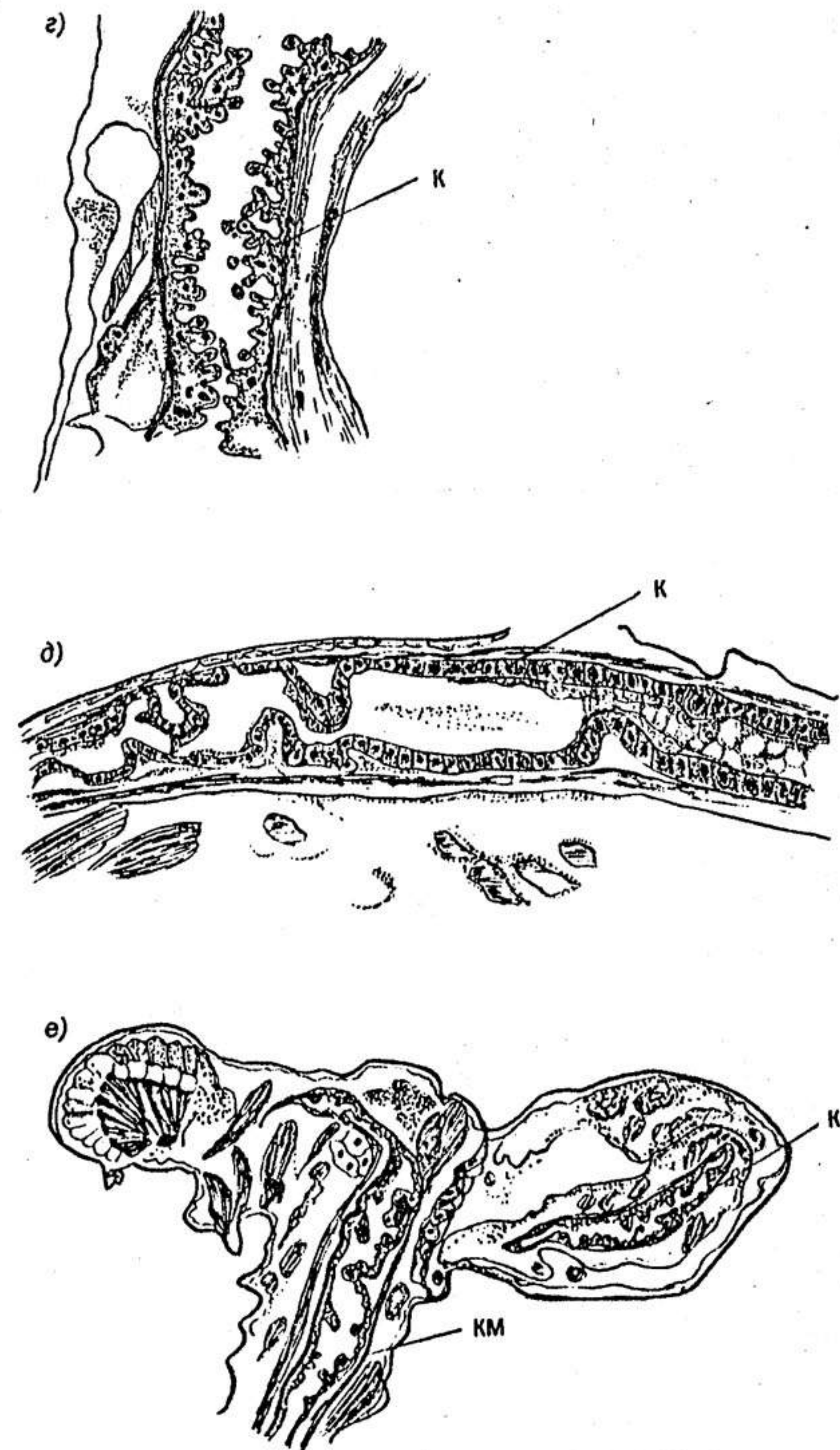
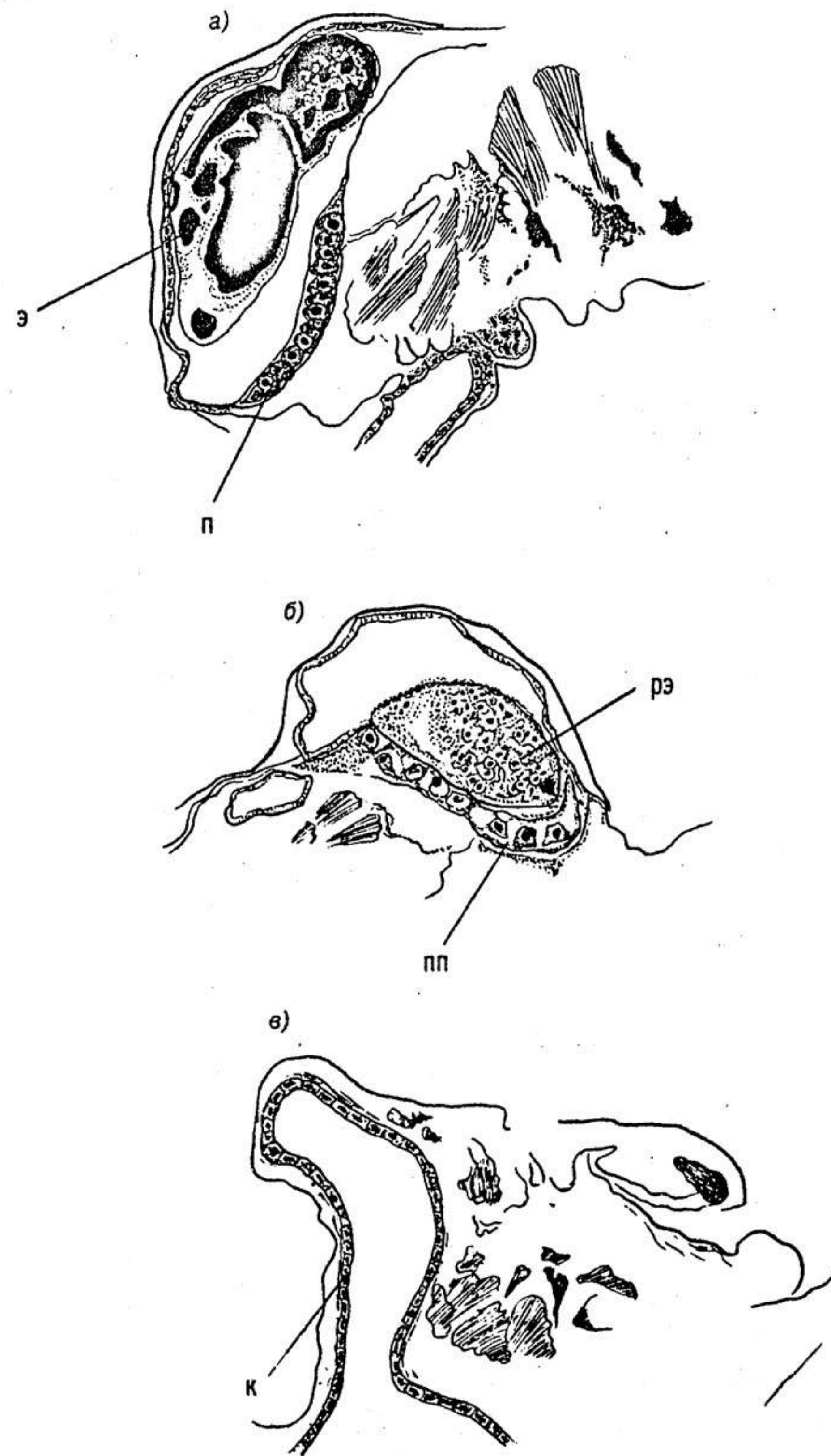


Рис. 11. Зародыши, плацента и кишечник *Bythotrephes longimanus*.  
 а - здоровый эмбрион (э) и здоровая плацента (п); б - резорбирующийся эмбрион (рэ) и патологически измененная плацента (пп); в - здоровый кишечник (к); з-е - больной кишечник (км - кишечник материнской особи, кэ - кишечник эмбриона).



большими пустотами между ними. В июле 1989 г. практически у всех рачков обнаружены нарушения кишечного эпителия. Вместо ровного слоя клеток, как это выглядит в норме, внутренняя стенка кишечника образовывала складки, часть клеток эпителия отслаивалась от базальной мембраны. Похожие патологические изменения наблюдались у зрелых эмбрионов, еще находящихся в выводковой сумке материнской особи (рис. 11).

