



ГИДРОЭКОЛОГИЯ УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЕЙ ПРИТОКОВ РАВНИННОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

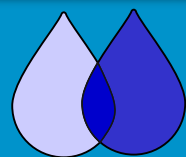
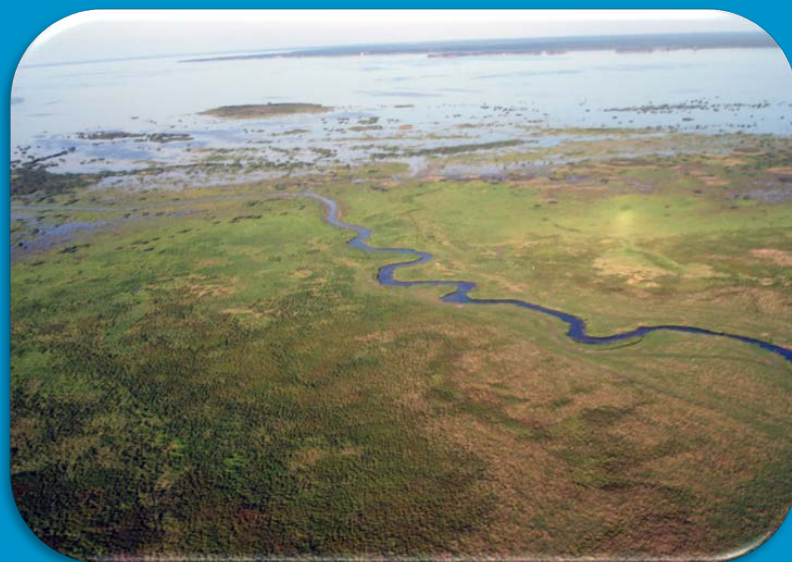


ГИДРОЭКОЛОГИЯ УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЕЙ ПРИТОКОВ РАВНИННОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В КНИГЕ ПРЕДСТАВЛЕНЫ РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО, ГИДРОХИМИЧЕСКОГО И БИОЛОГИЧЕСКОГО РЕЖИМА ПЕРЕХОДНЫХ ЗОН В СИСТЕМЕ «ПРЕСНОВОДНЫЙ ПРИТОК - ПРЕСНОВОДНЫЙ ПРИЕМНИК».

ПО ПРОДОЛЬНОМУ ПРОФИЛЮ УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЕЙ ПРИТОКОВ РАВНИННОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ПО ГИДРОЛОГИЧЕСКИМ ПОКАЗАТЕЛЯМ ВЫДЕЛЕНЫ ТРИ ЗОНЫ, В ПРЕДЕЛАХ КОТОРЫХ ОПИСАНЫ ИЗМЕНЕНИЯ ХИМИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК ВОДЫ, ГЕНЕЗИСА ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ, ВИДОВОГО СОСТАВА, КОЛИЧЕСТВЕННОГО РАЗВИТИЯ И СТРУКТУРНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ФИТО-, БАКТЕРИО-, ПРОТО- И ЗООПЛАНКТОНА, МАКРОЗООБЕНТОСА, РЫБ, ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ НАСЕЛЕНИЯ.

ОПРЕДЕЛЕНЫ ОСОБЕННОСТИ ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ, ГИДРОХИМИЧЕСКИХ И БИОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЕЙ ОТНОСИТЕЛЬНО ГРАНИЧАЩИХ ЭКОСИСТЕМ.



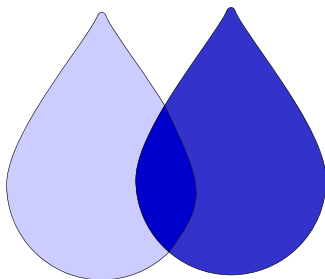
РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК



**ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
ИМЕНИ И.Д. ПАПАНИНА РАН**



**ГИДРОЭКОЛОГИЯ
УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЕЙ
ПРИТОКОВ РАВНИННОГО
ВОДОХРАНИЛИЩА**



УДК 556
ББК 26.222.6
Г46

Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища /
ред. А. В. Крылов ; Ин-т биологии внутр. вод им. И. Д. Папанина РАН. – Яро-
славль : Филигрань, 2015. – 466 с.

ISBN 978-5-906682-27-7

В книге представлены результаты изучения гидрологического, гидрохимического и биологического режима переходных зон в системе “пресноводный приток – пресноводный приемник”. По продольному профилю устьевых областей притоков равнинного водохранилища по гидрологическим показателям выделены три зоны, в пределах которых описаны изменения химических характеристик воды, генезиса органического вещества донных отложений, видового состава, количественного развития и структурных показателей фито-, бактерио-, прото- и зоопланктона, макрозообентоса, рыб, высших водных растений и их населения. Определены особенности гидрологических, гидрохимических и биологических характеристик устьевых областей относительно участков граничащих экосистем.

Исследования поддержаны Программами фундаментальных исследований Президиума РАН “Динамика генофондов” и “Живая природа: современное состояние и проблемы развития”.

Книга рассчитана на гидробиологов, ихтиологов и экологов широкого профиля.

Hydroecology of lowland water reservoir tributaries' mouth / Editors A. Krylov. Institute for Biology of Inland Waters RAS. – Publisher's bureau “Filigran”, Yaroslavl, 2015. – 466 pp.

Book presents results of studies of hydrological, hydrochemical and biological regime of transitional zones in the system “freshwater tributary – freshwater recipient”. Three zones were defined along the transversal profile of tributaries' mouth according to hydrological parameters. Changes of chemical characteristics of water, genesis of organic material of bottom sediments, species composition, quantitative development and structural indices of phyto-, bacterio-, proto- and zooplankton, macrozoobenthos, fish, macrophytes and their inhabitants were examined within these three zones. Peculiarities of hydrological, hydrochemical and biological characteristics of relative to sections of lowland water reservoir tributaries' mouth and neighboring ecosystems were defined.

Book is intended for hydrobiologists, ichthyologists and ecologists.

Авторский коллектив:

А. В. Крылов, А. И. Цветков, С. Э. Болотов, Н. Н. Жгарева, М. И. Малин, О. Д. Жаворонкова, Е. М. Корзина, А. В. Романенко, Д. В. Тихоненков, В. Н. Столбунова, А. А. Прокин, Н. Г. Отюкова, Е. Г. Сахарова, Л. Г. Корнева, С. Н. Перова, Н. В. Лобус, И. А. Столбунов, Е. А. Беляков, Е. Г. Крылова, А. Г. Лапиров, А. В. Тихонов, В. И. Перезыпкин, М. В. Цветкова, Ю. И. Малина

Редактор

доктор биологических наук, профессор *А. В. Крылов*

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор
кандидат биологических наук

*А. А. Протасов
М. В. Ермохин*

Книга печатается по решению Ученого совета ИБВВ РАН

Издание осуществлено при поддержке

*Программы фундаментальных исследований Президиума РАН
«Живая природа: современное состояние и проблемы развития»,
Подпрограмма «Биоразнообразие: состояние и динамика»*

ISBN 978-5-906682-27-7

© Институт биологии внутренних вод РАН, 2015

ПАМЯТИ

ВЛАДИМИРА ГАВРИЛОВИЧА ПАПЧЕНКОВА —
НАСТОЯЩЕГО ЧЕЛОВЕКА, БИОЛОГА И УЧИТЕЛЯ



В языке, наряду с настоящим, будущим и прошедшим, нужно ввести еще одно время — утраченное.

В нашей жизни не обойтись без утрат. Однако иные утраты относительно легко переживаются и забываются, а есть такие, которые навсегда лишают возможности прожить часть счастливых и важных мгновений и кардинально меняют отношение к огромному периоду собственной жизни ... Но одновременно эти горькие утраты также заставляют осознать то, что обычно сложно понять: настоящая радость жизни — общение с теми, кто понимает тебя, кто находится с тобой на одной волне, даже тогда, когда просто молчит и слушает ...

Именно такая утрата постигла нас в июне 2013 года, когда ушел из жизни замечательный человек, подвижник изучения экологии пресноводных экосистем, тонкий знаток ботаники и учитель для многих и многих гидробиотаников — Владимир Гаврилович Папченков.

Наверное, нет таких слов, с помощью которых можно было бы рассказать о Владимире Гавриловиче ... У каждого, кому посчастливилось общаться с этим человеком, были и остались свои встречи с ним, свои полученные уроки отношения к науке, рекам и озерам, людям ...

И одновременно — примеры непримиримого отстаивания собственных принципов, нетерпимости к непрофессионализму и злобе, равнодушию и лени ...

Владимира Гавриловича отличала феноменальная работоспособность. Если задуматься, сколько он успевал, то легко поверить, что в сутках может быть не менее 48 часов. При этом практически не было случая, чтобы он выглядел уставшим, замученным, раздраженным. Напротив, — всегда подвижен, с пол-оборота готовый обсуждать идеи, планы, дела, лететь, ехать или идти в любую точку ... Всегда предельно эмоционален, всегда любопытен и жаждет до всего нового и красиво сделанного ... Даже если речь шла о вещах довольно далеких от ботаники или экологии. Не было более активного человека при защите любой диссертации, его вопросы, порой, помогали не только коллегам по Совету, но и самому диссертанту понять глубинный смысл сделанного, или рисовали перспективу дальнейших исследований.

Совместные полевые работы с ним дарили долгие и интересные рассказы о каждой травинке, об озере или речке, беседы о жизни, любви, дружбе ...

Можно по-доброму завидовать тем аспирантам и соискателям, руководителем работ которых был Владимир Гаврилович. А успел он подготовить более десяти высококлассных специалистов, чьи исследования отличает настоящая новизна, тщательность сборов, глубина анализа и перспективы ...

Эта книга — тоже плод его труда. Именно он не только поддержал идею попытаться приблизиться к познанию жизни и особенностей экологии устьевых областей притоков равнинного водохранилища, а активно включился в исследования, выезжая на речки даже ранней весной, когда водные растения еще и над грунтом не поднялись, и поздней осенью, когда растения уже начинали исчезать ... Такой подход к изучению позволял ему понимать все тонкости биотопической организации водоема или водотока, каждый из которых представлял для Владимира Гавриловича отдельный, загадочный и крайне интересный мир.

Столь ранний и неожиданный уход из жизни Владимира Гавриловича лишил эту книгу интереснейших фактов и тонких наблюдений ... Впрочем, о макрофитах здесь будет написано его коллегами по лаборатории, которой он руководил на протяжении более двадцати лет ... Но вот для гидробиологии, ботаники и экологии утрата такого исследователя невосполнима. Как для всех нас невосполнима потеря мудрого коллеги и доброго друга ...

Память о Владимире Гавриловиче навсегда в наших сердцах, а эту книгу мы всегда будем считать нашим совместным трудом.

ПАМЯТИ ПРЕКРАСНОЙ ВАЛЕНТИНЫ НИКИТИЧНЫ СТОЛБУНОВОЙ



Так случилось, что за время работы над книгой мы остались в этом мире без прекрасного человека и высококлассного специалиста — Валентины Никитичны Столбуновой.

С 1971 года вся жизнь Валентины Никитичны была неразрывно связана с Борком, с Институтом биологии внутренних вод, с водными беспозвоночными. Но и до этого она успела славно потрудиться.

Трудовую деятельность Валентина Никитична начала в 1956 году в Днепропетровском научно-исследовательском институте гидробиологии. В 1957 году поступила в Днепропетровский государственный университет, а после его успешного окончания — с 1962 года — работала в Днепропетровском медицинском институте, а затем на Днепропетровском водоканале. Об отношении Валентины Никитичны к работе говорят многочисленные благодарности, награждение в 1970 году медалью “За доблестный труд”.

Затем был Борок. С первых лет работы в ИБВВ РАН под руководством Филарета Дмитриевича Мордухай-Болтовского, которого Валентина Никитична бесконечно уважала и всегда помнила, она активно включилась в изучение зоопланктона водохранилищ Верхней Волги. Ее рабочий стол всегда был занят большим количеством проб, а в

голове рождались идеи новых исследований. Особое внимание уделяла уникальным и сложным биотопам — зарослям высших водных растений. Кроме того, Валентина Никитична изучала сообщества зоопланктона в районах влияния подогретых вод. А уникальные результаты многолетних исследований биологического режима озер Плещеево и Неро служили, и еще долгое время будут служить отправными точками для понимания сложных процессов их развития.

Обобщение многолетних рядов наблюдений этих озер позволило Валентине Никитичне успешно защитить диссертацию, подготовить и опубликовать монографию “Зоопланктон озера Плещеево”. Весь тираж этой книги в течение короткого промежутка времени разошелся, так как востребован специалистами России и стран СНГ. Теперь эта книга — библиографическая редкость.

В многочисленных статьях Валентины Никитичны отражены результаты исследований зоопланктона водохранилищ Верхней Волги, включая Волговерховье, описаны закономерности развития сообществ беспозвоночных в зарослях макрофитов водоемов и водотоков, дана оценка экологического состояния разнотипных водных экосистем. Валентина Никитична всегда активно участвовала в подготовке и работе конференций ...

Валентину Никитичну отличали прекрасные человеческие качества. Она сердечно откликалась на просьбы коллег из лабораторий ИБВВ РАН и других институтов, работников и студентов учебных заведений страны, консультировала по вопросам методики сборов первичных материалов, делилась богатейшим опытом обработки проб и анализа полученных материалов. Она умела искренне радоваться удачам коллег, а в печальные и грустные моменты всегда была рядом и старалась помочь добрым делом и словом.

До последнего дыхания Валентина Никитична думала о работе, анализировала собранный и обработанный материал, писала раздел в эту книгу об особенностях развития зоопланктона в зарослях макрофитов в пределах устьевых областей малых притоков Рыбинского водохранилища и в его литоральной зоне.

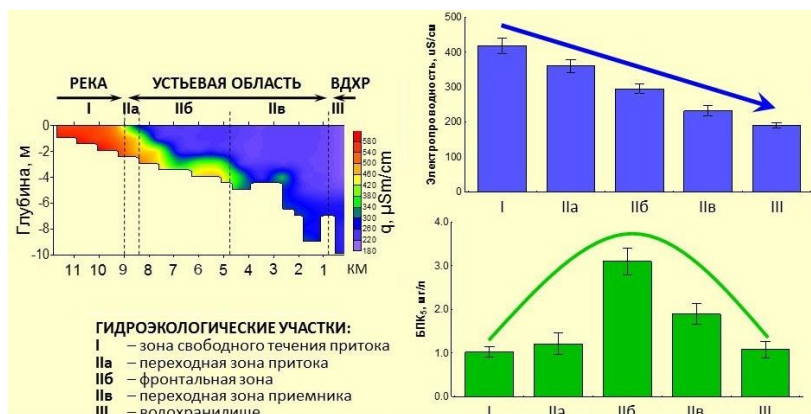
Но тяжелая болезнь не позволила ей завершить этот труд ... Его заканчивали коллеги ... Понимаем, что не смогли написать так, как это сделала бы Валентина Никитична, знавшая и чувствовавшая тонкости жизни беспозвоночных в зарослях высших водных растений.

Очень надеемся, что ее труды будут долго служить людям, занимающимся изучением зоопланктона разнотипных водных экосистем, сложнейшими вопросами организации сообществ литорали ...

Память о Валентине Никитичне Столбуновой в наших сердцах навсегда.



Устьевая область р. Ильдь. Снимок из космоса (Digital Globe, Catalog ID: 1030010030AE7400, дата съемки: Apr 23, 2014, *Sensor: *WV02 Band Info: Pan_MS1_MS2)



Средние за период исследований показатели глубины, электропроводности и БПК₅ в устьевой области р. Ильдь и участках граничащих водных объектов.



Устьевая область р. Ильдь. Переходная зона притока.



Подпорные явления в летнюю межень и дрейф седиментов после паводков во фронтальной зоне и переходной зоне притока устьевой области.



Рис. 2.6. Пример современной карты ГосГИСЦентра устьевых областей р. Юхоть (*а*) и р. Ламь (*б*).

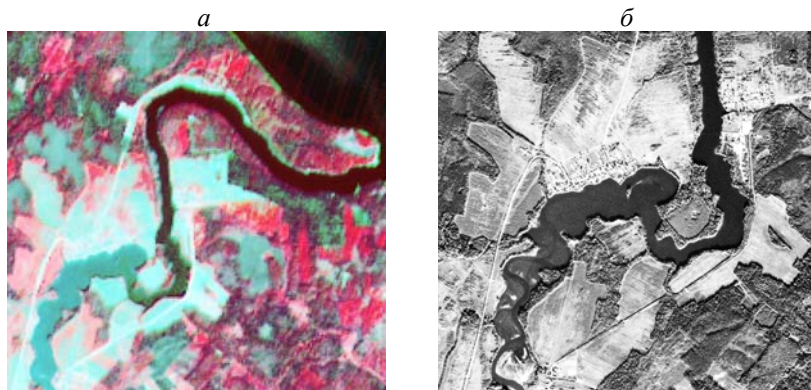


Фото 2.1. Устьевая зона р. Себла. Данные космической съемки SPOT 4 (а), SPOT 5 (б). На снимках хорошо видна зона смещения с характерной окраской в сине-зеленом спектре (а) устьевой области; прослеживается основное затопленное русло (б). Здесь и на фото 2.2, 2.3: снимки предоставлены ООО ИТЦ “СКАНЭКС”, авторские права принадлежат © CNES 2008–2010, произведено ЛИЦЕНЗИАТОМ, согласно лицензии Spot Image /СКАНЭКС.

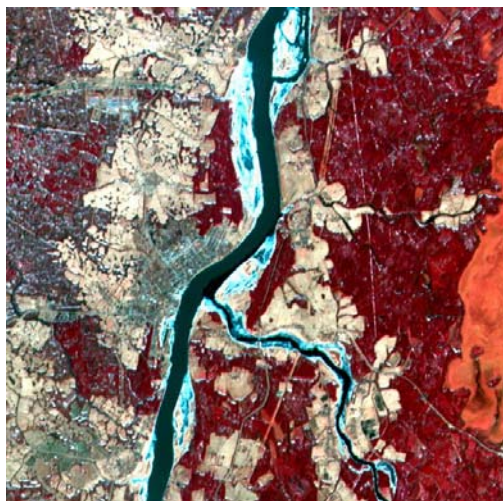


Фото 2.2. Конус выноса р. Юхоть в Волжский плес Рыбинского водохранилища во время пика половодья. Устьевая область полностью заполнена слабоминерализованными водами реки. Конус выноса составил 5.5 км.



2010-07-08 09:14:15



2010-07-19 09:02:52



2010-07-29 09:10:39

Фото 2.3. Серия снимков устьевой области р. Ильдь в июле 2010 г. Хорошо прослеживается динамика развития зоны смещения, появления островов, осередков при понижении уровня воды, процессов развития сине-зеленых водорослей.



Фото 2.4. Снимок устьевой области р. Юхоть в июле 2011 г. Видны выносы аллювия из реки, существенное сужение русла за счет строительства моста и насыпей.

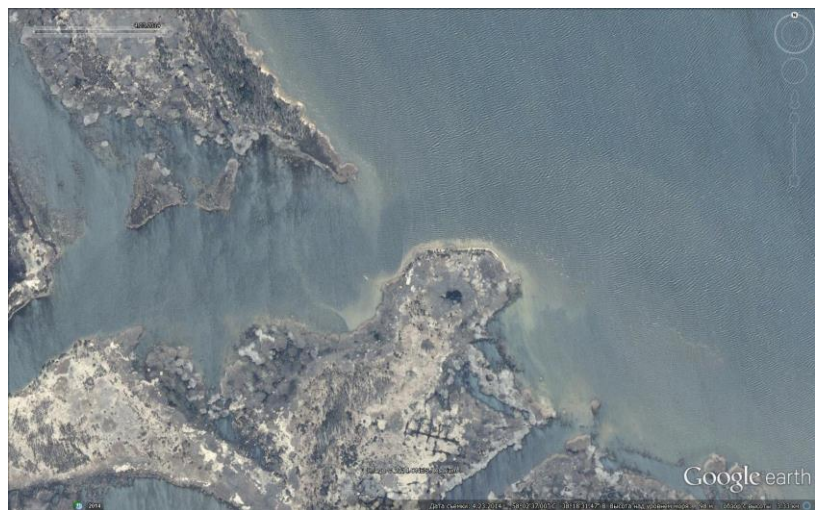


Фото 2.5. Снимок устьевой области рек Ильдь и Сутка в мае 2014 г. Хорошо заметен устьевой бар, образующийся за счет выноса аллювия и нагонной деятельности водохранилища.



Фото 6.2.1. Периодически заливаемые берега фронтальной зоны устьевой области р. Ильдь.

Фото 6.2.2. Мелководья фронтальной зоны устьевой области р. Ильдь.



Фото 6.2.3. Береговые сообщества фронтальной зоны устьевой области р. Ильдь.

Фото 6.2.4. Сообщества мелководий фронтальной зоны устьевой области р. Ильдь.



Фото 6.2.5. Сообщества заливо-образных расширений во фронтальной зоне устьевой области р. Ильдь.



Фото 6.2.6. Сообщества переходной зоны приемника устьевой области р. Ильдь.

ВВЕДЕНИЕ

*... природа — это феномен
опушек.*

Олдо Леопольд

*Граница нашего познания
кажется нам достоверной, но
единственно, что в ней досто-
верно, — это наше неведение.*

М. Метерлинк

Изучение гидрологического, химического и биологического режима малых водотоков легко убеждает каждого исследователя в крайней степени выраженной мозаичности этих экосистем. Часть наиболее распространенных факторов, формирующих особенности биологического режима разнотипных участков малых рек, мы постарались подробно рассмотреть в книге “Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды” (М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. 372 с.). И уже в ней было отмечено: “<...> некоторые данные были получены и в зоне выклинивания речных вод водами водохранилища. Результаты исследований макрофитов и макрозообентоса указывают, что данная зона должна стать перспективным объектом для более подробных и комплексных исследований.” (с. 4).

С той поры основное наше внимание было сосредоточено на устьевых областях малых притоков Рыбинского водохранилища, которые оказались неким фронтиром, между относительно освоенными в научном плане экосистемами самого водоема и малых рек его бассейна.

Область смешения вод притока и приемника — это пример пограничного (переходного, маргинального) участка между двумя экосистемами. Первые представления о пограничных структурах принадлежат Б.Е. Ливингстону (Livingston, 1903), который в ходе изучения закономерностей распределения растительных сообществ в условиях внутриконтинентальных нагорий предложил термин “экотон” (“*oikos*” — дом и “*tonus*” — напряжение, стресс). Он подчеркивал особое “напряжение” жизни, которое проявлялось в количественном развитии и по-

вышенном видовом богатстве в переходных зонах между сообществами по сравнению с граничащими участками.

Этот термин (в трактовке “*oikos*” — дом и “*tonos*” — связь) также употребил Ф. Клементс (Clements, 1905) для обозначения переходных зон биоценозов, как самостоятельного уровня организации живой материи. Им же (Clements, 1916, 1936) был предложен ряд других понятий, обозначавших различные типы граничных структур или переходных зон между смежными биоценозами, которые стали основой для современного понимания проблем границ сообществ (Харченко, 1990; Ермохин, 2007; Castridi et al., 1988; Janic, 1992).

Среди всего многообразия переходных участков особого внимания заслуживают экотоны, исследования которых в водных экосистемах считается одним из перспективных направлений экологии.

На основе анализа литературных данных и результатов собственных исследований М.В. Ермохиным (2007) были представлены пять критериев для выделения маргинальных структур биоценозов: наличие переходных форм, функционального контакта, преобладания по биомассе амфибионтных и гетеротопных организмов, полидоминантности сообщества, краевого эффекта.

Важнейшим для определения экотонов как одного из типов границ считается критерий краевого эффекта (Харченко, 1991 а; Реймерс, 1994; Булахов, 1997; Крылов, 2002, 2005; Ермохин, 2007; Прокин и др., 2012; Holland, 1988; Hillbricht-Ilkowska, 1989 и мн. др.). Сам термин “краевой эффект” был введен в экологию основателем охотоведения О. Леопольдом (по: Одум, 1986). Ю. Одум (1986) писал: “Олдо Леопольд, которому приписывают честь введения понятия краевого эффекта, писал в своей новаторской работе по охотничьему хозяйству (Leopold, 1933), что “... *дикая природа — это феномен опушек.*” (с. 157). Им было отмечено, что фаунистическое видовое разнообразие и численность охотничьих животных выше на опушках леса, т.е. в переходной зоне между лесом и лугом.

В целом, краевым эффектом следует называть проявление синергизма в виде формирования уникальных местообитаний, специфичности энергопотоков и др. И как следствие этого мож-

но рассматривать увеличение в экотоне разнообразия, обилия и продуктивности видов (Харченко, 1991).

В проявлении краевого эффекта состоит краеугольное различие между понятиями “экоклин” и “экотон”. Понятие “экоклин” (Clements, 1936) также описывает переходные зоны, но им обозначают более постепенные, чем в экотонах, переходы между биоценозами (Ермохин, 2007). При этом градиенты часто настолько сглажены, что с трудом обнаруживаются из-за их значительной протяженности. Кроме того, в отличие от экотонов, в экоклинах видовой состав организмов беден, а проникновение видов из смежных сообществ затруднено, хотя биомасса и продукция могут быть большими (Janek, 1992; Van der Maarel, 1997).

Таким образом, современное понятие экотонов подразумевает не просто явление физического контакта двух экосистем, но обязательное наличие “краевого эффекта”, т.е. тенденции к увеличению биоразнообразия, продукции и количества организмов. Мы полностью придерживаемся определения рабочей группы 6-й Генеральной ассамблеи SCOPE программы ЮНЕСКО (МАВ), согласно которого экотон — это переходная область между смежными экологическими системами, обладающая рядом характеристик, однозначно зафиксированных в пространственно-временных координатах и определяемая силой связей и интенсивностью взаимодействия между соседними экосистемами (Castridi et al., 1988; Holland, 1988; Hillbricht-Ilkowska, 1989).

Так сложилось, что среди всего многообразия переходных участков, характерных для водных экосистем, основное внимание уделялось и уделяется изучению зон слияния континентальных и морских вод. В результате их комплексных исследований продемонстрировано наличие краевого эффекта, описаны закономерности пространственно-временного распределения основных физико-химических и биологических характеристик, показана биогеохимическая роль (Биогеохимия океана, 1983; Виноградов, Лисицын, 1981; Виноградов и др., 1994; Коротаев, Чистяков, 2002; Михайлов, 2007 *а, б*; Bianchi, 2007 и мн. др.). Значительные по масштабам процессы флокуляции и коагуляции растворенных (коллоидных) и взвешенных веществ, образование свежих оксигидратов железа, алюминия, активная биоассимиляция и биофильтрация позволили определить зоны смешения речных и мор-

ских вод в устьях рек как маргинальные фильтры (Лисицын, 1994; Ocean Margin ..., 1991). О пристальном внимании к устьевым областям притоков морей и океанов свидетельствует существование Всемирной организации по изучению эстуариев — Estuarine and Coastal Science Association (Телеш и др., 2009).

Однако в последнее время развитие получили и исследования маргинальных участков пресноводных экосистем, о чем свидетельствует тематика докладов, прозвучавших на трех Международных научных конференциях “Проблемы изучения краевых структур биоценозов” (Россия, Саратов, 1997, 2008, 2012). В качестве экотонов представлены различные участки водоемов и водотоков. В водохранилищах отмечалась вспышка жизни в тех местах, где проведено одамбирование или дноуглубление (Зимбалевская и др., 1991), а также при смешении вод различных плесов, в так называемых зонах циркуляционных течений (Ривьер, 1988). Большое внимание уделялось прибрежным участкам, являющимся пограничными между наземными и водными экосистемами и играющим большую роль в качестве буферных зон (Харченко, 1991 *а, б*; Залетаев, 1997 *а, б*; Каширская, 1997). Подробно рассматривалась структура и функционирование экотона “подземные воды – поверхностные воды” (Gibert et al., 1991; Gibert, 1992), а также ряд других биотопов, где проявляется краевой эффект (Андроникова, 1991; Жохов и др., 1997; Крылов, 2002, 2005; Jurkiewicz-Karnkowska, 1990 и др.). Большинство же работ по изучению гидробионтов пограничных областей в пределах пресноводных экосистем проведено в зонах “вода – суша” и “вода – субстрат” (Каширская, 1997; Еромохин, 2000, 2007; Еромохин, Шляхтин, 2001; Соловьева, 2008; Шарипова, 2006; Царегородцева, Сидорова, 2012 и *мн. др.*).

Интересные результаты получены при изучении так называемых барьерных зон, например, между р. Селенгой и оз. Байкал (Дельта реки Селенги ..., 2008; Максименко, 2012), т.е., по существу, в местах слияния разнотипных пресноводных экосистем. Кроме того, в результате исследований гидрологического и биологического режима устьев незарегулированных водотоков (так называемых узлов рек) выявлен их высокий потенциал для формирования специфичных и высокопродуктивных биогидроцено-

зов (Никитина, Чалов, 1988; Крыленко, 2009; Крылов и др., 2010; Болотов и др., 2012; Прокин, Цветков, 2013 и др.).

Вариант устьевых областей притоков равнинных водохранилищ, представленный в настоящей работе, наименее изучен. Среди немногочисленных и доступных сведений об устьевых областях притоков водохранилищ Волги имеется информация о физико-химических характеристиках и пространственно-временном распределении их водных масс (Рохмистров, 1973; Рахуба, 2007, 2012), процессах седиментации (Законнов и др., 2010), фитопланктоне (Охапкин, Юлова, 1993), первичной продукции (Минеева, 2007 *а*), бактериопланктоне (Уманская и др., 2012), зоопланктоне (Мордухай-Болтовская, 1955; Мордухай-Болтовской, Монаков, 1963; Мануйлова, 1964; Крылов, 2005), макрозообентосе (Щербина, 2005), значении для нереста и нагула рыб (Ильина и др., 1978; Столбунов, 2007). Но большинство сведений базируется на исследованиях, которые или носили разовый характер, или не были обеспечены достаточным описанием градиента абиотических параметров среды, или материал был собран лишь в одной точке (чаще всего в районе устья “эстуария”) устьевой области.

Принимая во внимание, что зоны слияния вод притоков и вод водохранилищ имеют протяженность от 2 до > 50 км (Рыбинское водохранилище ..., 1972), а большинство водохранилищ принимают значительное количество средних и малых притоков (например, Рыбинское — 61 (Рыбинское водохранилище ..., 1972)), можно говорить о формировании обширной акватории пограничных зон. Учитывая их возможно высокий биологический потенциал, большую роль в жизни водоема-приемника, значительную площадь, а также крайне малую степень изученности, проведение подробных комплексных исследований, охватывающих устьевую область на протяжении всей зоны смешения речных и водохранилищных вод, а также участки граничащих водных объектов — притока и водохранилища, представляется весьма актуальным. Этому и посвящено настоящее издание.