Таблица 7

Состав популяции в Приплотинном плесе, %

Дата	Партеногенетические самки			Гамогенетические самки	Самцы
	Молодь без яиц в выводковых сумках	Молодые самки с зародышами 1-го помета	Взрослые самки с зародышами		
16 июля 1990 г.	32,5	9	51,5	4,5	5,5
7 и 30 июля 1975 г. <sup>1</sup>	31	9,5	56,5	1,35	5,7

<sup>1</sup> Данные работы [5].

Приведенные материалы показывают, что в Рыбинском водохранилище ухудшается состояние популяции олигосапроба *B. longimanus*. Это связано с ухудшением качества воды, что вызывает заболевания ракообразных. Отмирание зародышей в выводковой сумке матери связано с их плохим питанием из-за патологических изменений в плаценте.

Нарушения в размножении и патология внутренних органов — не следствие ухудшения питания битотрефа. Известно, что общее количество зоопланктона и, в частности, излюбленной пищи рачка — босмин в Рыбинском водохранилище неуклонно увеличивается. Угнетение популяции *B. longimanus* связано с загрязнением водоема.

### Заключение

Исследования зоопланктона в июле—августе 1989 г. в период устойчивой безветренной погоды показали, что отдельные районы водохранилища значительно различаются как по составу сообщества, так и по интенсивности его развития. В центральной озеровидной части водоема сохраняются черты

олиготрофии: высокая прозрачность, малое количество взвеси, слабое развитие фитопланктона, большая доля хищных форм, высокие индексы видового разнообразия. На открытых песчаных мелководьях зоопланктон представляет собой обедненное сообщество пелагиали: в нем нет специфических прибрежных видов. Акватории вблизи городов выделялись низкой прозрачностью воды, высокими показателями взвеси с большой долей минеральных частиц и присутствием зоопланктеров-сапробионтов. Индекс биоценологического сходства здесь снижался. Наибольшие акватории с биомассой выше  $5 \text{ г/м}^3$  располагались в средней части Шекснинского плеса (от ст. Любец до п. Мякса, 25—30 км от г. Череповца). От выхода сточных вод (устье р. Кошты) на участке длиной около 10 км до о. Каргач располагалась зона токсичных вод с трансформированным сообществом. Средний участок Шекснинского плеса выполняет функцию барьера при продвижении антропогенного эвтрофирования в центральные районы Главного плеса. Наибольшие индексы отмечены в зоне повышенной продуктивности в Шекснинском плесе, где в состав обычного сообщества водоема включаются виды-сапробионты и общая биомасса зоопланктона максимальна. Качество воды оценивали также по состоянию популяции олигосапроба-битотрефа. Отмечалось снижение плодовитости и резорбция зародышей на ранней стадии развития. Это связано с заболеванием рачков, выражающемся в патологических нарушениях эпителия кишечника и плаценты в результате загрязнения водоема и ухудшения условий существования видов-олигосапробов.

Строение планктонного сообщества в центральных районах Главного плеса типично для периода летней стагнации в водоеме с признаками олиготрофии. В Шекснинском же плесе благодаря притоку сточных вод, богатых биогенами и

Таблица 8

Характеристики зоопланктона разных частей плесов водохранилища

Характеристика	Волжский		Главный			Моложский в среднем	Шекснинский	
	В среднем	Нижняя	Западная	Северная	Центральная		Верхняя (токсичная)	Средняя и нижняя (эвтрофная)
Индекс Шеннона	3,10	3,30	3,30	3,20	3,37	3,10	3,27	3,70
Общая биомасса, $\text{г/м}^3$	2,35	3,45	1,58	1,64	1,51	1,76	1,36	4,30



органическим веществом, прослеживаются черты гетеротрофной сукцессии.

Индексы видового разнообразия зоопланктона и его общий количественный уровень развития в отдельных районах водохранилища летом 1991 г. приведены в табл. 8.

Индекс видового разнообразия в токсичной зоне в условиях проточности участка, куда поступают незагрязненные массы воды, богатые зоопланктоном, и одновременно сточные воды, мало показателен. Сообщество не успевает смениться за период прохождения участка длиной 7—10 км.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1989.
2. Владимирова Т. М. Продукция зоопланктона Рыбинского водохранилища // Биология и продуктивность пресноводных беспозвоночных. Л., 1974.
3. Галковская Г. А., Митянина И. Ф., Головиц В. А. Эколого-биологические основы массового культивирования коловраток. Минск, 1988.
4. Дзюбан Н. А., Ривьер И. К. Современное состояние зоопланктона р. Волги // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976.
5. Зозуля С. С. Функциональная морфология и поведение *Bythotrephes longimanus*: Автореф. дис. .... канд. биол. наук. М., 1979.
6. Крючкова Н. М. Роль фильтраторов зоопланктона в трофодинамике пресных вод. Л., 1984.
7. Литвинов А. С., Рошупко В. Ф. Гидрометеорологические условия на Рыбинском водохранилище в 1989 г. // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб, 1992.
8. Остапеня А. П. Соотношение между компонентами сестона // Экологическая система Нарочанских озер. Минск, 1985.
9. Ривьер И. К. Особенности функционирования зоопланктонных сообществ водоемов различных типов // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л., 1988.
10. Ривьер И. К., Лебедева И. М., Овчинникова Н. К. Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л., 1982.
11. Ривьер И. К., Овчинникова Н. К., Лебедева И. М. Динамика численности *Daphnia longispina* в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1979. № 41.
12. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972.

УДК 597. 08. 591

В. М. Володин

#### ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕЩА *ABRAMIS BRAMA* (L.) (*CYPRINIDAE*) РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Выполнен ретроспективный анализ основных показателей структуры популяции леща Рыбинского водохранилища в период 1953—1986 гг. Показана ее динамика в зависимости от изменений экологических условий в этом водоеме.

Неудовлетворительное состояние запасов рыб во внутренних водоемах, обусловленное ограниченностью масштабов естественного воспроизводства, а порой и результатами хозяйственной деятельности человека, вызывает настоятельную необходимость установления строгих нормативов их промыслового использования. Широко применяемые при этом упрощенные методы расчета численности и ихтиомассы, недоучет видовой и особенно популяционной специфики динамики численности часто приводят к заведомо ошибочным прогнозам вылова, к ошибкам в определении стратегии промысла и, как следствие, к тем или иным нарушениям структуры облавливаемых популяций рыб.

При установлении нормативов промысловой эксплуатации той или иной популяции следует исходить из того, что организм рыб в индивидуальном развитии проходит ряд последовательных этапов, каждый из которых отличается своеобразием „требований” к условиям среды. Неудовлетворение этих требований может приводить не только к задержкам в развитии и росте, но и к гибели особи. В отличающихся экологическими условиями водоемах „критические” периоды в жизни рыб могут не совпадать, и массовая элиминация будет происходить на разных этапах онтогенеза. В связи с этим структура отдельных популяций вида может существенно различаться, что необходимо учитывать при определении квоты вылова и стратегии промысла каждой из них. Более того, по тем же самым причинам может значительно изменяться и структура одной и той же популяции, что вызывает необходимость пересмотра во времени как нормативов, так и стратегии ее промысловой эксплуатации.

С 1953 г. лабораторией ихтиологии ИБВВ осуществляется мониторинг за состоянием ихтиофауны Рыбинского водохранилища. К настоящему времени накоплен огромный фактический материал, позволяющий проследить динамику структуры популяций ос-



новых промысловых видов рыб в этом водоеме на фоне изменений экологических условий, произошедших за истекшие 30 с лишним лет. Ретроспективный анализ подобного материала имеет важное значение для развития общей теории динамики численности рыб и для разработки экологических основ рационального неистощительного использования рыбных ресурсов внутренних водоемов, т. е. непосредственно для практики. В предлагаемой статье рассмотрены некоторые особенности структуры рыбной популяции леща в периоды нарастания ее численности и промысловых уловов (1953—1957 гг.) и снижения численности и уловов (1964—1968 гг.), а также в период относительной стабилизации численности и уловов (1973—1977 гг. и 1982—1986 гг.). В качестве элементов, характеризующих состояние структуры популяции на каждом из них, взяты возрастной состав, скорости роста размеров, массы и полового созревания и плодовитость. Для анализа использованы данные, полученные из исследовательских траловых и промысловых сетных уловов, средняя многолетняя плодовитость рассчитана за 1976—1988 гг. (табл. 1).

Таблица 1

Число особей, использованных для характеристики отдельных элементов структуры популяции леща (числитель — трал, знаменатель — сеть)

Период наблюдений	Возрастной состав	Скорость		Плодовитость
		роста	полового созревания	
1953—1957	2896 / 973	2717 / 937	1141	—
1964—1968	2980 / 1710	1837 / 1318	1082	78
1973—1977	4338 / 3216	2442 / 1913	1082	248
1982—1986	2636 / 3605	793 / 1569	1272	132
Итого	12850 / 9504	7789 / 5737	4577	820

#### Возрастной состав

В 1953—1957 гг. в исследовательских траловых уловах по численности выделялись две группы лещей. Одна из них, наиболее многочисленная (63 %), представлена рыбами в возрасте 7—19 лет, родившимися еще в речных условиях до зарегулирования стока и в первые годы заполнения водохранилища (поколения 1938—1950 гг. рождения). Вторая — молодыми неполовозрелыми особями в возрасте 1—6 лет, родившимися в основном уже после наполнения водоема до проектной отметки (поколения 1947—1956 гг. рождения). Промысел в эти годы также базировался исключительно на рыбах первой группы (более 90 % в уловах), хотя неполовозрелых рыб в уловах в целом было довольно много, в среднем 42,4 % общего числа вылавливаемых лещей (табл. 2 и 3).

Таблица 2

Возрастной состав, общая численность (числитель) и численность половозрелых рыб (знаменатель) в уловах леща, %

Период на- блюдений	Возраст, лет															Сум- ма
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
Исследовательский траловый улов																
1953—1957	$\frac{0,6}{0}$	$\frac{5,9}{0}$	$\frac{7,9}{0}$	$\frac{15,5}{0}$	$\frac{4,6}{0}$	$\frac{2,8}{0,3}$	$\frac{5,6}{0,3}$	$\frac{10,6}{1,2}$	$\frac{6,8}{1,4}$	$\frac{10,4}{4,7}$	$\frac{12,5}{8,6}$	$\frac{10,1}{8,0}$	$\frac{5,6}{5,5}$	$\frac{0,8}{0,8}$	$\frac{0,3}{0,3}$	$\frac{100}{30,8}$
1964—1968	$\frac{1,5}{0}$	$\frac{0,4}{0}$	$\frac{4,4}{0}$	$\frac{19,0}{0}$	$\frac{18,2}{0}$	$\frac{20,3}{0}$	$\frac{14,1}{0,5}$	$\frac{9,1}{1,9}$	$\frac{4,2}{1,8}$	$\frac{3,3}{2,1}$	$\frac{2,6}{2,1}$	$\frac{1,3}{1,2}$	$\frac{1,0}{1,0}$	$\frac{0,4}{0,4}$	$\frac{0,2}{0,2}$	$\frac{100}{11,2}$
1973—1977	$\frac{0,1}{0}$	$\frac{4,9}{0}$	$\frac{5,3}{0}$	$\frac{15,3}{0}$	$\frac{18,2}{0}$	$\frac{14,3}{0}$	$\frac{8,4}{1,8}$	$\frac{8,5}{4,2}$	$\frac{8,0}{5,8}$	$\frac{5,4}{4,6}$	$\frac{4,5}{4,4}$	$\frac{3,2}{3,2}$	$\frac{2,1}{2,1}$	$\frac{1,2}{1,2}$	$\frac{0,6}{0,6}$	$\frac{100}{28,0}$
1982—1986	$\frac{0}{0}$	$\frac{0,6}{0}$	$\frac{4,2}{0}$	$\frac{8,2}{0}$	$\frac{19,5}{0}$	$\frac{10,6}{0}$	$\frac{10,1}{0,6}$	$\frac{8,8}{1,4}$	$\frac{7,7}{2,7}$	$\frac{6,9}{4,4}$	$\frac{9,6}{8,3}$	$\frac{4,8}{4,5}$	$\frac{4,5}{4,5}$	$\frac{3,4}{3,4}$	$\frac{1,1}{1,1}$	$\frac{100}{30,9}$
Промысловый сетный улов																
1953—1957	—	—	$\frac{0}{0}$	$\frac{0,5}{0}$	$\frac{1,6}{0}$	$\frac{1,7}{0}$	$\frac{1,4}{0,1}$	$\frac{6,7}{0,8}$	$\frac{13,7}{2,9}$	$\frac{16,6}{7,5}$	$\frac{20,5}{14,0}$	$\frac{17,6}{13,9}$	$\frac{14,1}{13,8}$	$\frac{5,0}{5,0}$	$\frac{0,6}{0,6}$	$\frac{100}{58,6}$
1964—1968	—	—	$\frac{0}{0}$	$\frac{0,9}{0}$	$\frac{10,5}{0}$	$\frac{8,9}{0}$	$\frac{16,9}{0,6}$	$\frac{15,1}{3,2}$	$\frac{12,6}{5,3}$	$\frac{10,9}{7,0}$	$\frac{10,4}{8,6}$	$\frac{5,1}{4,9}$	$\frac{4,3}{4,3}$	$\frac{2,6}{2,6}$	$\frac{1,8}{1,8}$	$\frac{100}{38,3}$
1973—1977	—	—	$\frac{0,2}{0}$	$\frac{2,0}{0}$	$\frac{4,8}{0}$	$\frac{7,9}{0}$	$\frac{9,6}{2,1}$	$\frac{10,3}{5,1}$	$\frac{14,8}{10,7}$	$\frac{16,1}{13,9}$	$\frac{11,5}{11,3}$	$\frac{7,2}{7,2}$	$\frac{5,3}{5,3}$	$\frac{5,4}{5,4}$	$\frac{4,9}{4,9}$	$\frac{100}{65,9}$
1982—1986	—	—	$\frac{0}{0}$	$\frac{0,3}{0}$	$\frac{0,86}{0}$	$\frac{1,11}{0}$	$\frac{1,5}{0,1}$	$\frac{4,3}{0,7}$	$\frac{10,9}{3,8}$	$\frac{21,0}{13,5}$	$\frac{16,5}{14,3}$	$\frac{12,1}{11,4}$	$\frac{9,0}{9,0}$	$\frac{9,6}{9,6}$	$\frac{13,1}{13,1}$	$\frac{100}{75,5}$



Таблица 3  
Численность (числитель, тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса (знаменатель, г/м<sup>3</sup>) зоопланктона в прибрежье водохранилища [17]

Тип побережья	V	VI	VII	VIII	IX	X	Средняя
Защищенное	$\frac{362}{0,28}$	$\frac{855}{3,75}$	$\frac{344}{2,11}$	$\frac{207}{1,93}$	$\frac{359}{2,27}$	—	$\frac{458}{2,82}$
Открытое	$\frac{105}{0,26}$	$\frac{114}{1,10}$	$\frac{107}{1,64}$	$\frac{151}{2,51}$	$\frac{70}{0,96}$	$\frac{10}{0,12}$	$\frac{109}{1,29}$

После наполнения водохранилища до НПУ уловы леща неуклонно возрастали год от года и достигли максимума (1,75 тыс.т, или 380 кг/км<sup>2</sup>) в 1958 г., а затем стали снижаться (рис. 1). По данным Л. К. Ильиной и А. Г. Поддубного [6], ежегодное нарастание уловов рыбы, в том числе леща, достигалось в основном за счет постоянного увеличения числа сетей на лову, т. е. за счет увеличения интенсивности промысла. Вместе с тем увеличение общей промысловой нагрузки на стадо рыб сопровождалось противоположным процессом — уменьшением улова на одну сеть, т. е. снижением улова на единицу промыслового усилия. К 1958 г. стало наблюдаться уменьшение среднего размера рыб в уловах и уменьшение числа производителей в составе нерестовой части популяции. Кроме всего прочего, весьма низкой оказалась численность молоди поколений 1957—1959 гг. рождения. На основании этих наблюдений названные авторы пришли к выводу о том, что в 1957—1959 гг.