Описания района и объектов исследований даны *М.В. Цветковой, А.И. Цветковым, А.В. Крыловым и С.Э. Болотовым*, использованных в работе принципов районирования устьевых об-

ластей притоков водохранилищ — *А.В. Крыловым, А.И. Цветковым, С.Э. Болотовым*, гидрологических и гидрохимических характеристик — *А.И. Цветковым, А.В. Крыловым, С.Э. Болотовым* и *Н.Г. Отюковой*, закономерностей генезиса органического вещества донных отложений — *Н.В. Лобусом* (Институт океанологии им. П.П. Шишова РАН), *В.И. Пересыпкиным* (Институт океанологии им. П.П. Шишова РАН) и *С.Э. Болотовым*, флоры и растительности — *Е.А. Беляковым, Е.Г. Крыловой, А.В. Тихоновым* и *А.Г. Лапировым*, бактериопланктона — *А.В. Романенко*, простейших (гетеротрофных нанофлагеллят) — *Д.В. Тихоненковым*, фитопланктона — *Е.Г. Сахаровой* и *Л.Г. Корневой*, зоопланктона русловых участков — *С.Э. Болотовым* и *А.В. Крыловым*, зоопланктона в зарослях высших водных растений — *В.Н. Столбуновой*, *С.Э. Болотовым* и *А.В. Крыловым*, донных макробеспозвоночных — *С.Н. Перовой*, макробеспозвоночных в зарослях высших водных растений — *Н.Н. Жгаревой*, фауны турбеллярий — *Е.М. Коргиной*, водяных клещей — *О.Д. Жаворонковой*, видового состава и структуры населения молоди рыб в прибрежных участках — *И.В. Столбуновым*, распределения рыб эхолокационными методами — *М.И. Малиным* и *Ю.И. Малиной*, обобщающий раздел об особенностях условий обитания и развития гидробионтов в устьевых областях притоков равнинных водохранилищ подготовлен *А.В. Крыловым, А.А. Прокиным* и *С.Э. Болотовым*.

Авторы выражают искреннюю признательность администрации ИБВВ РАН — *А.И. Копылову, В.Т. Комову, С.А. Поддубному, Н.К. Маслову* и *Ю.В. Герасимову* — за всестороннюю помощь в проведении исследований, финансовая поддержка которых частично была обеспечена Программами фундаментальных исследований Президиума РАН “Динамика генофондов” и “Живая природа: современное состояние и проблемы развития”.

Сбор первичных материалов осуществлен благодаря безупречной работе начальника экспедиционного флота ИБВВ РАН *Н.А. Пакунова*, капитанов экспедиционных судов ИБВВ РАН “Литораль” и “Ботаник” — *А.В. Коргина* и *Н.П. Ахтямкина*, водителей ИБВВ РАН — *А.С. Мараева, В.В. Рогова, А.В. Рогова, С.А. Толченова, Е.В. Смирнова*, а также сотрудника экспедиционного флота ИБВВ РАН *Н.П. Демченко*.

Выражаем благодарность *Е.А. Соколовой* за любезно предоставленные данные по зоопланктону Волжского плеса Рыбинского водохранилища, *В.В. Законнову* — за помощь в определении механического состава обнажившихся донных отложений в местах отбора проб для определения банка семян макрофитов, *Д.Д. Павлову* — за неоценимую помощь с переводом на английский язык заключения, *Д.Ф. Павлову* — за любезно предоставленное фото, использованное при оформлении обложки. Особая признательность *Н.К. Овчинниковой*, проделавшей огромную работу при обработке проб и подготовке раздела о зоопланктоне в зарослях высших водных растений. Отдельная благодарность *С.Э. Болотову* и *А.И. Цветкову*, обеспечившим сборы первичных материалов бактерио- и фитопланктона, макрозообентоса.

Искренне благодарим *Виталия Германовича Калинина* (*Пермский государственный национальный исследовательский университет*) за знакомство с частью работы, ее плодотворное обсуждение и весьма ценные советы. Отдельные слова признательности *Александру Алексеевичу Протасову* (*Институт гидробиологии НАН Украины*) и *Михаилу Валентиновичу Ермохину* (*Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского*), взявшим на себя труд по рецензированию книги.

А. Крылов

Глава 1. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА И ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ*

Исследования проведены на Рыбинском водохранилище в пределах Тверской и Ярославской областей, часть работ охватывала акваторию водоема на территории Вологодской области. Рыбинское водохранилище представляет собой третью ступень Волжского каскада. Его наполнение началось в 1941 г. путем перекрытия русел рек Волги и Шексны. Проектный уровень достигнут в 1947 г. Водохранилище вытянуто с северо-запада на юго-восток, рельеф побережья плоский, слабо расчлененный. По распределению глубин и морфометрическим особенностям ложа в водохранилище выделяют четыре основных плеса: Волжский, Моложский, Шекснинский и Главный (Фортунатов, 1959). Первые три плеса располагаются по руслам соответствующих рек, и представляют собой вытянутые узкие участки, Главный плес представляет собой озеровидное расширение (Современная экологическая ситуация ..., 2000). Основные морфометрические характеристики водоема приведены в табл. 1.1.

Таблица 1.1. Основные морфометрические характеристики Рыбинского водохранилища (Гидрометеорологический режим ..., 1975; Рыбинское водохранилище ..., 1972)

Координаты	S _{зеркала} , км ²	S _{мельководий} , км ²	V, км ³	Длина, км	Ширина ср., км	h _{max} , м	h _{ср} , м
59° с.ш., 38° в.д.	4550	915	25.4	112	34	30	5.6

Климат бассейна Верхней Волги, в пределах которого находится водохранилище, умеренно континентальный с достаточным увлажнением. Количество выпадающих осадков превышает испаряемость. Летом осадки чаще выпадают в виде кратких ливневых дождей, вызывая кратковременные паводки. Среднегодовая температура воздуха 3.4°C, наиболее теплый месяц — июль, наиболее холодный — январь. Продолжительность безлед-

* М. В. Цветкова, А. И. Цветков, А. В. Крылов, С. Э. Болотов

ного периода составляет в среднем 210 дней. В Главном плесе ледостав начинается в среднем 20 ноября. Раннее вскрытие происходит 18–29 апреля, позднее — 30 апреля – 8 мая (Современная экологическая ситуация ..., 2000).

В процессе прогрева водохранилища возникает термическое расслоение водной толщи, в Главном плесе разница температур поверхностного и придонного слоев может составлять 10–15°C. Наиболее резкая температурная стратификация наблюдается с середины мая до середины июня. В речных плесах за счет стоковых течений происходит наиболее плавное понижение температуры с глубиной. Летом температура верхнего слоя воды колеблется в среднем от 20 до 23°C, максимальные температуры отмечаются на мелководьях (Литвинов, 1985).

Цветность воды варьирует в среднем от 50 до 70 град. (Былинкина, 2001), что характерно для мезогумозных вод (Мязметс, Румянцева, 1980). Вода водохранилища относится к гидрокарбонатному типу, кальциевой группе с нейтральной или слабощелочной реакцией среды (Рыбинское водохранилище ..., 1972). Минимальные концентрации кислорода отмечаются в марте перед вскрытием водохранилища, но даже в придонных горизонтах составляют, как правило, несколько мг/л. Наибольшие значения содержания кислорода наблюдаются весной и осенью (Волга и ее жизнь, 1978; Былинкина, 2001).

Речной сток составляет 94% от всего поступления воды в водохранилище (32.6 км³). Больше половины воды дают реки Волга, Молога и Шексна, а малые и средние реки (61 водоток) составляют до 1/3 общего притока (Рыбинское водохранилище ..., 1972). Расход осуществляется главным образом через сброс с Рыбинского гидроузла.

Тип регулирования уровня воды водохранилища — сезонный, многолетний (Рыбинское водохранилище ..., 1972; Авакян и др., 1987; Эдельштейн, 1998; Беркович, 2012). Уровненный режим определяется водностью года и режимом регулирования стока. Н.В. Буторин (Рыбинское водохранилище ..., 1972) выделил четыре основных типа колебаний уровня. При первом типе водохранилище достигает НПУ или даже несколько превышает его отметку к концу мая и после непродолжительного стояния около максимальной отметки начинает понижаться до начала

следующего весеннего наполнения. При втором типе колебаний уровня, его максимальное значение, достигнутое к концу мая, поддерживается в течение всего летне-осеннего периода, а понижение начинается с началом летней сработки. При третьем типе НПУ не достигается ни весной, ни в летне-осенний период. При четвертом типе НПУ также не достигается ни весной, ни в летне-осенний период, но к концу летне-осеннего периода в результате интенсивных дождевых паводков может наблюдаться второй подъем уровня.

Наиболее подробные (вегетационные периоды 2007–2013 гг.) исследования проведены в устьевой области р. Ильдь, в мае, июле и сентябре (октябре) 2010–2011 гг. изучали еще три притока водохранилища (рис. 1.1, табл. 1.2).

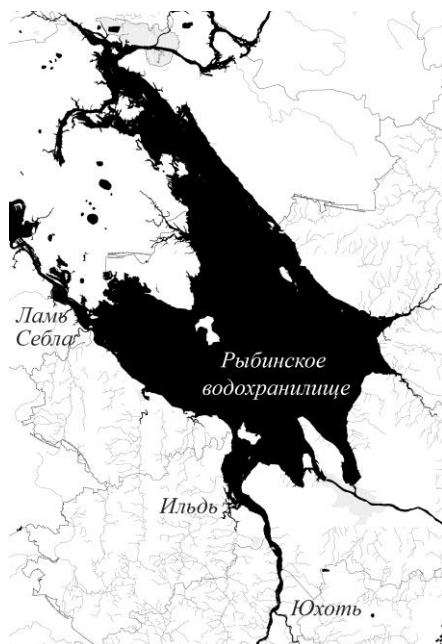


Рис. 1.1. Схема Рыбинского водохранилища и устьевых областей основных исследованных рек.

По гидрохимической классификации О.А. Алекина (1970), воды рек бассейна Верхней Волги относятся к гидрокарбонатному классу, кальциевой группе, к категории со средней и повышенной минерализацией (Законнова, Литвинов, 2003; Рох-

мистров, 2004). Для большинства рек бассейна отмечен следующий сезонный ход минерализации воды: весенняя $\Sigma_{и} <$ летней $\Sigma_{и} <$ осенней $\Sigma_{и} <$ зимней $\Sigma_{и}$ (Законнова, Литвинов, 2003 в).

Таблица 1.2. Характеристика основных исследованных рек (по: Рохмистров, 2004)

Река	Длина, км	Площадь водосбора, км ²	Плес водохранилища	Средний расход, м ³ /с	Число всех рек
Ильдь	46	240	Волжский	1.59	44
Юхоть	75	1700	Волжский	11.09	57
Себла	60	312	Моложский	2.03	46
Ламь	57	215	Моложский	1.30	27

По данным Государственного водного реестра (Поиск по данным ...: <http://www.textual.ru/gvr>) р. Ильдь в разных источниках может называться Ильд (основное имя) или Ильдь (дополнительное имя). Бассейн реки находится в верхнем течении р. Волги и относится к Костромскому гидрологическому району (Ресурсы поверхностных вод ..., 1973). Водосбор расположен в пределах лесной зоны, таежной и широколиственно-хвойной зоны, он вытянут с юго-запада на северо-восток. Средняя протяженность с севера на юг — 23 км, с запада на восток — 14 км. Годовой сток не равномерен: доля весеннего стока составляет 74%, летне-осеннего — 20% и зимнего — 6%. Среднеголетний расход 1.26 м³/сек, модуль стока 6.8 л/с•км², слой стока 214 мм (Ресурсы поверхностных вод ..., 1973). Величины годового стока различной обеспеченности представлены в таблице 1.2.

Таблица 1.2. Обеспеченность годового стока р. Ильдь (по посту Спас-Ильдь, 18 км от устья) (Ресурсы поверхностных вод ..., 1973)

Годовой сток (л/с•км ²) различной обеспеченности, %									
1	5	10	25	50	75	90	95	97	99
12	10.2	9.3	8	6.6	5.4	4.5	4	3.7	3.1

Река характеризуется смешанным питанием, реализующимся за счет таяния снегов, летних и осенних дождей и грунтовых вод (Законнова, Литвинов, 2003 б). Максимальные значения минера-

лизации составляют 1190 мг/дм³, минимальные, регистрируемые при увеличении количества осадков и зарегулировании стока реки — 450 мг/дм³. Как в течение года, так и по течению реки сохраняются соотношения между основными ионами: $\text{HCO}_3 > \text{Ca} > \text{Mg} > \text{Na}$ (Цельмович, Отюкова, 2003; Отюкова и др., 2007). Вода имеет слабощелочную реакцию. Максимальные величины БПК₅ фиксируются в верхнем течении, которые характеризовали воды верховья как “грязные” или “очень грязные”, а в нижнем течении воды относились к классу “чистые”.

Устье находится по левому берегу р. Волга в 2764 км от ее дельты. Ранее — до заполнения Рыбинского водохранилища — р. Ильдь впадала в р. Сутка (длина реки 81 км, площадь водосбора — 609 км²) и была притоком второго порядка р. Волги. После зарегулирования Волги и создания Рыбинского водохранилища место исторического впадения р. Ильдь в р. Сутка в течение вегетационного периода даже при минимальном уровне приемника находится в подпоре. В результате этого различий по электропроводности воды между участками рек Ильдь и Сутка, как минимум в 500 м и по р. Сутка и по р. Ильдь выше места их исторического слияния, не обнаруживается (Болотов и др., 2014 а; см. главу 3). Следовательно, водная масса, расположенная на 100–500 м выше и на всем протяжении ниже места их исторического слияния, — единая часть зоны выклинивания подпора речных вод.

Очевидно, что устье “эстуария” правильнее было бы называть по более крупному водотоку. Однако поскольку участок выклинивания подпора речных вод выше места исторического слияния рек Ильдь и Сутка изучали по руслу первого водотока, а участок в районе бывшего слияния рек и ниже — вплоть до устья “эстуария” — единое целое, всю изученную устьевую область в тексте книги мы условно именуем устьевой областью р. Ильдь.

Река Юхоть — правый приток р. Волги. Долину реки можно разделить на три части: верхнее течение — узкая и извилистая часть реки, среднее течение — русло становится шире, скорость течения замедляется и нижнее течение, после впадения р. Улеймы, где скорость течения минимальна, ширина реки достигает 200–300 м и более. Бассейн р. Юхоть вытянут в широт-

ном направлении с запада на восток на 47 км, с севера на юг его протяженность составляет 50 км.

Река Себла протекает в двух соседних областях — Тверской и Ярославской. Бассейн реки располагается практически ровно с юга на север, его длина около 36 км, ширина — 17 км. Ширина реки от 20 до 50 м, глубины — от 2 до 4 м. Берега местами лесистые, но большей частью открытые.

Река Ламь протекает также по территории двух областей — Тверской и Ярославской. Бассейн реки вытянут с юго-запада на северо-восток. Его длина составляет 34 км, ширина — 10 км.

При проведении части работ изучались другие притоки Рыбинского водохранилища, а также Горьковского, сведения о которых будут приведены в соответствующих разделах.