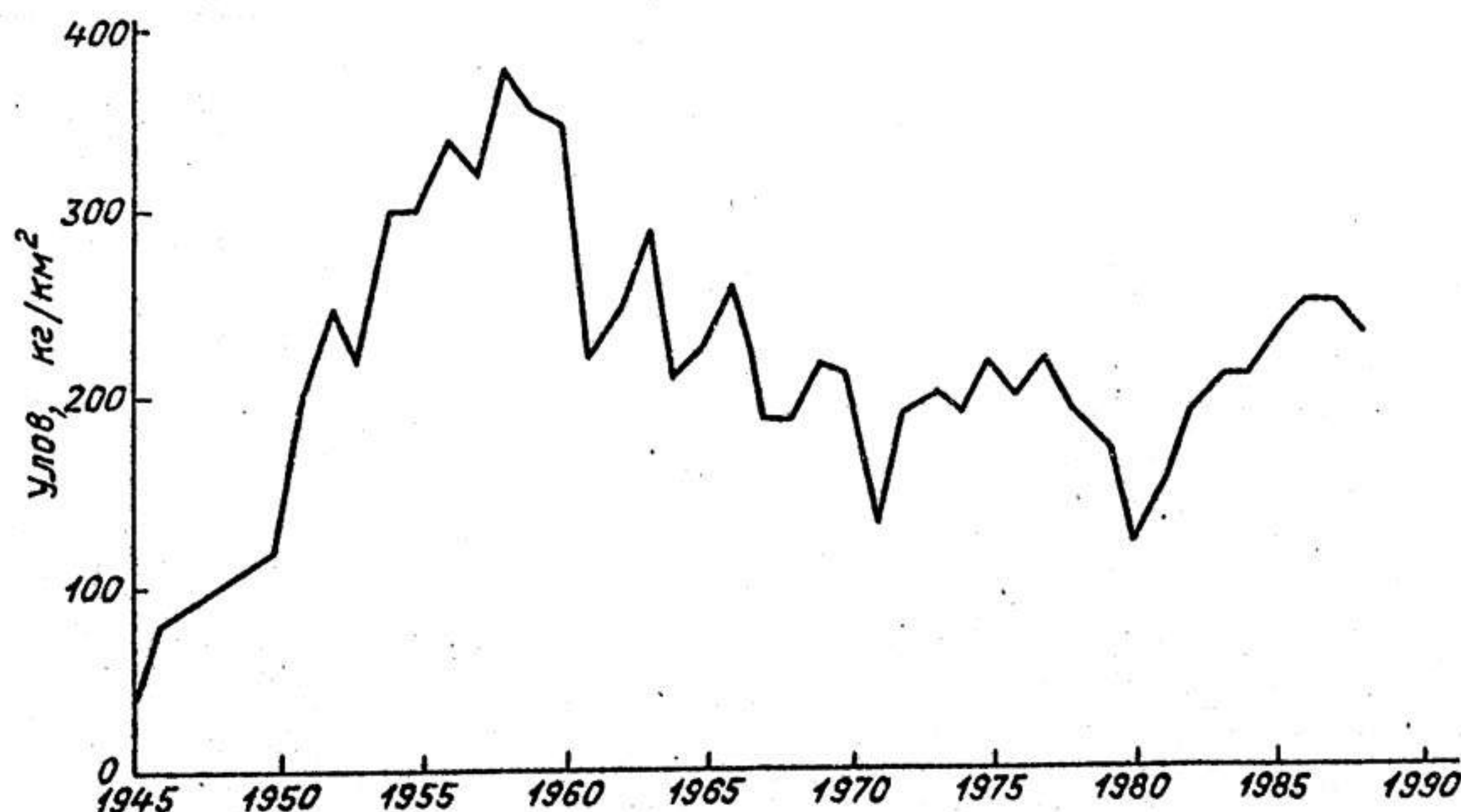


Рис. 1. Промысловые уловы леща в Рыбинском водохранилище.

состояние запасов леща в Рыбинском водохранилище, несмотря на высокие промысловые уловы, стало напряженным, особенно в Волжском и Шекснинском плесах. Данное обстоятельство потребовало введения ограничительных мер на промысел этого и других ценных в промысловом отношении видов рыб. В 1961 г. на водохранилище установлен запрет промыслового лова в период размножения рыб, а несколько позже лимитирован годовой вылов щуки, леща и судака, причем для леща этот лимит определен в пределах 25 % его промыслового запаса. Введенные ограничения существуют и в настоящее время. К сожалению, ожидаемого результата — поддержания запасов и уловов на уровне конца 50-х годов — эти мероприятия не принесли. Уловы продолжали падать, и к 1971 г. годовой вылов леща снизился до 0,6 тыс.т, т. е. уменьшился почти в 3 раза по сравнению с 1958 г.

К началу 60-х годов рыбы речных и первых водохранилищных поколений практически полностью закончили свое существование. В результате в 1964—1968 гг. в траловых уловах леща более 60 % приходилось уже на долю молодых неполовозрелых рыб в возрасте

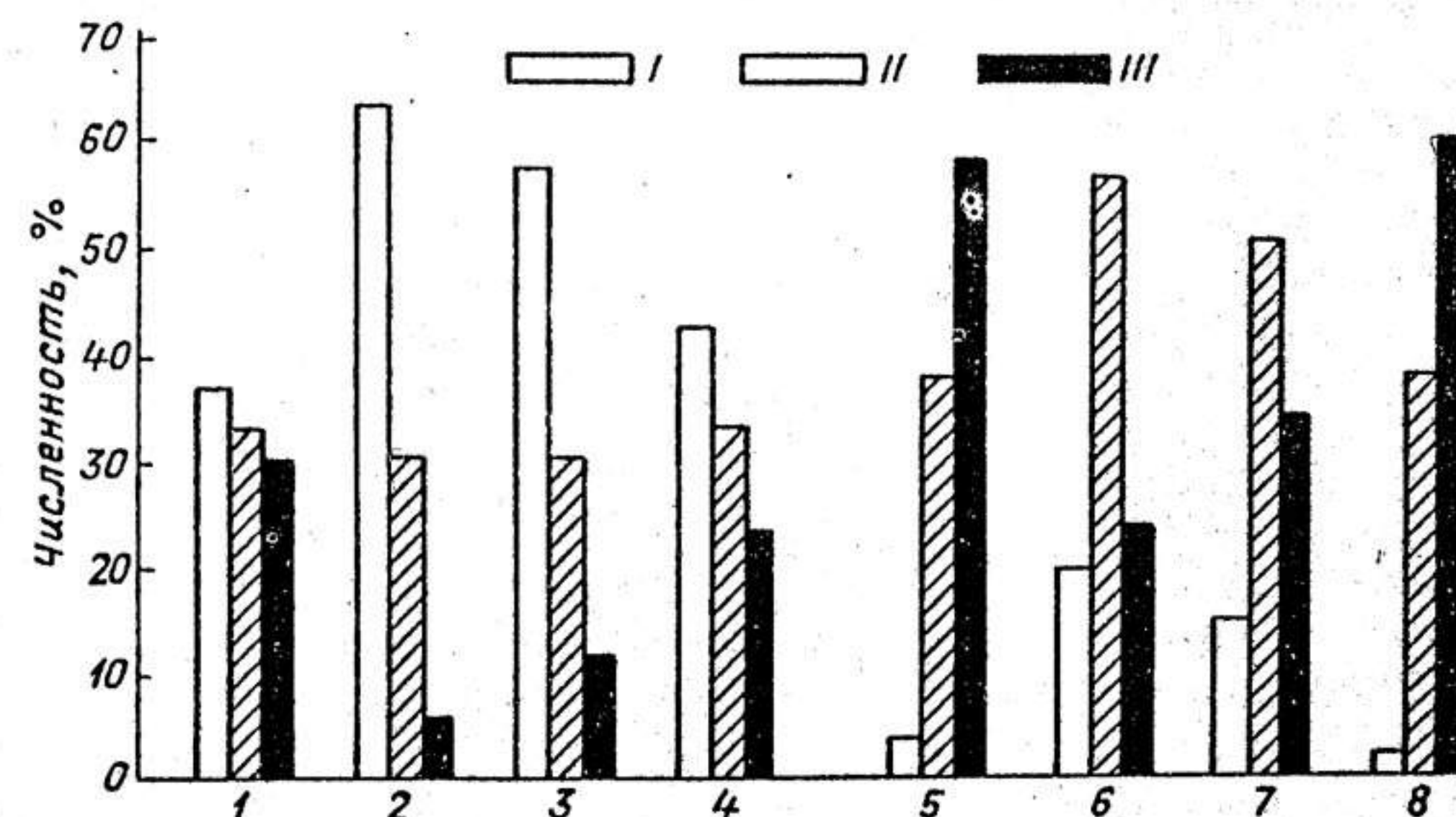


Рис. 2. Возрастной состав леща в исследовательских траловых (1—4) и промысловых (5—8) сетных уловах.

I — 1—6 лет, II — 7—10 лет, III — 11 лет и старше; 1, 5 — 1953—1957 гг.; 2, 6 — 1964—1968 гг.; 3, 7 — 1973—1977 гг.; 4, 8 — 1980—1986 гг.

до 7 лет. Относительная численность рыб в возрасте 7—10 лет (период полового созревания) составляла около 30 %, а рыб старших возрастных групп только 5,5 %. Произошло явное омоложение популяции (см. табл. 2, рис. 2). Средний возраст лещей



в траловых уловах с 7,7 года в 50-х годах уменьшился до 6,1 года. Это омоложение отразилось и на возрастном составе леща в промысловых уловах. В них стали преобладать рыбы младшего и среднего возраста. Средний возраст лещей в промысловых уловах с 10,7 лет в 50-х годах уменьшился до 8,7 лет. Относительное количество неполовозрелых рыб в уловах увеличилось до 61,7 %.

С 1972—1977 г. уловы леща в водохранилище несколько увеличились, достигнув 1,1 тыс. т (240 кг/км<sup>2</sup>), а затем в 1980 г. уменьшились до 0,55 тыс. т (120 кг/км<sup>2</sup>) и в 1986 г. вновь возросли до 1,17 тыс. т.

Начиная с 70-х годов возрастная структура популяции леща в Рыбинском водохранилище стала восстанавливаться. При одинаковой в 50-х и 60-х годах относительной численности рыб среднего возраста (примерно 30 %) доля рыб старшего возраста по сравнению с 60-ми годами в 1973—1977 гг. увеличилась в 2 раза, а в 1982—1986 гг. — в 4 раза. Это увеличение произошло за счет уменьшения относительной численности молодых неполовозрелых особей. Средний возраст лещей в траловых уловах в 70-х годах увеличился до 6,6 года, а в 80-х — до 7,7 года. В результате возрастная структура леща в траловых уловах приобрела почти полное сходство с таковой 50-х годов.

Аналогичные изменения наблюдались и в промысловых сетных уловах (см. табл. 3). Относительная численность рыб старших возрастов в 1982—1986 гг. увеличилась до 60 %, особей среднего возраста — до 38 %, а доля молодых неполовозрелых рыб составила в уловах леща всего 2 %. Общее количество неполовозрелых рыб в промысловых уловах леща в 70-х годах снизилось до 34,1 %, а в 80-х годах — до 24,5 %. Средний возраст лещей в уловах был равен 9,5 года, а в 1982—1986 гг. — 11,4 года, т.е. больше, чем в 50-х годах.

Таким образом, в 70—80-х годах в популяции леща Рыбинского водохранилища после „депрессии“, имевшей место в 60-х годах, постепенно уменьшалась доля неполовозрелых особей и увеличивалась доля рыб старшего возраста, что отразилось на возрастном составе леща в исследовательских траловых и в промысловых сетных уловах. Полагаем, что основной причиной наблюдавшегося старения популяции была повышенная естественная смертность рыб младшего возраста, особенно молоди, на современном этапе формирования водохранилища, обусловленная значительными изменениями прибрежной и литоральной зон водоема.

В 50—60-х годах на воспроизводство запасов рыб сильно влияли массивы мертвых затопленных лесов. Судя по графику, приведенному в работе С. Н. Тачалова [18], при наполнении ложа водохранилища было затоплено около 1,5 тыс. км<sup>2</sup> лесов и кустарников и 8 тыс. км<sup>2</sup> торфяных болот, из которых впоследствии

образовались заросшие торфяные сплавины. Общая площадь последних в 1956 г. достигала 47,5 км<sup>2</sup>, а в 1961 г. 36,9 км<sup>2</sup>. В затопленных лесах, заросших заливах и защищенных мертвыми лесами лагунах развивалась богатейшая эпифауна. Так, по данным Ф. М. Мордухай-Болтовского [10], в этих районах биомасса глиптотендипеса вместе с пиявками и мшанками достигала 50—120 г/м<sup>2</sup>, а в грунте под деревьями — 5—10 г/м<sup>2</sup>. Для сравнения укажем, что в открытой части Центрального плеса биомасса бентоса не превышала 1—5, а в песках побережья — 0,1—0,2 г/м<sup>2</sup>. В защищенных лесами заросшем побережье высокой численности и биомассы достигали планктонные организмы. В одном из таких участков в 1974 г., например, численность зоопланктона в среднем за вегетационный период составляла 458 тыс. экз./м<sup>3</sup>, а биомасса — 2,82 г/м<sup>3</sup> (табл. 3), достигнув максимума в июне в период нагула личинок рыб [17].

По мере нарушения и исчезновения затопленных лесов разрушались и исчезали растительные ценозы во временно затопляемой зоне водохранилища. Так, по данным Л. К. Ильиной и Н. А. Гордеева [5], в 1950—1957 гг. в целом по водохранилищу при отметке уровня 102 м площади нерестилищ фитофилов достигали 232,2 км<sup>2</sup>, а при отметке 101 м — 20,1 км<sup>2</sup>, в 1963—1967 гг. только 18,4 и 5,4 км<sup>2</sup> соответственно. В 70-х годах площади эффективных нерестилищ сократились еще больше и с тех пор не превышают 8 км<sup>2</sup> даже в многоводные годы [14].

Заросли высшей водной растительности прибрежной зоны служат не только местами для размножения фитофилов, но и представляют собой богатые кормом отличные убежища для родившейся молоди. Недостаток последних приводит к тому, что молодь леща вместе с молодью других видов рыб в больших количествах еще в личиночном периоде ветровыми течениями выносятся из побережья в открытую часть водохранилища [8]. Здесь на ранних этапах развития молодь карповых явно испытывает недостаток соответствующих кормовых объектов и, вероятно, в массе погибает от голода и механических повреждений во время частых в весенний период штормов. Немало ее гибнет и в остаточных водоемах, отчленяющихся от основной акватории при падении уровня водохранилища осенью и зимой [13].

Вместе с тем в Рыбинском водохранилище вследствие сложности рельефа дна, особенно в его Центральном плесе, имеется много глубоководных участков, необходимых для нормального существования взрослого леща. Повышенная элиминация молоди на первом-втором годах жизни — с одной стороны, и благоприятные условия для выживания достигших половой зрелости особей — с другой, и определяют преобладание в составе популяции рыб среднего и старшего возраста. Не исключено, что второй причи-



ной данного явления может быть также недостаточно полный промысел этого вида в водоеме, обусловленный существующим лимитом вылова. На это указывают, в частности, отмеченное накопление в составе популяции рыб старшего возраста и относительная стабильность ежегодных промысловых уловов леща на уровне 200 кг/км<sup>2</sup> начиная с середины 60-х годов после введения ограничений для промысла.

### Скорость роста размеров

Судя по данным исследовательских траловых уловов, скорость роста размеров лещей в возрасте 8 лет и больше во все рассматриваемые периоды была довольно сходной (табл. 4). Наблюдаемые между некоторыми возрастными классами различия хотя статистически и достоверны, но все же мало значимы. Они обусловлены, вероятно, погрешностями измерения рыб, на что может указывать случайный характер распределения этих различий по временным периодам. Вместе с тем молодые неполовозрелые особи в 70-х годах и в первой половине 80-х росли явно хуже, что в 50—60-х годах. Особенно ярко замедление роста выявляется при сравнении массы тела одновозрастных рыб (табл. 5). Заметим, кстати, что в 70-х годах низкая скорость роста массы наблюдалась и у рыб среднего и старшего возрастов.

Основными местами обитания и нагула взрослых половозрелых лещей в водохранилище служат бывшие русла рек, ручьев и многочисленных глубоких впадин, образовавшихся на месте затопленных озер, низин и пр. Грунтовый комплекс этих станций представлен преимущественно богатыми в кормовом отношении серыми и песчанистыми серыми илами. Неполовозрелые лещи обитают, как правило, в литорали и сублиторали, грунтовый комплекс которых состоит главным образом из сравнительно бедных зообентосом размываемых почв и песков.