Все исследованные реки располагаются в атлантико-континентальной европейской климатической области с умеренно холодной зимой и умеренно теплым летом, в зоне достаточного увлажнения. Помимо Атлантического океана на формирование климата района оказывает влияние континентальный воздух Европы и Азии, а также воздушные массы местного происхождения (Исаев, Парамонов, 1998). Средняя температура воздуха в январе — 11.6°C, июле — 17.2°C, среднегодовая температура 2.7°C. Количество осадков 546 мм, глубина снежного покрова от 20 до 75 см, продолжительность залегания снежного покрова от 120 до 150 дней, безморозный период длится в пределах 120–130 дней. В течение года преобладают западные и юго-западные ветры, т.е. имеет место “западный перенос”.

До 70% годовой суммы осадков выпадает в теплый период года (с апреля по октябрь). Наибольшее количество осадков приходится на июль (415 мм), наименьшие — на февраль (150 мм) (Исаев, Парамонов, 1998).

Зима характеризуется большой продолжительностью и довольно низкими температурами. Снег выпадает обычно в начале ноября и держится до конца марта. Радиационный баланс для всех зимних месяцев — отрицательный. Для зимнего периода определяющим считается перенос относительно теплого морского воздуха умеренных широт с Атлантики. С их воздействием связано выпадение снега. Также на территорию области зимой приходит арктический воздух. Приход арктических воздушных

масс сопровождается резким падением абсолютной влажности воздуха. Значительные зимние осадки всегда бывают связаны с циклонической деятельностью, которая характеризуется большой интенсивностью. С циклонической деятельностью в зимний период связаны такие явления, как оттепели и метели. От продолжительности оттепели зависит высота, плотность, а иногда и наличие снежного покрова. При оттепели ветер обладает большей скоростью, штиль очень редок, очень велика облачность. В среднем за зиму наблюдается 9–12 дней с оттепелью. Оттепели часто предшествуют метели. Дней с метелью в зимние месяцы бывает обычно от 5–7. В целом, за холодный период до 25 дней.

Продолжительность весны, как и осени, составляет два месяца. Начало весны приходится на первую декаду апреля. В апреле радиационный баланс становится положительным и быстро растет, особенно после схода устойчивого снежного покрова. В мае радиационный баланс уже втрое больше апрельского. Циркуляция атмосферы изменяется и от характера подстилающей поверхности. Если в начале апреля, большая часть лучистой энергии Солнца отражается от поверхности, которая еще покрыта снегом, то с таянием снежного покрова поверхность прогревается, а от нее прогреваются и приземные слои воздуха. Это приводит к изменению соотношения между морским и континентальным воздухом умеренных широт. Сглаживание контраста между морским и континентальным воздухом в весенний период приводит к ослаблению циклонической деятельности.

Вторжения арктических воздушных масс с севера, северо-запада и северо-востока приводит к резкому понижению температур вплоть до заморозков на общем фоне положительных среднесуточных температур второй половины весны. Возвраты холода в мае, сопровождаемые заморозками, а иногда и снегопадами, — это явление типичное для Ярославской области.

Лето теплое, со средним количеством осадков 70 мм. Однако распределены они неравномерно как по летним месяцам, так и по годам. Характеризуется отсутствием заморозков, устойчивым сохранением среднесуточной температуры воздуха выше 15°C, длится обычно 50–70 дней. Средняя температура июля изменяется от 16.5 до 18.5°C (Законнова, Литвинов, 2003 *а*).

В летнее время погода определяется процессами постепенного изменения свойств воздушных масс над нагретой поверхностью суши и в меньшей степени переносом воздушных масс в циклонах. Наиболее низкий уровень рек приходится на июнь-август, когда испарения достигают максимума и выпавшие атмосферные осадки либо испаряются, либо фильтруются в грунт. Межень 1–3 раза ежегодно нарушается прохождением дождевых паводков (Рохмистров, 2004).

Начало осени характерно еще теплой погодой, но иногда с ночными заморозками. Во второй половине сентября бывает ясная, сухая, теплая погода, обусловленная антициклонами. После этого периода среднесуточные температуры снижаются до +5 ... +10°C, увеличивается количество облачности, происходит усиление ветра. Число дней с осадками в осенние месяцы по сравнению с летними несколько увеличивается, но поскольку осадки становятся более мелкими, морозящими, их общая месячная сумма несколько снижается по сравнению с летними месяцами (Поташов, 1959).

Средние и верхние части рек расположены на слабохолмистых моренных равнинах и грядовых возвышенностях. Грунты этих рек разнообразные (песчаные, каменистые и глинистые). Руслу рек довольно сильно расчленены: хорошо выражены плесы, перекаты, стремнины, острова, протоки, заливы и т.д.

Реки Себла и Ламь протекают в районе Молого-Шекснинского междуречья, где водосборы сложены карбонатными породами пермской системы, локально выходящими на поверхность в этой части междуречья.

Водосборы р. Ильд и р. Юхоть расположены на обширной возвышенности, сложенной мезозойскими песками (по линии Некоуз – Глебово – Коприно). Поверхность коренных пород достигает 105–110 м абсолютной высоты. По отношению к соседним, низменным пространствам доледникового рельефа, возвышенность поднимается на 40–60 м, а относительно дна глубоких, погребенных долин — более чем на 100 м.

Немалое влияние на рельеф оказали и покровные оледенения четвертичного периода. Ярославская область характеризуется как место преимущественного накопления ледниковых наносов. Ледники нагромодили толщу морены, местами достигающую 100 м.

Моренный покров, заполняя углубления доледникового рельефа, способствовал его выравниванию. В то же время создавались новые неровности — моренные холмы и гряды. В результате, вышеуказанная обширная возвышенность практически не выражена в современном рельефе. Кроме того, на формирование рельефа большое значение оказывали и потоки талых ледниковых вод и приледниковых водоемов (Новский, 1959).

Главным рельефообразующим фактором в современную эпоху является деятельность текучих вод: плоскостной смыв, поверхностный и подземный сток, деятельность временных потоков. В результате снижаются и выполаживаются склоны. На изучаемой территории встречается три основных типа рельефа: низины, равнина основной морены и ленты долинно-террасового типа.

Как уже было упомянуто ранее, нижние течения рек и их устьевые области расположены в пределах Молого-Шекснинской низины — между р. Волгой и Валдайской возвышенностью. В пределах Ярославской области находится юго-восточная, наиболее пониженная часть низины. На восточном побережье водохранилища наблюдаются современные и древние усеянные валунами террасы, появившиеся в результате размыва волнами. Низина выстлана озерными отложениями. В котловинах и желобообразных углублениях дна мощность озерных напластований достигает 40 м, на ровных участках дна она уменьшается до 1.5–2.0 м. Озерные отложения подстилаются ледниковыми наносами (моренными суглинками), глубже которых лежат коренные породы — пески и глины, относящиеся к меловой и юрской системам.

Равнина основной морены занимает большую часть области. В ее сложении главная роль принадлежит валунным суглинкам, залегающим в виде нескольких толщ, соответствующих различным оледенениям. Общая мощность ледниковых наносов колеблется от нескольких десятков до 100 м и более. Такие мощные накопления полностью погребли доледниковый рельеф и привели к образованию новых форм рельефа. Большинство из них образовалось из-за неравномерного распределения обломочного материала в теле ледника. После стаивания льдов скопления обломочного материала образовали холмы и

гряды. Встречаются холмы из валунного суглинка и из косослоистых песков и гравия. Первые имеют округлую форму, пологие склоны, почти плоские вершины, вторые, наоборот, узковершинные и крутобокие. Кроме того, характерны долинообразные понижения между холмами, которые образовались вследствие размывания вытаивающей породы. Плоскоравнинные участки, сложенные хорошо отсортированными слоистыми песками, супесями и суглинками, образовались в тех местах, где талые воды разливались и застаивались (Новский, 1959).

Благодаря наличию тяжелых глинистых грунтов в подпочвенном слое и затрудненным условиям поверхностного стока среди моренной равнины много заболоченных участков. Грунтовые воды залегают близко к поверхности. Речная сеть довольно густая, но реки протекают в неглубоких долинах, водоразделы слабо расчленены. Только в полосе, примыкающей к Волге и ее притокам, наблюдается значительное эрозионное расчленение — речные долины глубокие, берега крутые, местами обрывистые, дно завалено валунами и выстлано гравием. В пределах основной морены выделяется четыре геоморфологических района. Изучаемая территория относится к западному району, который простирается от границ Тверской области до линии Углич – Большое Село – Рыбинск, а на северо-востоке обрезается Молого-Шекснинской низиной. Район характеризуется спокойным пологоволнистым или плоским рельефом и наличием обширных торфяных болот. Поверхность равнины не поднимается более чем на 140 м абсолютной высоты, за исключением более возвышенного северо-западного участка (реки Ламь и Себла), где она достигает 150–180 м абсолютной высоты. Уплощенность поверхности объясняется широким распространением озерно-ледниковых и болотных отложений, выравнивающих холмистый рельеф основной морены. Поверхностные отложения представлены пылеватыми супесями и безвалунными суглинками желто-коричневого цвета. Глубже местами встречаются синевато-серые илистые суглинки и супеси с прослойками торфа. Мощность этих отложений в котловинах моренного рельефа достигает 10 м, а между котловинами — около 1–1.5 м.

Юрские слои морского происхождения обнажаются на р. Сутке, в смежной части Мышкинского и Некоузского райо-

нов. В районах севернее линии Брейтово – Любим (реки Ламь и Себла) юрские отложения были уничтожены размывом и действием льдов, поэтому в северных районах юра не обнаруживается в скважинах (Иванов, Новский, 1959). Н.С. Никитиным были открыты выходы юры на р. Сутке и р. Ильдь, А.П. Ивановым (1910, 1912, 1913) были отмечены меловые образования — железистый песчаник с фосфоритовым конгломератом в основании на р. Ильдь между селами Марьино и Спас-Ильдь (Иванов, Новский, 1959). На притоке изучаемой р. Юхоть — на р. Улейма — открыты меловые обнажения неокотских песков и песчаников, переходящие внизу в серые и черные глины с колчеданом.

Четвертичная система слоев разделяется на два отдела, ледниковый (плейстоцен) и послеледниковый (голоцен), оба эти отдела представлены в Ярославской области. Особенно мощными считаются плейстоценовые отложения, образующие сплошной покров, скрывающий и коренные породы, и древний доледниковый рельеф. В составе плейстоценовых отложений различаются три горизонта морен, представляющих следы материковых оледенений. Кроме морен, к плейстоцену относятся межледниковые слои, образованные озерными, болотными, речными и водно-ледниковыми отложениями.

Повсеместно на исследуемой территории встречаются и моренные отложения. Нижняя морена сохранилась не везде, как правило, в понижениях рельефа, а средняя морена встречается по берегам р. Волги, между городами Мышкин и Углич, а также вдоль р. Юхоть.

Средняя морена сохранилась лучше, чем нижняя, но она также не имеет сплошного распространения и в области доледниковых возвышенностей нередко оказывается стертой и переработанной последующим ледником.

Основная масса верхней морены представлена валунными суглинками. Отличительной особенностью является обилие валунов различного размера, нередко крупных. Они встречаются преимущественно в верхнем течении исследуемых рек. Верхняя морена карбонатная. Мощность пластов достигает 20–25 м.

Что касается межледниковых отложений, то наилучшим образом сохранились в области отложения последнего межлед-

никовья, поскольку их не коснулось непосредственное воздействие последнего ледника.

В долинах изучаемых рек имеются следующие отложения современной эпохи — русловые наносы, пойменные отложения и отложения, образующие первую надпойменную террасу. Русловые наносы представлены среднезернистыми песками с примесью гравия и гальки в основании толщи. Первая терраса сложена в основании слоем галечника с крупным песком, над ним мелкие пески, еще выше наблюдается переслаивание пылеватых тонких песков и супесей. Картина осложняется вклинивание старичных отложений, заполняющих отмершие части русла. Общая мощность речных отложений достигает 3 м.

Кроме того, над мореной в пределах водоразделов и на их склонах к речным долинам залегают покровные образования. Они представлены, в основном, покровными суглинками межледникового и послеледникового происхождения, а также делювиальными суглинками, которые образуются за счет накопления мелкозема в углублениях по склонам и у основания склонов. Мощность покровных образований незначительна — около 1.5–2 м.

Глава 2. ИСПОЛЬЗОВАННЫЕ В РАБОТЕ ПРИНЦИПЫ РАЙОНИРОВАНИЯ УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЕЙ ПРИТОКОВ ВОДОХРАНИЛИЩ*

Учение об устьевых областях рек начало активно развиваться с середины прошлого века в ходе изучения районов активного взаимодействия речных и морских вод. В России оно оформилось в концепцию устьевой области реки, а за рубежом — в концепцию эстуария (Михайлов, Горин, 2012).

Имеется более 40 определений того, что такое эстуарий, устье или устьевая область реки (Михайлов, Горин, 2012). В.Н. Михайлов (1997 *а*) писал, что анализ научной литературы убеждает в многочисленных противоречиях и неразработанности некоторых, даже основополагающих, вопросов терминологии, классификации и районирования устьевых областей. Все это находится в состоянии постоянного пересмотра, зачастую у одного автора имеется множество различных вариантов названий того или иного участка устьевой области или общих принципов районирования. В результате ни в отечественной, ни в иностранной литературе не существует устоявшихся общепринятых определений “устья”, “устьевой области”, “эстуария”.

Наша работа базируется на взглядах, представленных в ведущих отечественных специализированных учебных изданиях и обобщающих работах признанных специалистов (Коротаяев и др., 1996; Михайлов, 1996, 1997 *а, б*, 1998; Михайлов, Добровольский, 1991; Михайлов, Горин, 2012; Михайлов и др., 2008).

Считается, что термин “устьевая область реки” принадлежит И.В. Самойлову (1952), хотя еще в начале XX-го века его впервые использовал В.Н. Лебедев (по: Михайлов, Горин, 2012). Важно отметить, что этим термином обозначается довольно протяженный в пространстве район (не место, не створ, не точка), часто охватывающий как участок реки, так и часть приемного водоема (Михайлов, 1997 *а, б*, 1998, http://science.viniti.ru/index.php?option=com_content&task=view&Itemid=139&Section=&id=316&

* А. В. Крылов, А. И. Цветков, С. Э. Болотов

id_art=S003437). Понятие устье (без слова “река”) в узком смысле может применяться к месту впадения любого водотока в другой водоток (устье притока) или приемный водоем (устье рукава, протока), иногда к месту соединения двух водоемов (устье лагуны, лимана). В этом значении устье может выступать синонимом термина “устьевой створ” (Михайлов, Горин, 2012).

В.Н. Михайловым (1998) было дано следующее определение: *“Устьевая область реки (устье реки) — это особый географический объект, охватывающий район впадения реки в приемный водоем (океан, море, озеро), обладающий специфическим строением, ландшафтом и режимом и формирующийся под воздействием устьевых процессов ...”* (с. 10–11). Кроме того, были представлены основные типы устьевых областей рек и проведено их районирование (рис. 2.1), в ходе которого выделены две основные части — устьевой участок реки и устьевое взморье, а в некоторых работах между ними также отмечали зону смещения (фронтальную зону) (Коротаев и др., 1996; Михайлов, 1997 а, б, 1998; Михайлов и др., 1986, 2008).