Гидрологическая съемка в 1978 г. показала [3], что грунтовый комплекс ложа Рыбинского водохранилища за прошедшие 25 лет после первого исследования в 1955 г. [9] существенно трансформировался (табл. 6). Размываемые почвы литорали и сублиторали оказались почти полностью погребенными под песчаными отложениями, зато в 5 раз увеличились площади продуктивных песчанистых серых и серых илов. В несколько раз возросла и биомасса бентоса на основных типах грунтов водоема [1, 12, 15]. В результате в 1978—1985 гг. в целом по водохранилищу она была в 5,6 раза выше, чем в 1952—1968 гг. (табл. 7). Тем не менее темп роста взрослых лещей по существу не изменился, а темп роста неполовозрелых рыб даже понизился (см. табл. 5, 6). Данное несоответствие между улучшением состояния кормовой базы и ростом леща с точки зрения канонизированного представления

Таблица 4

Размеры леща по данным исследовательских траловых уловов, мм

Ряд	Период наблюдений	Возраст рыб, лет										
		4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
1	1953—1957	212±1	233±1	260±1	280±2	300±1	322±2	343±2	369±1	371±1	384±2	
2	1964—1968	211±1	240±1	260±1	285±1	309±1	324±1	343±2	366±2	380±2	375±2	
3	1973—1977	204±1	224±1	256±1	278±1	300±1	320±1	341±1	354±2	365±2	378±2	
4	1982—1986	195±2	227±2	248±1	274±1	297±1	320±1	340±1	356±1	371±1	384±1	
Число исследованных рыб		814	1167	728	692	980	804	802	769	668	365	
Достоверность различий между рядами (по Стьюденту)												
1 — 2		0,7	5,0	0,0	2,3	6,4	0,9	0,0	1,4	4,1	3,2	
1 — 3		5,7	6,4	2,8	0,9	0,0	0,9	0,9	6,8	8,7	2,1	
1 — 4		7,7	2,7	8,6	2,7	2,1	0,9	1,4	9,3	0,0	0,0	
2 — 3		5,0	11,4	2,9	5,0	6,4	2,9	0,9	4,3	5,3	1,1	
2 — 4		7,3	5,9	8,6	7,9	8,6	2,9	1,4	4,5	4,1	4,1	
3 — 4		4,1	1,4	5,7	2,9	2,1	0,0	0,7	0,9	2,7	2,7	



Таблица 5

Масса тела леща по данным исследовательских траловых уловов, г

Ряд	Период наблюдений	Возраст рыб, лет										
		4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
1	1953—1957	203±5	249±7	383±13	488±10	570±11	782±15	916±15	1060±11	1142±12	1208±16	
2	1964—1968	215±2	300±4	390±6	520±8	660±9	727±10	890±18	1077±24	1200±23	—	
3	1973—1977	175±3	244±4	363±5	455±5	582±7	670±9	812±10	975±13	1062±12	1148±16	
4	1982—1986	171±7	261±5	303±10	414±7	577±5	724±5	849±5	979±6	1128±10	1228±12	
Число исследованных рыб		750	1107	736	638	668	612	590	634	371	219	

242

Достоверность различий между рядами (по Стьюденту)

1 — 2	2,2	6,3	0,5	2,5	6,3	3,0	1,1	0,6	2,2	—
1 — 3	4,8	0,6	1,4	3,0	0,9	6,4	5,8	5,0	4,7	2,7
1 — 4	3,7	1,4	4,9	6,0	0,6	3,7	4,2	6,6	0,9	1,0
2 — 3	11,1	0,9	3,5	6,9	6,8	4,2	3,8	3,7	5,3	—
2 — 4	6,0	5,9	7,7	9,7	8,0	0,3	2,2	3,9	2,9	—
3 — 4	0,5	2,7	5,5	4,6	0,6	5,3	3,3	0,3	4,2	4,0

Таблица 6

Типы грунтов и биомасса бентоса в водохранилище в разные годы [1, 3, 12, 15]

Грунт	Площадь (1955 г.)		Биомасса бентоса (1952—1968 гг.)		Площадь (1978 г.)		Биомасса бентоса (1970—1978 гг.)		Биомасса бентоса (1978—1985 гг.)	
	%	км <sup>2</sup>	г/м <sup>2</sup>	г	%	км <sup>2</sup>	г/м <sup>2</sup>	г	г/м <sup>2</sup>	г
Размытые почвы	55	2499,3	0,9	2249,37	5	227,2	2,3	522,56	4,0	908,80
Чистые и илистые пески	20	908,8	0,4	363,52	42	1908,6	2,1	4008,06	5,1	9733,86
Торфянистые илы	13	590,8	2,8	1654,24	8	363,5	2,5	908,75	2,6	945,10
Переходные илы	4	181,8	4,7	854,46	5	227,2	10,1	2294,27	2,9	658,88
Вся литораль и сублитораль	92	4180,7	1,2	5121,59	60	2726,5	4,3	7733,64	4,8	12246,64
Серые песчаные и серые илы	8	363,5	6,9	2508,15	40	1817,7	12,1	21994,17	16,8	30537,36
Все водохранилище	100	4544,2	1,7	7629,74	100	4544,2	7,4	29727,81	9,6	42784,00

243



Размеры леща по данным исследовательских траловых (числитель) и промысловых (знаменатель) сетных уловов, мм

Период наблюдений	Возраст рыб, лет									
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1953—1957	$\frac{212 \pm 1}{205 \pm 3}$ (2,2)	$\frac{233 \pm 1}{232 \pm 5}$ (0,2)	$\frac{260 \pm 2}{242 \pm 6}$ (2,8)	$\frac{280 \pm 2}{279 \pm 3}$ (0,3)	$\frac{300 \pm 1}{303 \pm 2}$ (1,3)	$\frac{322 \pm 2}{320 \pm 2}$ (0,5)	$\frac{343 \pm 2}{338 \pm 2}$ (1,2)	$\frac{369 \pm 1}{359 \pm 1}$ (7,1)	$\frac{377 \pm 1}{364 \pm 2}$ (5,8)	$\frac{384 \pm 2}{377 \pm 3}$ (1,9)
1964—1968	$\frac{211 \pm 1}{219 \pm 2}$ (3,6)	$\frac{240 \pm 1}{248 \pm 2}$ (3,6)	$\frac{260 \pm 1}{272 \pm 1}$ (6,4)	$\frac{285 \pm 1}{296 \pm 1}$ (7,8)	$\frac{309 \pm 1}{320 \pm 2}$ (7,8)	$\frac{324 \pm 2}{332 \pm 1}$ (5,7)	$\frac{343 \pm 2}{345 \pm 1}$ (0,9)	$\frac{356 \pm 2}{370 \pm 2}$ (6,2)	$\frac{380 \pm 2}{371 \pm 2}$ (2,2)	$\frac{375 \pm 2}{391 \pm 3}$ (4,4)
1973—1977	$\frac{204 \pm 1}{230 \pm 1}$ (18,4)	$\frac{224 \pm 1}{265 \pm 2}$ (18,3)	$\frac{256 \pm 1}{302 \pm 1}$ (38,3)	$\frac{278 \pm 1}{298 \pm 1}$ (14,2)	$\frac{300 \pm 1}{315 \pm 1}$ (10,6)	$\frac{320 \pm 1}{335 \pm 1}$ (10,6)	$\frac{341 \pm 1}{345 \pm 1}$ (2,8)	$\frac{354 \pm 2}{359 \pm 1}$ (1,8)	$\frac{365 \pm 2}{369 \pm 1}$ (1,8)	$\frac{378 \pm 2}{385 \pm 2}$ (1,8)
1982—1986	$\frac{195 \pm 2}{212 \pm 2}$ (8,5)	$\frac{227 \pm 2}{239 \pm 2}$ (6,0)	$\frac{248 \pm 1}{262 \pm 3}$ (4,4)	$\frac{274 \pm 1}{286 \pm 2}$ (5,3)	$\frac{297 \pm 1}{307 \pm 1}$ (7,1)	$\frac{320 \pm 1}{327 \pm 1}$ (5,0)	$\frac{340 \pm 1}{344 \pm 1}$ (2,8)	$\frac{356 \pm 1}{358 \pm 1}$ (1,4)	$\frac{371 \pm 1}{373 \pm 1}$ (1,4)	$\frac{384 \pm 1}{386 \pm 1}$ (1,4)

Примечание. В скобках приведены средние коэффициенты различий (по Стьюденту).

о зависимости скорости роста рыб от обеспеченности их пищей выглядит парадоксальным. Тем не менее оно есть и нужно попытаться найти его причины. Таковых, на наш взгляд, в Рыбинском водохранилище существует по крайней мере две.