Позже В.Н. Михайловым и С.Л. Гориным (2012) было предложено полностью отойти от двучленной системы деления устьевых областей рек и выделять между устьевым участком реки и устьевым взморьем промежуточные устьевые объекты — эстуарий, дельту или их комплекс (рис. 2.2). В этой же работе авторы привели новое определение устьевой области реки: *“... устьевая область реки (сокращенно УОР, синоним — устье реки) — это особый географический объект, охватывающий район впадения реки в приемный водоем (океан, море, озеро), сформировавшийся, существующий и развивающийся благодаря устьевым процессам: динамическому взаимодействию, смешению и внутримассовой трансформации водных масс реки и приемного водоема, отложению и переотложению речных и морских (озерных) наносов. Устьевая область реки может включать в себя до четырех частей: устьевой участок реки (нижний отрезок реки, подверженный воздействию приливов и/или нагонов), эстуарий, дельту, а также устьевую зону приемного водоема (часть приемного водоема, в пределах которой существенно влияние речного стока). УОР характеризуется специфичностью морфологического строения, гидрологического режима, и, как следствие, состава и трофиче-*

ской структуры населяющих ее сообществ живых организмов. УОР представляет собой гидрологический, морфологический, седиментологический, геохимический и биологический барьер между рекой и приемным водоемом.” (с. 245–247).

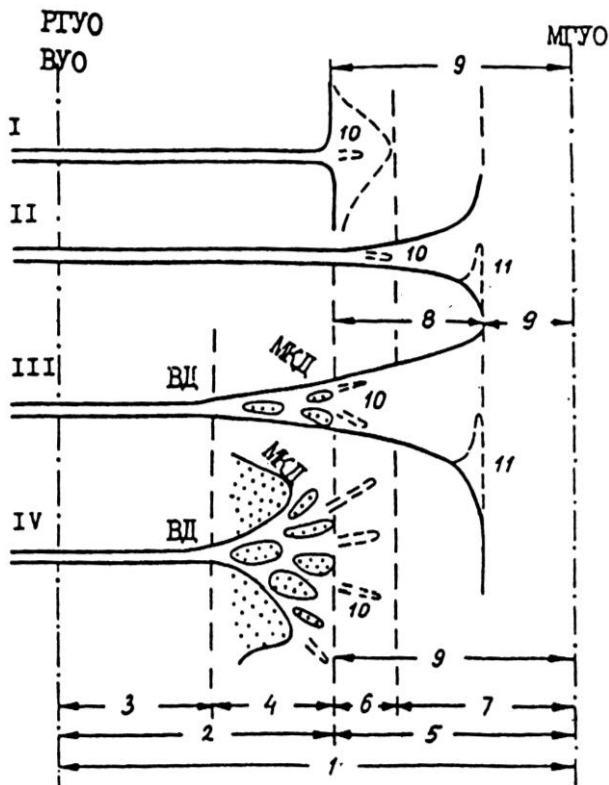


Рис. 2.1. Схемы устьевых областей рек разного типа и их районирование. Устьевая область: I — простая; II — эстуарная; III — эстуарно-дельтовая; IV — дельтовая. 1 — устьевая область реки; 2 — устьевой участок реки; 3 — придельтовый участок реки; 4 — дельта; 5 — устьевое взморье; 6 — отмеля; 7 — приглубая; 8 — полузакрытая; 9 — открытая часть устьевоего взморья; 10 — подводные русла на устьевом взморье; 11 — блокирующие косы. РГУО (ВГУО) — речная граница (вершина) устьевой области; МГУО — морская граница устьевой области; ВД — вершина дельты; МКД — морской край дельты (по: Коротаев и др., 1996).

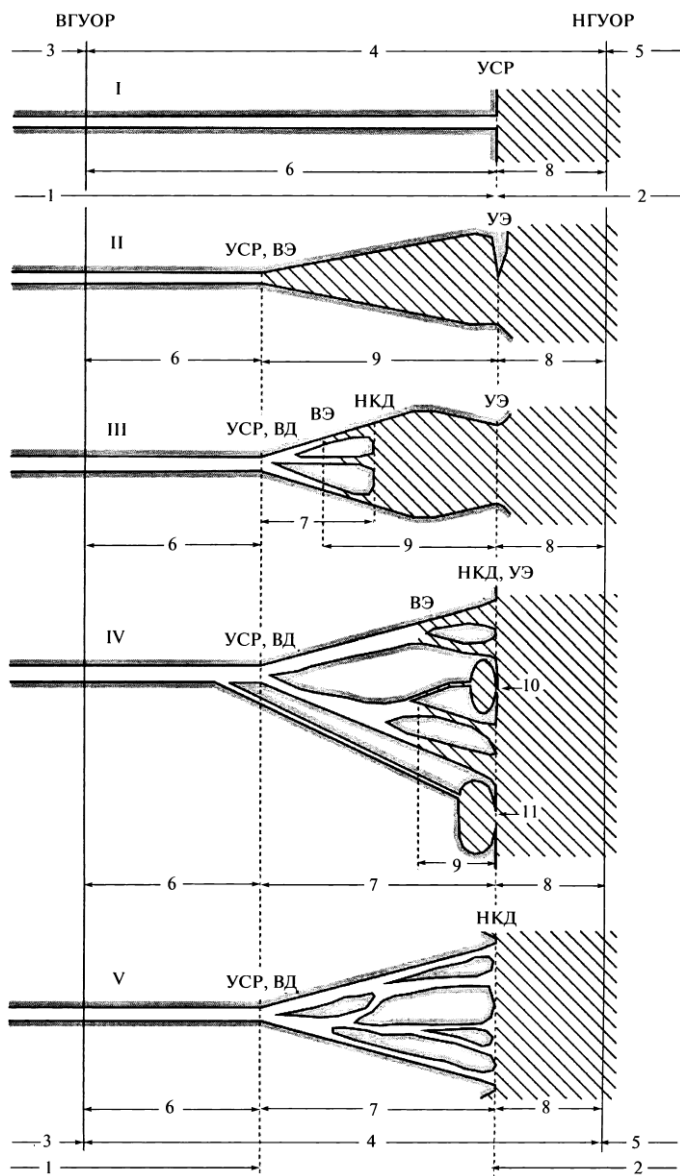


Рис. 2.2. Схема типизации и районирования устьевых областей рек. Типы: I — простая, II — эстуарная, III — эстуарно-дельтовая, IV — дельтово-эстуарная, V — дельтовая; 1 — река, 2 — приемный водоем

(океан, море, озеро), 3 — приустьевой участок реки, 4 — устьевая область реки, 5 — предустьевое пространство приемного водоема (океана, моря, озера), 6 — устьевой участок реки, 7 — дельта реки, 8 — устьевая зона приемного водоема (океана, моря, озера), 9 — эстуарий реки, 10 — устьевая лагуна (дельтовая), 11 — устьевая лагуна (придельтовая); ВГУОР — верхняя граница устьевой области реки; НГУОР — нижняя граница устьевой области реки; ВД — вершина дельты; НКД — нижний край дельты; ВЭ — вершина эстуария; УЭ — устье эстуария; УСР — устьевой створ реки. Штриховкой выделена зона смешения водных масс реки и приемного водоема (океана, моря, озера) (по: Михайлов, Горин, 2012).

Однако все эти достижения не относятся к притокам водохранилищ. В представленном выше определении В.Н. Михайлова (1998) есть такие слова: *“Предлагаемое определение устьевой области (устья) реки рекомендуется применять, во-первых, ко всем рекам, а не только к крупным, а, во-вторых, к случаям впадения рек в любые приемные водоемы (кроме долинных водохранилищ) ...”* (с. 11). Но в дальнейшем Вадим Николаевич не объясняет причин, по которым данное определение не подходит для устьевых областей притоков долинных водохранилищ. К сожалению, сведений по данному вопросу не удалось найти и ни в каких других публикациях, как не было обнаружено каких-либо четких определений, описаний и районирования устьевых областей притоков водохранилищ.

По всей видимости, основное внимание гидрологи уделяли непосредственно самим водохранилищам, в которых, все-таки, в местах перехода речных плесов в озерные обозначали устья (эстуарии, устьевые участки) зарегулированных рек (Беркович, 2012; Буторин, 1966 а; Волга и ее жизнь, 1978; Мордухай-Болтовской, Монаков, 1963; Рыбинское водохранилище, 1972; Фортунатов, 1959 и мн. др.). Кроме того, при районировании водохранилищ некоторые исследователи (Матарзин, Мацкевич, 1970; Двинских, Березина, 2010) в пределах районов выделяли краевые плесы, в число которых входили образованные притоками участки, заливы в устьях рек и “глухие” заливы. Очевидно, это может быть справедливо с точки зрения морфометрии, но гидрологический, гидрохимический и биологический режимы этих участков должны различаться, т.к. определяются преобладающим

влиянием речных или водохранилищных вод, аккумуляцией аллогенных веществ, интенсивностью внутриводоемных процессов, волновыми явлениями и пр. Помимо этого, в данном случае краевые плесы, образованные притоками, представлены как единое целое, либо — при впадении крупного притока — поделены на два участка: участок с речными условиями и участок озеровидного расширения (Двинских, Березина, 2010).

Безусловно, не являясь специалистами, мы не можем претендовать на решение вопросов районирования устьевых областей притоков водохранилищ. Ниже представлены принципы выделения зон, использованные нами в ходе проведения работ, которые определялись поставленными задачами изучения структуры и функционирования основных морфоэкологических групп гидробионтов. Н.В. Буторин и Н.П. Смирнов (1974) считали, что число районов (плесов) и подрайонов водохранилища должно сохраняться неизменным независимо от масштабов составления схемы районирования, а число участков исследователь может уменьшать или увеличивать в зависимости от цели районирования.

Анализ карт свидетельствует, что устьевые области малых и средних притоков водохранилищ Верхней Волги в большинстве случаев соответствуют эстуарному типу. Нужно напомнить, что применительно к устьевым областям притоков Рыбинского водохранилища термин “эстуарий” и “эстуарные участки” использовался неоднократно (Беркович, 2012; Мордухай-Болтовской, Монаков, 1963; Рыбинское водохранилище, 1972; Фортунатов, 1959 и др.). Однако важно отметить, что, во-первых, эстуарий — это не тип устьевой области реки, поскольку часть устьевой области может находиться за пределами эстуария. В действительности эстуарий — это одна из частей устьевых областей рек эстуарного и эстуарно-дельтового типов (Михайлов, http://science.viniti.ru/index.php?&option=com_content&task=view&Itemid=139&Section=&id=316&id_art). Во-вторых, и это главное, понятие эстуарий относится только к случаям смешения морских и речных (т.е., соленых и пресных) вод. Его современное определение, данное В.Н. Михайловым с соавторами (2009), звучит следующим образом “... *эстуарий — это полужамкнутая система водных объектов в пределах устьевой обла-*

сти реки, которая хотя бы периодически сообщается с морем и в которой действуют общие для всей системы процессы смешения речных и морских водных масс.” (с. 5). Впрочем, справедливости ради, необходимо сказать, что позже В.Н. Михайлов и С.Л. Горин (2012) распространили это понятие и для случаев смешения речных и озерных вод, хотя основные принципы районирования по-прежнему строили на основе изменений солёности воды.

Для определения границ устьевой области необходимо использовать формулу расчета эмпирической обеспеченности (Михайлов, 1997 а). Для собственных расчетов мы пользовались формулой Н.Н. Чегодаева (Рождественский, Чеботарев, 1974):

$$P = ((m - 0.3) / (n + 0.4)) \times 100\%,$$

где m — порядковый номер члена ряда, в котором значения обеспеченности расположены в порядке убывания, n — число членов ряда.

Значения P_i чаще применяются при построении кривых обеспеченностей годового стока. Мы использовали ежедневные расходы воды р. Ильдь за 5 лет (с 2008 по 2012 гг.) по посту с. Спас-Ильдь (данные по: Автоматизированная информационная система государственного мониторинга водных объектов <https://gmvo.skniivh.ru>). За верхнюю и нижнюю границы принимали соответственно 10% (расходы $13.8 \text{ м}^3/\text{с}$) и 90% (расходы $0.63 \text{ м}^3/\text{с}$) обеспеченности. Расчеты и построение графика эмпирической обеспеченности вели в программе StokStat 1.2 (рис. 2.3).

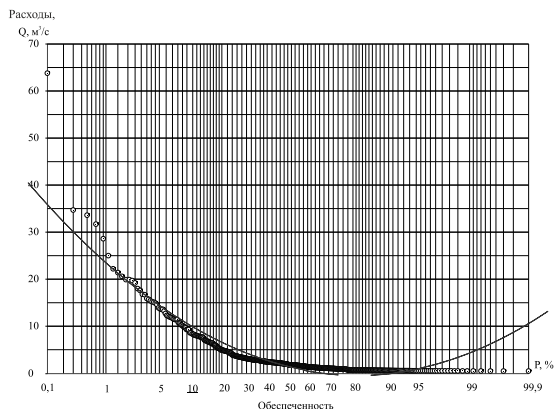


Рис. 2.3. Кривая обеспеченности расходов р. Ильдь (период наблюдения 2008–2012 гг.).

Однако полученные результаты показали, что для задач нашего исследования применение данной методики не оправдано, т.к. основная цель работы состояла в изучении биологического режима устьевых областей в вегетационный период. В это время расходы реки существенно ниже, чем самые высокие (практически катастрофические), учитываемые при расчете эмпирической обеспеченности. Если опираться на эти показатели, то расчетная нижняя граница устьевой области должна оказаться далеко в водохранилище, что не соответствует данным натурных наблюдений гидрологических характеристик воды в течение вегетационного периода. Впрочем, смещение границ устьевой области реки в периоды половодья и осенне-зимних паводков будет кратко показано ниже (см. главу 3).

Основанием для выделения текущих границ устьевой области притоков служит факт смешения двух водных масс — реки и водохранилища, которые четко различаются по ряду консервативных показателей. В пределах устьевой области водные массы также не отличаются однородностью. Для выделения границ устьевой области и ее зон мы использовали наиболее широко применяемый показатель, отражающий генезис водных масс для пресноводных систем — удельную электропроводность воды (Ершова, Эдельштейн, 1966; Буторин, 1966 б и мн. др.). Величина удельной электропроводности служит приблизительным показателем суммарной концентрации электролитов, главным образом неорганических, и используется в программах наблюдений за состоянием водной среды для оценки минерализации вод.

Измерение электропроводности воды, наряду с температурой и содержанием растворенного кислорода, проводили портативным зондом “YSI-85”.

Для определения текущих границ устьевой области при текущей съемке использовали формулу, основанную на электропроводности крайних точек — притока и приемника:

$$\text{ВПЗ} = \text{ЭР} - ((\text{ЭР} - \text{ЭВ}) / 100) \times 5 \quad (1)$$

$$\text{НПЗ} = \text{ЭВ} + ((\text{ЭР} - \text{ЭВ}) / 100) \times 5 \quad (2)$$

где НПЗ — нижняя (зона приемника) переходная зона, ЭВ — электропроводность воды в водохранилище, ЭР — электропроводность воды в реке, ВПЗ — верхняя (зона притока) переходная зона.

Представленная формула учитывает генезис водных масс притока, зоны смешения и приемника. Выбор переходных границ на уровне 5%, на наш взгляд, вполне обоснован, т.к. при этом учитываются незначительные, но важные изменения электропроводности, например, сопровождаемые значительным изменением скорости течения на верхней границе устьевой области. Эта формула проста при расчете текущих границ, для нее не нужны многолетние ряды наблюдений, она вполне применима в полевых условиях, когда необходим четкий выбор станций для сборов первичных биологических материалов в пределах устьевой области притоков, а изучение динамики перемещения границ не установлено в качестве первоочередной задачи.

По аналогии с выделенными районами устьевых областей притоков океанов, морей и крупных озер (Михайлов, 1997 *а*; Михайлов, Горин, 2012) в устьевых областях притоков Рыбинского водохранилища — равнинного водохранилища с сезонным типом регулирования уровня воды — по электропроводности воды нами выделены три зоны (Болотов, 2014 *б*; Болотов и др., 2012 *в*, 2014 *а*, *б*): **переходная зона притока** (пресноводный район (по: Михайлов, 1997 *а*)) или устьевой участок реки (по: Михайлов, Горин, 2012)), **фронтальная зона** (район смешения вод (по: Михайлов, 1997 *а*) или фронтальная зона (по: Михайлов и др., 2008) или эстуарий, дельта или их комплекс (по: Михайлов, Горин, 2012)) и **переходная зона приемника** (устьевое взморье (по: Михайлов, 1997 *а*) или устьевая зона приемного водоема (по: Михайлов, Горин, 2012)) (рис. 2.4).

Рассмотрим принципы их выделения и обоснуем наименования более детально. Необходимо отметить, что конкретные величины физико-химических характеристик воды в разных зонах устьевой области и на участках граничащих водных объектов, как и особенности в зимний период и в половодье, будут отражены ниже (см. главу 3).

В океанах и морях расположение и динамика речной границы устьевой области притока определяются воздействием приливов и/или нагонов (Михайлов, Горин, 2012). Динамика речных границ устьевых областей малых и средних притоков равнинного водохранилища зависит от режима его уровня, а

также от расходов воды самого притока. Механизм этого явления заложен в зоне переменного подпора.

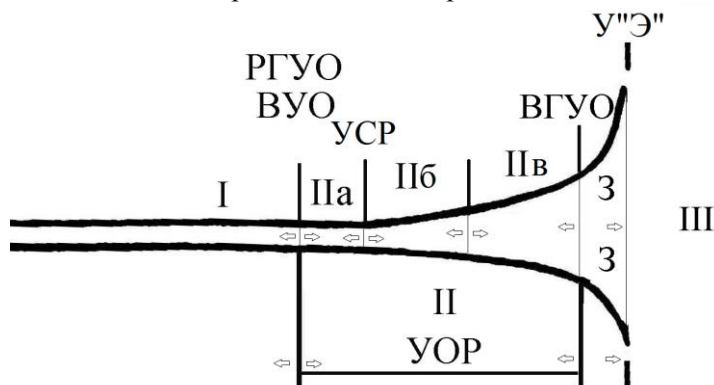


Рис. 2.4. Обобщенная схема устьевой области малого и/или среднего притока Рыбинского водохранилища. I — зона свободного течения реки; УОР — устьевая область реки; Па — переходная зона притока; Пб — фронтальная зона; Пв — переходная зона приемника; III — водохранилище. РГУО (ВУО) — речная граница (вершина) устьевой области; УСР — устьевой створ реки; ВГУО — водохранилищная граница устьевой области; У“Э” — устье “эстуария”; 3 — залив (предустьевой залив).

Этим термином Н.И. Маккавеев с соавторами (1958) определил верхнюю часть водохранилищ и отчасти заменил термин “зона выклинивания подпора”. По мнению К.М. Берковича (2012), термин “зона переменного подпора” представляется более правильным, чем “зона выклинивания подпора”, т.к. отражает сам факт его динамичности, которая имеет сложный характер и зависит от заполнения и сработки водохранилища, а также от гидрографа стока реки.

Однако применительно к устьевым областям притоков равнинных водохранилищ с сезонным и многолетним типом регулирования уровня мы не считаем эти термины идентичными. Если термин “зона выклинивания подпора” обозначает всю область, находящуюся в зоне смещения речных и водохранилищных вод, и соответственно всю устьевую область реки, то термин “зона переменного подпора” в большей степени относится к

ее ограниченному верхнему участку, пространственно-временное положение границ которого в течение вегетационного периода определяется колебаниями уровня воды водохранилища и расходами реки. В нашем случае верхняя граница зоны переменного подпора притока совпадает с верхней границей устьевой области и соответственно с верхней границей переходной зоны притока. В течение вегетационного периода она подвержена продольным перемещениям. Так, на р. Ильдь в исследованные нами вегетационные периоды продольное перемещение верхней границы ее устьевой области и, следовательно, протяженность непосредственно зоны переменного подпора, составило в среднем 0.74 км.

Мы не случайно акцентируем внимание на том, что все описанное относится к притокам равнинных водохранилищ с сезонным (и многолетним) регулированием уровня, т.к. в устьевых областях притоков равнинных водохранилищ с суточным (недельным) типом регулирования уровня могут наблюдаться совершенно иные ситуации (Рахуба, 2012). Так, ежесуточное (или недельное) резкое снижение уровня воды и скоростей течения водохранилища провоцирует проникновение вод притока в акваторию водоема-приемника, т.е. способствует временному исчезновению зоны выклинивания подпора как таковой. Такие проникновения могут быть обнаружены в донных слоях воды на значительном отдалении от водохранилищной границы устьевой области. Но вскоре уровень воды в водохранилище вновь повышается, и его воды выклиниваются в приток, т.е. вновь возникает зона выклинивания подпора. Очевидно, что в данном случае термин “зона переменного подпора” следует считать синонимом термина “зона выклинивания подпора”.

В целом, переходная зона притока в устьевой области притока водохранилища характеризуется незначительным (на разных водотоках в среднем ~ 32 мкСм/см) уменьшением электропроводности воды относительно вод самой реки, и в большей степени определяется по значительному снижению скорости течения. Предлагаемое нами название этой зоны мы считаем более удачным, чем данное В.Н. Михайловым и С.Л. Гориним (2012) “устьевой участок реки”, т.к. оно вносит меньше путаницы при одновременном употреблении вместе с понятием “устье-

вая область реки”. Кроме того, В.Н. Михайлов и его соавторы либо четко обозначали, что предложенные ими определения не имеют отношения к устьевым участкам притоков долинных водохранилищ, либо вовсе не упоминали случаи впадения рек в водохранилища.

Расположенная ниже зона устьевой области притока во все сезоны вегетационного периода отличается значимым снижением электропроводности воды, а в меженные периоды — вертикальной неоднородностью (Болотов и др., 2011, 2012 в, 2014 в; Крылов и др., 2009). Эту зону мы намеренно не называем “эстуарием”, как это сделано В.Н. Михайловым и С.Л. Гориним (2012) при последнем районировании притоков океанов, морей и крупных озер. Хотя есть несколько причин, по которым такое определение этой зоны имеет право на существование. Во-первых, при следовании географическому значению термина эстуарий, при котором главным критерием его выделения выступает форма — воронкообразное расширение устья. Во-вторых, известно, что эстуарий образуется в результате долгого исторического процесса понижения и подтопления притока, которое приводит к разрушению берегов и расширению устьевой области (Коротаев, 2008; Михайлов, Горин, 2012). Подтопление и разрушения, очевидно, способствовали образованию характерной формы и устьевых областей притоков водохранилищ. По всей видимости, все это послужило причиной использования именно этого термина М.А. Фортунатовым (1959) для обозначения мест смешения вод речных плесов с водами Главного плеса и смешения вод притоков с водами Рыбинского водохранилища. В-третьих, в эстуариях рек-притоков морей и океанов наблюдается вертикальная неоднородность, при которой “тяжелые” морские воды “вклиниваются” снизу, а сверху натекают пресные речные. Вертикальная неоднородность водной массы, как мы отмечали выше, фиксируется и в устьевых областях притоков водохранилищ (Болотов и др., 2011, 2012 в, 2014 в; Крылов и др., 2009; Рахуба, 2012).

Однако, несмотря на все это мы отвергаем возможность использования термина “эстуарий”. Во-первых, все классические определения эстуария строятся на основе факта смешения пресных и соленых вод, причем, что самое важное — на основе фак-

та периодических влияний приливов и отливов. Это следует даже из значения самого слова “эстуарий”, которое происходит от латинских слов “*aestus*” — *кипение, волнение, прилив* или “*aestuo*” — *кипеть, бурлить*. Впервые этот термин стали использовать римляне в I веке до нашей эры, описывая бурное течение во время приливов в устьях рек Галлии и Британии (Самойлов, 1952). Даже тогда, когда пытаются подойти к определению эстуария только по форме, прописывая то, что эстуарий характерен не только для притоков океанов и морей, но и для притоков озер (Михайлов, Горин, 2012), все рассуждения и критерии его выделения строят только на примерах изменений солености. Во-вторых, в устьевой области притоков водохранилища водные массы притока “натекают” на водные массы приемного водоема только во время и сразу после весеннего половодья и сильных паводков, а в остальное время наблюдается обратная картина: снизу располагаются более плотные речные воды.

Все это дало основание для сомнений в правомерности использования термина “эстуарий” применительно к отдельным зонам устьевых областей притоков водохранилищ.

По нашему мнению, наиболее полно и бесспорно особенности этих зон в устьевых областях притоков водохранилищ (и не только водохранилищ) отражает термин “фронтальная зона”, который ранее использовался и В.Н. Михайловым с соавторами (2008). Справедливость его употребления следует из известных описаний понятия “фронтальная зона”. Вот что писал К.К. Эдельштейн (2005): *“Части пространства, разделяющие в гидросфере водные массы (а в атмосфере воздушные массы), в которых происходит взаимодействие и смешение соседних водных (воздушных) масс, называют фронтальными зонами. Эти зоны характеризуются существенно большими пространственными градиентами физических и химических характеристик воды (воздуха) по сравнению с ядрами водных (воздушных) масс.”* (с. 4). Наши наблюдения показывают, что во фронтальной зоне, относительно граничащих водных объектов и граничащих зон устьевой области притока, имеются ярко выраженные отличия по электропроводности воды и содержанию лабильного органического вещества, а также регистрируется вертикальный градиент электропроводности (минерализации), температуры

воды и содержания растворенного кислорода (Болотов и др., 2011, 2012 в, 2014; Крылов и др., 2009, 2012). Следовательно, формирование таких зон возможно не только между солеными и пресными водами, а эстуарий можно рассматривать как частный случай фронтальной зоны, характерный только для притоков океанов и морей.

На первый взгляд в устьевых областях притоков водохранилищ отсутствует участок, соответствующий устьевому взморью (Коротаев и др., 1996; Михайлов, 1998; Михайлов и др., 1986) (см. рис. 2.1) или устьевой зоне приемного водоема (см. рис. 2.2) (Михайлов, Горин, 2012). Однако она существует, и в нашем случае названа переходной зоной приемника. Эта зона имеет ряд отличительных особенностей. Во-первых, в то время как в притоках океанов, морей и больших озер верхняя граница устьевой зоны приемного водоема (устьевого взморья) совпадает с устьем эстуария (рис. 2.2), верхняя граница переходной зоны приемника располагается намного выше водохранилищной границы устьевой области (устья “эстуария”) (рис. 2.4). Это определяется по электропроводности воды, которая на всем ее протяжении достоверно ниже, чем во фронтальной зоне, но выше, чем в водохранилище. Кроме того, она отличается минимальными коэффициентами вариации величин в течение вегетационного периода. При первоначальном районировании устьевой области притока водохранилища это стало основанием для ее наименования как “стабильный участок устьевой области” (Болотов и др., 2010, 2011, 2012 б; Крылов и др., 2008, 2010; Шурганова и др., 2008).

Во-вторых, на исследованных нами реках нижняя граница переходной зоны приемника практически совпадала с устьем “эстуария”, либо была несколько выше (например, в отдельные сезоны на р. Ильдь в среднем на ~1.3 км (см. главу 3)), в то время как в притоках океанов, морей и больших озер нижняя граница устьевой зоны приемного водоема (устьевого взморья) расположена ниже устья эстуария (рис. 2.2). Исключения для притоков водохранилищ наблюдаются лишь в короткие периоды при сильных паводках, когда водохранилищная граница устьевой области может находиться ниже устья “эстуария”. Выход трансформированных речных вод за водохранилищную гра-

ся в сушу, имеющая свободный водообмен с основной частью водоема (Большая Советская Энциклопедия, 1972). В результате гидрологические и гидрохимические характеристики воды в заливе практически тождественны таковым водоема, частью которого он является.

Следовательно, в водохранилищах ситуация, соответствующая определению “залив”, помимо случаев “глухих” заливов, может быть справедлива по отношению к визуально выделяемой части устьевой области притока выше устья “эстуария”, если величины электропроводности воды здесь не отличаются от таковых в водохранилище. Размеры предустьевого залива определяются уклоном русла и, соответственно, расходами реки. Наибольшие по протяженности заливы могут наблюдаться в тех случаях, когда приток водохранилища — ручей или очень малая река — характеризуются небольшими расходами воды и незначительными уклонами русла. В этом случае собственно устьевая область притока может быть небольшой по протяженности и ее водохранилищная граница располагаться намного выше устья “эстуария”.

В целом, мы можем назвать как минимум два отличия устьевых областей малых и средних притоков равнинных водохранилищ с сезонным и многолетним типом регулирования уровня от устьевых областей притоков морей и океанов. I. Система устьевых областей притоков морей и океанов включает два блока: 1) устьевой участок реки — часть нижнего течения реки, формирующаяся под преобладающим влиянием речного гидрологического режима при активном участии морских факторов; 2) устьевое взморье — часть прибрежной зоны моря, формирующаяся под преобладающим влиянием морского гидрологического режима при активном влиянии речных факторов (Михайлов, 1997 а, б, 1998, Михайлов, Горин, 2012; Полонский и др., 1992). Устьевые области притоков равнинных водохранилищ с сезонным и многолетним типом регулирования уровня также включают два аналогичных блока: 1) участок, формирующийся под преобладающим влиянием речного гидрологического режима при активном участии водохранилищных факторов; 2) участок, формирующийся под преобладающим влиянием гидрологического режима водохранилища при активном влиянии речных факторов.

Однако если нижние границы участков устьевого взморья и соответственно нижние границы устьевых областей притоков морей и океанов расположены ниже устья эстуария, то границы устьевых областей малых и средних притоков равнинных водохранилищ с сезонным и многолетним типом регулирования уровня сосредоточены выше устья “эстуария” или совпадают с ним. Исключения наблюдаются лишь в зимний период, период половодья, во время мощных дождевых паводков, а также на водотоках, характеризующихся высокими расходами воды. Кроме того, необходимо отметить, что границы устьевых областей притоков равнинных водохранилищ с суточным и недельным регулированием уровня более изменчивы во времени и пространстве, и в моменты пусков воды водохранилища речные и трансформированные речные воды могут проникать в его акваторию, распространяясь на значительные расстояния (Рахуба, 2012).

II. Во фронтальных зонах устьевых областей притоков равнинного водохранилища водные массы реки “натекают” на водные массы приемного водоема только в период половодья и сразу после него, а в остальное время наблюдается обратная картина — снизу располагаются более плотные речные воды. В эстуариях притоков морей и океанов воды приемника располагаются всегда снизу, а сверху натекают пресные воды реки.

В заключение главы представим основные подходы к работам по районированию устьевых областей малых и средних притоков равнинного водохранилища.

Работа включает два этапа: 1) “до полевое” обследование, 2) полевое обследование.

1) На первом этапе исследователю необходима подборка крупномасштабных карт для определения типа устьевой области, ее протяженности, характера окружающего ландшафта. Наиболее удобны для этих целей карты Генштаба и ГосГисЦентра (см. пример на рис. 2.6 (цветная вкладка, с. 10)).

Поиск космических снимков, сделанных в разные сезоны года, в некоторых случаях позволяют визуально выделить границы зон смещения и прочие детали. Кроме того, космические снимки позволяют предварительно наметить сетку станций.