В качестве одной из них может служить постоянно действующий селективный отбор сетными орудиями лова из каждого нарождающегося поколения в первую очередь наиболее быстро растущих особей, сравнительно рано достигающих промысловых размеров и возможности быть пойманными объячеивающими орудиями лова. Сопоставление размеров одновозрастных рыб в исследовательских траловых и промысловых сетных уловах показывает, что начиная с 60-х годов при промысле изымаются из состава популяции прежде всего именно быстрорастущие особи, причем практически из каждого возрастного класса (табл. 7). Несмотря на умеренную интенсивность промысла, продолжительное воздействие такого отбора вполне могло оказать ощутимое отрицательное влияние на генофонд популяции. На это, в частности, указывает изменение относительной численности в ее составе лещей, характеризующихся сравнительно быстрым ростом (табл. 8). В 1982—1986 гг. по сравнению с 1953—1957 гг. их число в группе рыб в возрасте 4—9 лет уменьшилось в 9 раз, а среди рыб более старшего возраста — почти в 13 раз. Аналогичная картина наблюдается и в промысловых сетных уловах. В 80-х годах по сравнению с 70-ми в первой группе число быстрорастущих рыб снизилось в 5 раз, а во второй — в 9 раз.

Таблица 8

Число лещей с быстрым типом роста в исследовательских траловых (числитель) и промысловых сетных (знаменатель) уловах в разные годы, %

Возраст рыб, лет	1953—1957	1964—1968	1973—1977	1982—1986
4 — 9	13,1 / 7,4	9,6 / 14,7	6,0 / 26,2	1,4 / 5,1
10 — 13	16,6 / 6,2	10,8 / 6,9	3,6 / 5,5	1,3 / 0,6

В качестве второй причины, влияющей на снижение скорости роста лещей, вероятно, можно назвать все более усиливающееся загрязнение водохранилища промышленными, бытовыми и сельскохозяйственными стоками. Известно, что загрязняющие вещества, поступающие в водоем вместе со сточными водами, не только снижают интенсивность потребления и усвоения пищи, но и непосредственно отрицательно влияют на их рост, замедляя синтез коллагена в позвоночнике [2, 7, 11]. В наибольшей степени при этом страдают бентофаги, заглатывающие в кишечник вместе с пищей частички или, активно сорбирующие на своей поверхности различные загрязняющие вещества.



## Половое созревание

В Рыбинском водохранилище половое созревание рыб одного и того же поколения леща растянуто до 7 лет. Небольшое число особей, главным образом самцы, созревает в возрасте 7 лет. Большинство же рыб (84 %) становятся половозрелыми в возрасте 11 полных лет. В результате ко времени полового созревания всех рыб данного поколения часть особей может принять участие в размножении 2—7 раз (табл. 9).

Таблица 9

Число половозрелых лещей в разные годы, %

Период наблюдений	Возраст рыб, лет							
	6	7	8	9	10	11	12	13
1953—1957	0	5,7	11,4	21,3	45,0	68,4	78,8	98,0
1964—1968	0	3,5	21,1	42,2	64,0	83,0	95,2	100
1973—1977	0	21,8	49,6	72,1	86,0	98,0	100	100
1982—1986	0	6,1	16,2	34,5	64,0	86,6	94,5	100
Среднее								
Эмпирический ряд	0	9,3	37,0	42,5	64,8	84,0	91,9	100
Выровненный ряд	0	9,3	29,6	48,1	63,8	80,2	92,0	100

Возможное число повторностей нереста

Число нерестов

1	0	9,3	20,3	18,5	15,7	16,4	11,8	8,0
2	0	0	9,3	20,3	18,5	15,7	16,4	11,8
3	0	0	0	9,3	20,3	18,5	15,7	16,4
4	0	0	0	0	9,3	20,3	18,5	15,7
5	0	0	0	0	0	9,3	20,3	18,5
6	0	0	0	0	0	0	9,3	20,3
7	0	0	0	0	0	0	0	9,3
Число рыб, %	0	9,3	29,6	48,1	63,8	80,2	92,0	100

Число половозрелых рыб данного возраста в отдельные годы может различаться, причем иногда значительно. В 60-е годы и особенно в 70-е наблюдалось заметное ускорение полового созревания по сравнению с 50-ми. В 50-х годах массовое половое созревание лещей происходило в возрасте 12 лет, тогда как в 60-х — в возрасте 11 лет, а в 70-х — в возрасте 10 лет. Кроме того, в 70-х годах в возрасте 7 лет созревало почти в 4 раза

больше рыб, чем в 50-х и в 6 раз больше, чем в 60-х. Ускорение полового созревания наряду с омоложением возрастной структуры привело к тому, что в составе нерестового стада преобладали впервые созревающие особи, а его относительная численность в 60-х годах была почти в 3 раза меньше, чем в 50-х. Однако в 80-х годах картина резко изменилась. Темп полового созревания стал вновь таким же, как в 60-х. Причина данного явления не совсем ясна. Наиболее вероятно, оно связано с замедлением роста молодых рыб на этапах, предшествующих половому созреванию.

## Плодовитость

Плодовитость одноразмерных самок леща Рыбинского водохранилища колеблется в широких пределах. Имеющиеся материалы позволяют сравнить ее средние значения в рассматриваемые периоды (табл. 10). Оказалось, что в 70-х годах в период восстановления возрастной структуры популяции после депрессии, имевшей место в 60-х годах, ускорение полового созревания рыб сопровождалось уменьшением средней плодовитости одноразмерных самок. В последующий период замедление полового созревания сопровождалось обратным процессом — увеличением плодовитости. Темп полового созревания леща в 80-х годах был примерно таким же, как в 60-х, очень близкой оказалась и средняя абсолютная плодовитость одноразмерных самок. Если замедление полового созревания в 80-х годах можно связать с замедлением роста рыб на этапах, предшествующих половому созреванию, то увеличение плодовитости на фоне этого явления удовлетворительного объяснения не находит.

Литературные данные [4, 16] и собственные небольшие по объему материалы, относящиеся к 50-м годам, позволяют полагать, что в эти годы одноразмерные самки имели примерно такую же плодовитость, как и в 60-е и 80-е годы. Сходной была и скорость полового созревания.

Таким образом, за истекшие 50 лет существования Рыбинского водохранилища структура популяции леща неоднократно менялась. В процессе ее формирования можно выделить четыре этапа, совпадающих по времени с общим характером изменений экологической ситуации в водоеме.

Первый этап охватывает период наполнения водохранилища до проектного уровня (1941—1947 гг.). Образование обширных мелководий со свежесалитой растительностью, защищенных от волнобоя затопленными лесами, способствовало успешному размножению фитофильных видов рыб и обусловило резкую вспышку численности их популяций. Однако по сравнению с такими относительно скороспелыми видами, как окунь, плотва, щука,



Таблица 10

Плодовитость одноразмерных самок леща в разные годы, тыс. икринок

Период наблюдений	Длина тела, мм					
	321—330	331—340	341—350	351—360	361—370	371—380
1960, 1961, 1963	85,7	82,4	92,1	111,3	122,6	124,5
1976 — 1978	62,8	73,7	82,3	89,6	96,9	105,7
1982 — 1985	88,8	94,5	100,7	107,7	115,7	123,0
Средняя	78,0	84,7	91,3	99,1	106,5	114,3

Период наблюдений	Длина тела, мм				Число рыб
	381—390	391—400	401—410	411—420	
1960, 1961, 1963	128,0	139,1	190,4	274,4	78
1976 — 1978	114,0	121,2	128,1	145,6	248
1982 — 1985	130,0	142,5	162,8	184,3	132
Средняя	119,1	125,5	131,0	150,2	703

промысловые запасы леща на этом этапе были еще малы. В составе популяции преобладали рыбы речного происхождения.

На втором этапе (1948—1959 гг.) началось постепенное разрушение затопленных лесов и прибрежной зоны с растительностью. Условия воспроизводства рыб стали ухудшаться. Тем не менее их численность и уловы продолжали расти, достигнув максимума в 1958 г. За счет урожайных поколений, появившихся в период наполнения водохранилища, значительно возросла промысловая роль леща, судака и налима.

В популяции леща в это время выделялись две группы рыб. Наибольшая из них была представлена рыбами среднего и старшего возрастов, родившимися до зарегулирования стока и в первые годы заполнения водохранилища, вторая — молодыми неполовозрелыми особями, родившимися уже после наполнения водоема до проектной отметки. В результате ухудшения условий размножения и высокой интенсивности промысла состояние запасов основных промысловых видов рыб, в том числе леща, стало напряженным, и с 1959 г. до начала 70-х годов уловы рыб стали неуклонно снижаться.

Третий этап охватывает 1960—1970 гг. На этом этапе практически полностью исчезли мертвые затопленные леса, значительно сократились площади растительных ценозов в зоне временного затопления. Резко ухудшились условия нереста фитофилов и выживания их молоди.