Снимки могут быть как платными, так и бесплатными. Платные снимки имеют большее пространственное разрешение,

геопривязаны, ортотрансформированы и содержат несколько каналов, могут также нести радиолокационную информацию и самое главное — носят сезонный характер. Как правило, — это снимки с зарубежных спутников, стоимость которых можно узнать на сайтах <http://www.sovzond.ru>, <http://www.scanex.ru> и других. Ниже приводим снимки с коммерческих спутников, любезно предоставленных компанией Сканекс (фото 2.1–2.3 (цветная вкладка, с. 11–12)).

Бесплатные снимки можно найти на сайтах Гугл, Яндекс, Бинг, сайте Американской геологической службы. Примеры таких снимков (фото 2.4, 2.5 (цветная вкладка, с. 12–13)).

Важный элемент выбора рек и “до полевого” этапа работ на них — наличие постов сети Росгидромета. Выбор именно таких рек позволит исследователю найти информацию о среднемноголетних расходах водотоков, сроках наступления половодья, межженных периодов и т.д. Сведения о постах сети Росгидромета имеются на сайте М.Н. Кручина <http://sur-base.ru>

Ниже приведен краткий список программ и адресов, которые могут быть полезны исследователям.

- Планета Земля — Google Earth. Официальная программа от Google. Ценна тем, что могут быть оперативные карты, не входящие в состав Google Maps, а также подборка разных по годам съемок.

- SasPlanet — <http://sasgis.org>. Подборка различных интернет снимков, карт. Из особо ценных — подборка снимков ESRI, Digital Globe. Здесь же есть возможность загрузить карты ГГЦ — ГосГИСЦентра, генштаба. Удобная возможность скачать нужный участок с географической привязкой для дальнейшей работы в ГИС программах. Для получения качественных снимков понадобятся “плюсовой” репозиторий, имеющийся на сайте.

- Сайт Американской геологической службы с историческими и оперативными снимками — www.earthexplorer.usgs.gov/ Особо ценны снимки спутника Landsat. Необходима регистрация на сайте.

- Государственный водный реестр РФ — <http://textual.ru/gvr/index.php> — информация по водным объектам (площадь водосбора, принадлежность к бассейну, длина, притоки).

- Сайт Лобанова НПО “Гидротехнологии” — <http://www.hydrotec.ru/> данные по постам. Информация платная.

- Сайты Кручина: <http://sur-base.ru>, <http://www.gidromet.info>. Много справочников по климату, по гидрологической изученности, данные по уровням (на условиях обмена информацией).
- Диспетчер карт — <http://webmap.clan.su/index/d/0-4#lat=50.0057531&lon=36.229101399&z=2>. Огромное количество ссылок на различные интернетресурсы с картами.
- Russia-ArcticNet — A Database of Russia River Discharge <http://www.russia-arcticnet.sr.unh.edu/main.html>. Данные по гидрологическим постам Севера России. Архивные данные.
- Лаборатория “Динамики моря и водохозяйственного баланса бассейна Каспия” (ИВП РАН) <http://caspi.ru/HTML/02/Rashod/Rn-75-frm.htm> — гидрологические посты по району бассейна Волги, <http://caspi.ru/HTML/02/Rashod-76/Rn-76-frm.htm> — гидрологические посты по району бассейна Камы. Архивные данные.
- Автоматизированная информационная система государственного мониторинга водных объектов (АИС ГМВО) — <https://gmvo.sknii.vh.ru/> — данные по гидропостам (реки, озера, водохранилища) с 2008 по 2012 годы. Уровни, расходы. Необходима регистрация на сайте.
- Данные по уровням водохранилищ от Русгидро — rushydro.ru/hydrology/informer/
- Климатическая информация — http://www.atlas-yakutia.ru/weather/wind/climate_russia-III_wind.html.
- Всероссийский научно-исследовательский институт гидрометеорологической информации — Мировой центр данных (ВНИИГМИ-МЦД) — <http://meteo.ru> Актуальная и архивная информация по метеостанциям. Необходима регистрация на сайте.

2) Работа в поле начинается с рекогносцировочного прохода, во время которого устанавливаются параметры воды двух крайних точек — приемника и притока, а также примерное положение фронтальной зоны. Исследования мы рекомендуем начинать от крайней нижней точки — глубоководного участка водохранилища на траверзе устья “эстуария”.

В зависимости от протяженности устьевой области по данным GPS-приемника необходимо ее разделить на примерно равные промежутки. При движении на лодке вверх на границах этих участков проводится измерение электропроводности и температуры воды, содержания растворенного кислорода по всему столбу воды с дискретностью измерения 1 м. Если протяженность устьевой области до 5 км, то промежутки составляют

500 м, до 15 км — 1 км, более 15 км — 2 км. Регистрация резких изменений электропроводности воды позволяет примерно определить границы фронтальной зоны.

Дальнейшее продвижение вверх по течению продолжается до тех пор, пока не обнаруживается свободное течение воды, появление растительности, характерной для водотоков. Чаше всего, здесь уже невозможно передвижение на лодке вследствие малых глубин. Эта точка отмечается как крайняя верхняя, относящаяся к зоне свободного течения реки.

Для выделения переходной зоны притока нам нужно знать электропроводность воды в 2 крайних точках — в водохранилище и в реке. В первом случае берем наименьший показатель (т.к. воды водохранилища, за редким исключением, менее минерализованы), во втором — наибольший показатель. Далее решаем несложное уравнение по формуле (1).

Выделение фронтальной области и участка стратификации проводим по резкой разнице электропроводности. Иногда она носит “скачкообразный” характер, проявляющийся в изменении показателей электропроводности на одном горизонте от 10 до 50 мСм/см. Протяженность зоны выделяем по границам переходных зон.

Для выделения переходной зоны приемника нам также нужно знать электропроводность воды в 2 крайних точках — в водохранилище и в реке. Расчет проводим по формуле (2).

После выделения текущих границ устьевой области притока, а также определения границ ее основных зон, намечаются координаты станций (по 2–3 в каждой зоне) для сборов биологических проб.

Полевой этап работ в устьевой области притока и на участках граничащих водных объектов обычно занимает не менее 2–3 рабочих дней.

Глава 3. ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДЫ ВЫДЕЛЕННЫХ ЗОН УСТЬЕВОЙ ОБЛАСТИ ПРИТОКА*

Конкретные характеристики обозначенных выше (глава 2) зон устьевых областей притоков Рыбинского водохранилища рассмотрим на примере устьевой области р. Ильдь (рис. 3.1).

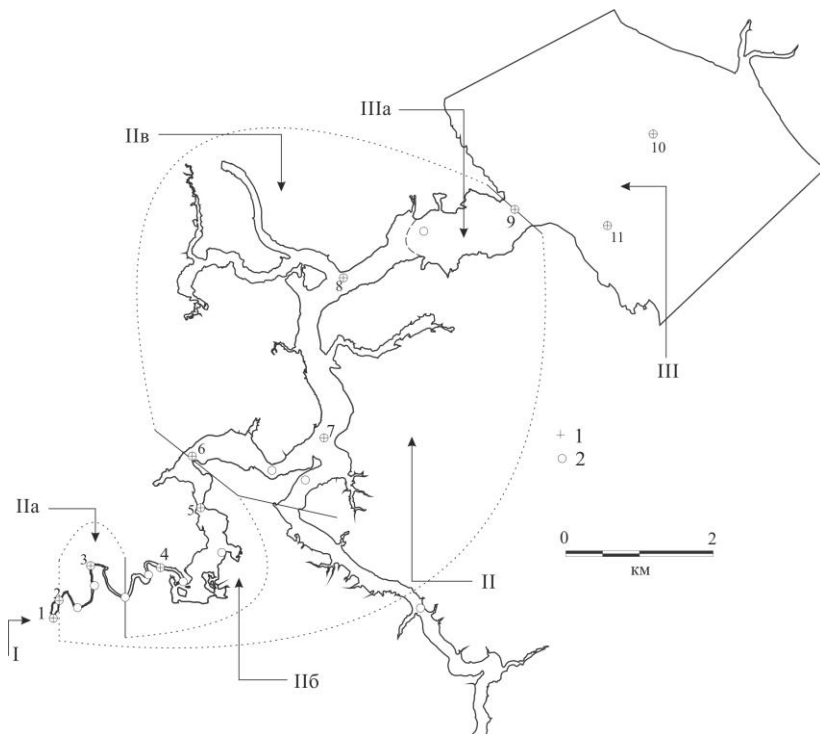


Рис. 3.1. Схема исследованной акватории и районирование устьевой области р. Ильдь. I — зона свободного течения притока; II — устьевая область: IIa — переходная зона притока; IIб — фронтальная зона; IIв — переходная зона приемника; IIIa — предустьевой залив; III — водохранилище. 1 — станции сбора проб воды для определения абиотических параметров воды, 2 — станции сбора проб для определения видового состава и структурно-функциональных показателей гидробионтов.

* А. И. Цветков, А. В. Крылов, С. Э. Болотов, Н. Г. Отюкова

При натурных съемках верхняя граница переходной зоны притока (и, следовательно, устьевой области притока) определялась по значительному уменьшению скорости течения (в среднем с 0.2 до 0.05 м/с) и незначительному снижению электропроводности воды (в среднем ~ 28 мкСм/см) (табл. 3.1).

Таблица 3.1. Характеристика воды р. Ильдь, разных зон ее устьевой области, предустьевого залива и глубоководного участка водохранилища

Исследованный участок		Период	EC_{18}	T	O_2	$БПК_5$
Река		Весна	331.9	15.4	7.73	1.9
		Лето	464.1	17.9	6.65	1.2
		Осень	488.1	10.1	8.82	1.1
		Среднее	428.0	14.5	7.73	1.4
Устьевая область	Переходная притока	Весна	308.2	14.4	7	1.5
		Лето	401.5	18.9	6.1	1.0
		Осень	489.6	9.9	8.29	1.1
		Среднее	399.8	14.4	7.2	1.2
	Фронтальная	Весна	286.8	14.2	7.06	3.0
		Лето	329.7	19.8	5.51	3.9
		Осень	423.8	10.8	8.03	2.8
		Среднее	346.8	14.8	6.87	3.2
	Переходная приемника	Весна	222.1	13.7	7.34	2.5
		Лето	251.0	19.5	5.09	2.6
		Осень	313.6	10.7	8.06	1.6
		Среднее	262.2	14.7	6.83	2.2
Предустьевой залив		Весна	186.3	13.6	8.37	1.7
		Лето	222.2	20.4	5.4	2.1
		Осень	280.0	11.8	8.09	1.5
		Среднее	204.3	15.3	7.29	1.7
Водохранилище		Весна	184.9	12.3	8.47	2.7
		Лето	195.9	19.2	6.06	1.5
		Осень	249.0	11.0	11.05	0.9
		Среднее	190.4	15.8	8.53	1.7

Примечание. EC_{18} — электропроводность (мкСм/см), приведенная к 18°C; T — температура, °C; O_2 — содержание кислорода, мг/л; $БПК_5$ — биохимическое потребление кислорода за 5 суток, мг O_2 /л.

Эта зона имела протяженность ~ 1.1 км (от 0.55 км летом до 1.7 км весной), отличалась максимальными в пределах устьевой области показателями электропроводности воды, но меньшими,

чем в зоне свободного течения реки. Она характеризовалась видимым стоковым течением (0.07–0.15 м/с) и малыми глубинами (~ 1.5–2 м), минимальными значениями БПК₅. Преобладающие формы рельефа — русловые.

Верхняя граница фронтальной зоны определялась по резкому и скачкообразному снижению электропроводности воды, и началу вертикального расслоения водной массы. Фронтальная зона отличалась меньшей, чем в переходной зоне притока электропроводностью воды и максимальными значениями БПК₅. Протяженность этой зоны составляла в среднем 3.3 км (от 2.5 км летом до 4.4 км весной). Преобладающие формы рельефа — русловые (глубины ~ 4 м) на верхних участках и долинные (~ 4–5 м в русле и 1–2 м на затопленной пойме) на нижних. Русло тяготеет к правому берегу.

Отличительной чертой фронтальных зон устьевых областей притоков водохранилищ, как и зон смешения в устьевых областях притоков морей, выступает вертикальное расслоение водных масс. Необходимо отметить, что вертикальная неоднородность водных масс неоднократно отмечалась и в зонах смешения разнотипных пресных вод. Так, четкая стратификация наблюдалась в выдвинутой дельте р. Селенги, т.е. в зоне смешения селенгинских и байкальских вод: зимой более минерализованные тяжелые речные воды опускались в придонные слои, а летом, при возникновении прямой температурной стратификации, теплые речные воды распространялись по поверхности (Томберг, 2008).

Расслоение водных масс характерно и для самого Рыбинского водохранилища, что особенно ярко выражено в период гидрологической весны (Буторин, 1966 б). Причем весомую роль в этом может играть большое количество склонового стока и малых рек, как это было показано М.Г. Ершовой (1965) для района, примыкающего к Молого-Шекснинскому полуострову.

Вертикальная неоднородность водной массы наблюдалась и в устьевой области притока (р. Сок) равнинного водохранилища (Саратовского) с суточным типом регулирования уровня (Рахуба, 2012). В этом случае в придонном слое минерализация воды оставалась стабильно выше, чем в верхних слоях, и лишь при значительных колебаниях уровня происходило перемеши-

вание вод по всей глубине. Кроме того, в устьевой области р. Сок действие подпорных эффектов сопровождалось развитием вертикального турбулентного обмена, при котором содержание органического вещества в воде возрастало, а при снижении подпора — сокращалось.

Фронтальная зона р. Ильдъ также характеризуется вертикальной неоднородностью вод, при которой нижнее положение занимают более плотные и холодные трансформированные воды притока, верхнее — менее плотные и теплые трансформированные воды приемника (табл. 3.2).

Таблица 3.2. Вертикальное распределение абиотических показателей воды* в разных зонах устьевой области притока (средние величины в августе 2006–2012 гг.)

Н, м	Зона устьевой области											
	Переходная притока				Фронтальная				Переходная приемника			
	EC_{18}	T	O_2	ρ	EC_{18}	T	O_2	ρ	EC_{18}	T	O_2	ρ
0	422.4	19.5	6.4	998.33	293.4	20.9	7.1	998.04	260.4	21.6	6.7	997.90
1	453.0	17.8	5.8	998.66	304.2	20.1	5.6	998.22	260.3	21.1	5.6	997.99
2	481.5	18.5	5.2	998.54	351.0	19.5	4.3	998.34	260.2	20.7	5.0	998.07
3	—	—	—	—	423.4	18.9	3.1	998.44	256.0	20.3	4.1	998.16
4	—	—	—	—	—	—	—	—	258.9	20.5	3.7	998.13
5	—	—	—	—	—	—	—	—	247.9	20.4	3.8	998.14
6	—	—	—	—	—	—	—	—	239.3	20.4	3.8	998.15
7	—	—	—	—	—	—	—	—	238.7	20.3	3.6	998.17
8	—	—	—	—	—	—	—	—	231.4	21.2	3.0	997.98
9	—	—	—	—	—	—	—	—	240.7	20.3	2.6	998.17
10	—	—	—	—	—	—	—	—	245.2	20.3	2.1	998.18

* H — глубина; EC_{18} — электропроводность (мкСм/см), приведенная к 18°C; T — температура, °C; O_2 — содержание кислорода, мг/л; ρ — условная плотность воды, кг/м³.