Численность большинства видов рыб по сравнению с предыдущим этапом уменьшилась в несколько раз. Ее снижение в попу-

ляции леща сопровождалось омоложением возрастной структуры. К этому времени рыбы речных и первых водохранилищных поколений практически полностью завершили свое существование. В составе популяции стали преобладать молодые неполовозрелые особи, в нерестовом стаде, уменьшившимся по сравнению с 50-ми годами почти в 3 раза, преобладали впервые созревающие рыбы.

Примерно с 1971 г. начался четвертый этап формирования ихтиофауны водохранилища, который продолжается и в настоящее время. Он характеризуется относительной стабилизацией численности и уловов рыб на уровне конца 60-х годов.

На этом этапе водохранилище по ряду экологических показателей приобрело черты, свойственные водоемам озерного типа. Произошедшая трансформация грунтового комплекса его ложа способствовала улучшению жизни и нагула взрослых рыб-бентофагов, однако условия для размножения и выживания молоди остались по-прежнему неудовлетворительными. В довершение к этому продолжают усиливаться антропогенная эвтрофикация и загрязнение водохранилища сельскохозяйственными, бытовыми и производственными стоками.

После депрессии, имевшей место на третьем этапе, возрастная структура популяции леща начиная с 70-х годов стала восстанавливаться. В ней постепенно уменьшалась доля молодых неполовозрелых особей и увеличивалась доля рыб старшего возраста. В результате в настоящее время эта структура почти сходна со структурой в 50-е годы.

В 70-х годах наблюдалось ускорение полового созревания рыб. Относительное число половозрелых особей в группе рыб в возрасте 7—10 лет по сравнению с предыдущими этапами увеличилось в 2 раза, причем среди семилеток — даже в 4—6 раз. В составе нерестового стада, как и в 60-е годы, доминировали впервые созревающие особи. Отмеченное ускорение полового созревания сопровождалось снижением индивидуальной плодовитости одноразмерных самок. В 80-х годах темп полового созревания, плодовитость и возрастной состав нерестового стада вновь стали такими же, как прежде.

Сопоставление динамики структуры популяции леща с общим экологическим состоянием водоема убеждает в том, что к числу основных факторов, определяющих ее особенности на современном этапе, относится прежде всего недостаток убежищ для молоди, значительно снижающий эффективность размножения сравнительно мощного нерестового стада из-за массовой элиминации молоди на ранних этапах онтогенеза. Вместе с тем в водохранилище есть довольно много богатых кормом глубоководных участков, способствующих выживанию рыб, достигших половой зрелости. Эти „экологические ножницы” и определяют в составе популяции численное преобладание особей среднего и старшего возраста. Не исключено, что дополнительным фактором, усугубляю-



щим данное явление, может быть и недостаточный вылов леща при промысле, на что указывает накопление в составе популяции рыб старшего возраста при относительной стабильности ежегодных уловов со второй половины 60-х годов.

Изложенные материалы показывают, что современное состояние структуры позволяет без ущерба для запасов увеличить промысловую нагрузку на половозрелую часть популяции леща Рыбинского водохранилища при соблюдении минимального прилова неполовозрелых рыб, а также при осуществлении рыбоводно-мелиоративных мероприятий, направленных на выживание молоди на ранних этапах ее онтогенеза.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Баканов А. И., Митропольский В. И. Количественная характеристика бентоса Рыбинского водохранилища за 1941—1978 гг. // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982.
2. Герасимов Ю. В., Павлов Д. Ф., Чуйко Г. М., Козловская В. И. Пищевое поведение и некоторые биохимические показатели мозга леща при хроническом действии кадмия // Поведение рыб: Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1989.
3. Законнов В. В. Распределение донных отложений в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1981.
4. Захарова Л. К. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. „Борок”. М.; Л., 1955. Вып. 2.
5. Ильина Л. К., Гордеев Н. А. Динамика условий размножения фитофильных рыб на разных этапах формирования водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1970. Т. 10, вып. 3.
6. Ильина Л. К., Поддубный А. Г. О некоторых закономерностях динамики численности стад промысловых рыб в Рыбинском водохранилище // Тр. совещ. ихтиол. комиссии АН СССР. М., 1961. Вып. 13.
7. Козловская В. И. Влияние фосфорорганических пестицидов на рыбопродуктивность водоемов // Биологические ресурсы гидросферы и их использование. М., 1984.
8. Конобеева В. К. Влияние течений на распределение молоди рыб в водохранилищах // Вопр. ихтиологии. 1983. Т. 23, вып. 1.
9. Курдин В. П. Классификация и распределение грунтов Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биол. водохранилищ. М.; Л., 1959. Вып. 1 (4).
10. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. ст. „Борок”. 1955. Вып. 2.
11. Павлов Д. Ф., Козловская В. И., Флеров Б. А. Использование коллагена для оценки токсического действия загрязняющих веществ // Физиология, биохимия и токсикология пресноводных животных. Л., 1990.
12. Поддубная Т. Л. Многолетняя динамика структуры и продуктивность донных сообществ Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л., 1988.
13. Поддубный А. Г. О гибели молоди рыб в остаточных водоемах осушной зоны Рыбинского водохранилища // Бюл. Ин-та биол. водохранилищ. М.; Л., 1960. № 6.
14. Поддубный А. Г., Володин В. М., Конобеева В. К., Лапицкий И. И. Эффективность воспроизводства рыбных запасов в водохранилищах // Биологические ресурсы водохранилищ. М., 1984.
15. Ривьер И. К., Баканов А. И. Кормовая база рыб // Биологические ресурсы водохранилищ. М., 1984.

16. Сергеев Р. С., Пермитин И. Е., Ястребков А. А. О плодовитости рыб Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. „Борок”. М., Л., 1955. Вып. 2.

17. Столбунова В. Н. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Иваньковского водохранилищ // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верховневожских водохранилищ. Ярославль, 1976.

18. Тачалов С. Н. Динамика изменения площадей затопленной древесной растительности и торфяных славин на Рыбинском водохранилище // Сб. работ Рыбинского ГМО. Л., 1956. Вып. 2.



## СОДЕРЖАНИЕ

Литвинов А. С., Рощупко В. Ф. Гидрометеорологические условия на Рыбинском водохранилище в 1989 г. . . . .	3
Смирнов Н. П., Вайновский П. А., Титов Ю. Э. О сопряженности межгодовых колебаний климата и параметров экосистемы водохранилища . . . . .	20
Былинкина А. А. Содержание азота и фосфора в воде Рыбинского водохранилища в период автотрофной стадии его функционирования . . . . .	28
Гапеева М. В. Биогеохимическое распределение тяжелых металлов в экосистеме Рыбинского водохранилища . . . . .	42
Корнева Л. Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования . . . . .	50
Минеева Н. М. Формирование первичной продукции планктона Рыбинского водохранилища в летний период . . . . .	114
Копылов А. И., Крылова И. Н. Структура бактериопланктона Рыбинского водохранилища . . . . .	141
Копылов А. И., Крылова И. Н. Скорость размножения и продукция бактериопланктона Рыбинского водохранилища в летний период . . . . .	174
Копылов А. И., Крылова И. Н. Распределение и продукция гетеротрофных флагеллят в Рыбинском водохранилище в летний период . . . . .	183
Мыльникова З. М. Качественный состав и распределение планктонных инфузорий . . . . .	191
Ривьер И. К. Современное состояние зоопланктона Рыбинского водохранилища . . . . .	205
Володин В. М. Динамика структуры популяции леща <i>Abramis brama</i> (L.) ( <i>Cyprinidae</i> ) Рыбинского водохранилища . . . . .	233

## НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

### СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЭКОСИСТЕМЫ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Редакторы Г. Г. Доброумова, А. И. Иванова, Л. Л. Лентовская.  
Художественный редактор Б. А. Бураков. Художник И. А. Мазур.  
Технический редактор Н. А. Захарова. Корректор О. В. Андреева.

Н/К

Набрано в издательстве на компьютере.

Подписано в печать 06.04.93. Формат 60 × 84/16. Бумага офсетная. Печать офсетная. Усл.-печ. л. 14,18. Усл. кр.-отт. 14,53. Уч.-изд. л. 14,82. Тираж 1000 экз. Индекс ГЛ-35. Заказ 485. Заказное.

Гидрометеиздат, 199397, Санкт-Петербург, В. О., ул. Беринга, д. 38.  
ФООП, 249020, Обнинск, ул. Королева, д. 6.