При этом выделяется участок, на котором вертикальное расслоение отмечается практически в течение всего вегетационного периода. Этот участок мы определяем, как *участок устойчивой стратификации*. Для него характерна значительная вертикальная неоднородность по гидрофизическим характеристикам водной среды — расслоение отмечается по электропроводности, темпе-

ратуре, кислороду, плотности. На горизонтах 2–3 м вертикальный градиент электропроводности может достигать величин 100–150 мкСм/см на 1 м.

Пространственное положение участка стратификации во время вегетационного периода стабильно, протяженность области устойчивой стратификации составляет ~ 700 м. Положение гидрофронта может быть как горизонтальным (максимальная протяженность, минимальные переходы), так и вертикальным (минимальная протяженность, максимальные переходы). При идеальном режиме функционирования устьевой области реки — постоянный уровенный режим, минимальные расходы притока — гидрофронт всегда горизонтален. При сильном падении уровня, или, что бывает чаще, увеличении расходов реки при паводках происходит нарушение участка стратификации. При различной степени влияния, нарушения могут сохраняться от недели до трех. Нарушения характеризуются смещением участка стратификации вниз по течению и в дальнейшем они могут обнаруживаться вплоть до осени. Паводковые воды “вытесняют” его в сторону водохранилища и гидрофронт может принимать вертикальный характер. При расходах воды, близких к половодным (как правило, это начало мая, в отдельные годы — конец лета – осень), на протяжении всей устьевой области можно наблюдать преобладание речных условий с постоянным стоковым течением вплоть до устья “эстуария”.

Исторически р. Ильдь была притоком р. Сутка, которая затем впадала в р. Волгу. Однако, после зарегулирования р. Волги и создания Рыбинского водохранилища место исторического впадения р. Ильдь в р. Сутка даже при минимальном уровне приемника в вегетационный период находится в подпоре. В результате этого в течение вегетационного периода различий по электропроводности воды между участками рек Ильдь и Сутка (как минимум в 500 м и по р. Сутка и по р. Ильдь выше места их исторического слияния) не обнаруживается. Следовательно, водная масса, расположенная выше и ниже места их исторического слияния, — единая часть зоны выклинивания подпора речных вод. И в данном случае не имеет смысла обозначать р. Ильдь как приток второго порядка.

Отличия электропроводности воды относительно данных, полученных во фронтальной зоне устьевой области с одной стороны и в водохранилище с другой, позволили определить ее как переходную зону приемника. Ее верхнюю границу определить сложно. Основные признаки верхней границы — значимое снижение электропроводности воды в поверхностных горизонтах и исчезновение четкой вертикальной неоднородности. Нижняя граница располагалась в устье “эстуария”, хотя в отдельные даты по электропроводности воды четко выделялся предустьевой залив, верхняя граница которого была выше в среднем на 1.3 км. Значения БПК₅ здесь остаются повышенными, уступая по величине лишь таковым во фронтальной зоне (табл. 3.1). Средняя протяженность переходной зоны приемника составляла 4.5 км (от 3.3 км весной до 6 км летом). Преобладающий рельеф — долинный, максимальные глубины в русле — 12 м, на пойме — 3–4 м.

Необходимо отметить, что ежегодно за период с конца мая до начала октября выделенные зоны устьевой области р. Ильдь достоверно отличались по электропроводности воды (например, рис. 3.2) (Болотов и др., 2012; Крылов и др., 2010).

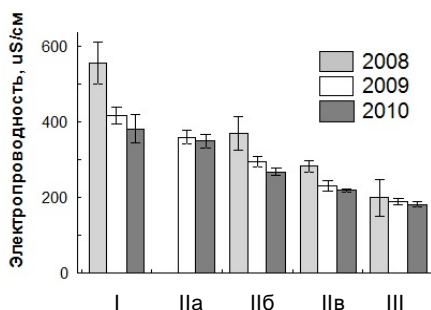


Рис. 3.2. Средние за вегетационные периоды 2008–2010 гг. электропроводность (мкСм/см) воды в зонах устьевой области притока и граничащих водных объектах.

В среднем за вегетационный период общая протяженность устьевой области р. Ильдь составляла 8.8 км (достигает максимума весной, минимума — осенью) (табл. 3.3). Наибольшая часть устьевой области представлена водами переходной зоны приемника, наименьшая — переходной зоны притока. Протя-

женность предустьевого залива (предустьевого пространства приемного водоема) — участка от нижней границы переходной зоны приемника до устья “эстуария” — составляла в среднем 1.3 км. Однако необходимо отметить, что предустьевой залив существовал не постоянно, чаще всего его наличие связано с ветровым нагоном.

Таблица 3.3. Средняя за 2007–2012 гг. протяженность разных зон устьевой области р. Ильдь и ее предустьевого залива

Сезон	Зона устьевой области						Общая, км	Залив
	Переходная притока		Фронтальная		Переходная приемника			
	км	%	км	%	км	%		
Весна	1.7	18.4	4.4	46.5	3.3	35.1	9.5	1.0
Лето	0.6	6.1	2.5	27.6	6.0	66.3	9.0	1.3
Осень	1.0	12.1	2.9	36.1	4.1	51.9	8.0	1.5
Среднее	1.1	12.3	3.3	36.9	4.5	50.8	8.8	1.3

Описанные выше зоны представлены не только в пределах устьевой области р. Ильдь, аналогичные данные получены и на других притоках Рыбинского водохранилища — реках Себла, Ламь и Юхоть, где в 2010–2011 гг. по электропроводности воды четко выделялись переходная зона притока, фронтальная зона и переходная зона приемника (табл. 3.4).

Таблица 3.4. Электропроводность (мкСм/см) воды в устьевых областях притоков Рыбинского водохранилища

Река	Сезон	Зона				
		I	IIa	IIб	IIв	III
Юхоть	Весна	343.37	266.62	171.13	159.91	134.2
	Лето	429.23	371.2	256.41	223.44	186.53
	Осень	434.22	362.96	261.43	230.62	210.26
Себла	Весна	312.12	310.41	160.53	115.13	127.22
	Лето	439.69	416.92	274.74	184.65	172.49
	Осень	444.47	305.5	223.53	—	195.62
Ламь	Весна	379.78	339.31	206.79	159.78	115.74
	Лето	492.69	438.49	314.43	216.46	224.29
	Осень	416.33	409	345.66	243.58	213.5

Иная ситуация складывается с характеристиками воды устьевой области притока в периоды осенне-зимних паводков и во время половодья. К общим особенностям зимнего времени в первую очередь следует отнести снижение уровня водохранилища и расходов воды притока. В это время в реке регистрируется максимальная электропроводность воды и минимальный расход (рис. 3.3). Все зоны устьевой области оказываются смещенными к водохранилищу. Так, верхняя граница фронтальной зоны устьевой области р. Ильд может смещаться на 1.5–2.5 км (вплоть до станций 5–7), а в маловодные годы — ниже (рис. 3.4).

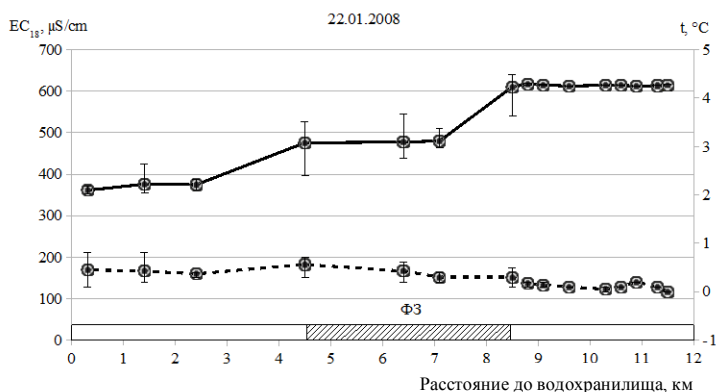


Рис. 3.3. Типичное распределение температуры (пунктирная линия) и электропроводности (сплошная линия) (среднее, min и max) в устьевой области реки в зимнее время при стандартных среднемноголетних уровнях и расходах. ФЗ — фронтальная зона.

Во время осенне-зимних паводков, которые в последнее время стали часто повторяться и в иные годы по расходам приближаются к значениям, регистрируемым во время весеннего половодья, такое состояние нарушается. При расходах реки близких к 15–20 м³/с устьевая область притока представляет собой единое целое, состоящее из паводковых вод (рис. 3.5). Аналогичная картина наблюдается и в период половодья (рис. 3.6). При этом скорость течения в районе устья “эстуария” может достигать величин 0.3–0.5 м/с, а электропроводность составляет всего 100–130 мкСм/см.

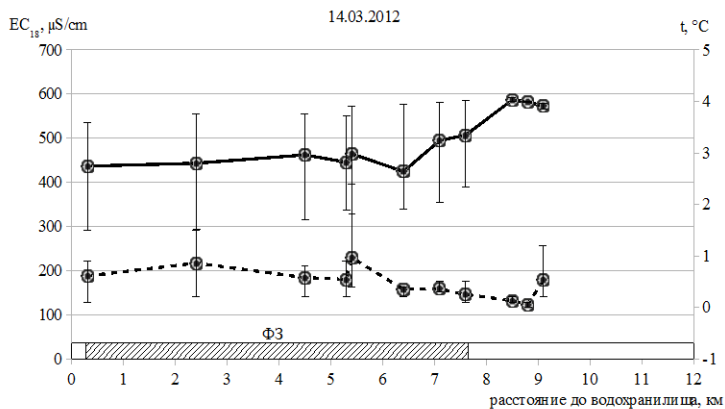


Рис. 3.4. Аномальное распределение температуры (пунктирная линия) и электропроводности (сплошная линия) в устьевой области реки в зимнее время при низком уровне и расходах. ФЗ — фронтальная зона.

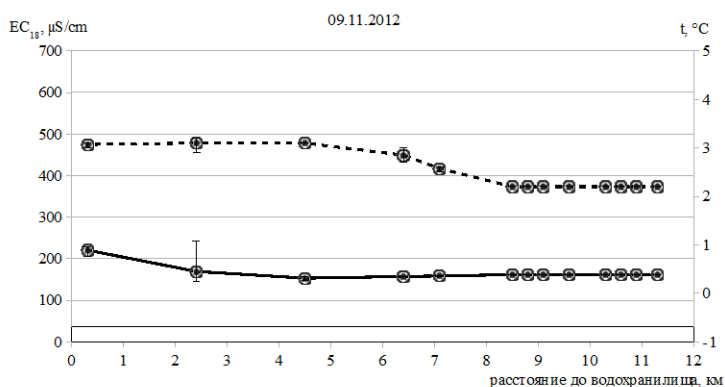


Рис. 3.5. Распределение температуры (пунктирная линия) и электропроводности (сплошная линия) в устьевой области реки во время прохождения осенне-зимнего паводка.

После прохождения волны осенне-зимнего паводка или весеннего половодья, ситуация постепенно стабилизируется и верхняя граница фронтальной зоны, как правило, обнаруживается на своем характерном месте, хотя остатки паводковой (половодной) водной массы могут сохраняться в районе ст. 7 до 2 месяцев.

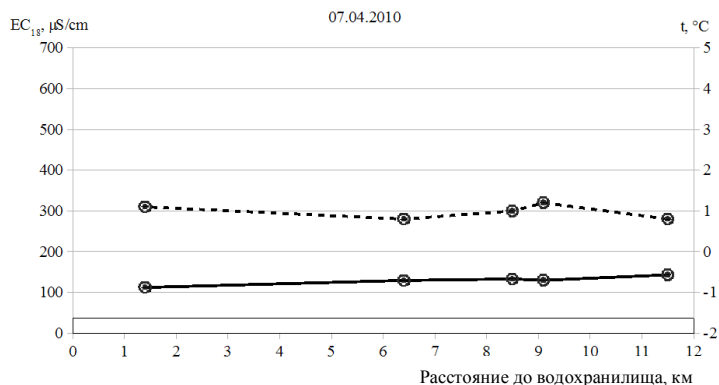


Рис. 3.5. Распределение температуры (пунктирная линия) и электропроводности (сплошная линия) в устьевой области реки во время половодья.

Ильдь, как и большинство рек лесной зоны Европейской части России, принадлежит к гидрокарбонатному классу кальциево-магниево-группы рек со средней минерализацией (по классификации Алекина (1970)). Внутригодовая изменчивость химического состава воды имеет характер типичный для рек этой зоны. Главными ионами, определяющими состав и минерализацию воды р. Ильдь, следует считать гидрокарбонат-ионы, ионы кальция и магния. При изменении минерализации воды, как в течение года, так и по длине реки, сохраняются следующие соотношения между основными ионами: $HCO_3 > Ca > Mg > Na$. Содержание главных ионов в реке определяется природными условиями и закономерно изменяется в зависимости от преобладающего типа питания. Химический состав речной воды зависит от сочетания генетических типов вод, поступающих в русло в различные сезоны. По водному режиму р. Ильдь, как и другие реки Ярославской обл., относится к восточно-европейскому типу, который характеризуется ярко выраженным весенним половодьем, летне-осенней низкой меженью, прерываемой иногда паводками, и зимней меженью.

На изучаемой акватории отчетливо выражена сезонная динамика химического состава воды с весенним минимумом и зимним максимумом значений минерализации (табл. 3.5). От

зоны свободного течения притока до водохранилища химический состав неоднороден: во все сезоны максимальные значения минерализации регистрировались в зоне свободного течения притока, минимальные — в водохранилище (разница между зонами I и III составляет 126–353 мг/дм³). В зимнюю межень минерализация на всей исследованной акватории достигает максимальных значений (табл. 3.5).

Таблица 3.5. Среднегодовое (2006–2010 гг.) значения главных ионов и pH в устьевой области р. Ильдь и граничащих водных объектов по сезонам (в скобках приведены min–max)

Показатель	Зона*	Зима	Весна	Лето	Осень
pH, ед.	I	7.74 (7.35–8.00)	7.80 (7.65–8.11)	8.00 (7.58–8.35)	8.16 (8.13–8.18)
	IIa	7.57 (7.08–7.99)	7.83 (7.67–8.16)	8.21 (7.66–8.90)	8.21 (8.08–8.31)
	IIб	7.49 (7.06–8.06)	7.81 (8.08–7.67)	8.34 (9.06–7.63)	8.10 (8.22–7.98)
	IIв	7.66 (7.40–7.86)	7.73 (7.58–8.01)	8.03 (7.65–8.55)	8.00 (8.09–7.92)
	III	–	7.75 (7.65–7.88)	8.12 (7.81–8.58)	8.09 (8.08–8.10)
Ca ²⁺ , мг/дм ³	I	91.6 (78.4–109.9)	41.6 (20.4–61.3)	58.8 (16.3–84.1)	83.4 (70.6–93.5)
	IIa	79.6 (43.3–142.9)	38.3 (21.5–59.2)	57.8 (21.5–87.1)	79.1 (61.0–89.8)
	IIб	67.2 (24.7–87.0)	34.7 (20.8–56.0)	40.4 (20.2–62.8)	57.0 (34.4–88.7)
	IIв	61.7 (48.0–76.1)	31.3 (18.1–41.4)	34.6 (26.2–47.0)	42.8 (21.4–61.4)
	III	–	25.0 (19.3–35.2)	31.2 (27.1–37.2)	36.9 (32.4–43.3)
Mg ²⁺ , мг/дм ³	I	32.2 (25.7–37.1)	14.4 (6.1–20.3)	21.0 (5.2–30.3)	29.7 (26.8–33.6)
	IIa	27.7 (16.1–39.1)	12.4 (6.6–19.3)	19.6 (6.7–33.4)	28.9 (21.9–32.5)
	IIб	20.6 (8.8–32.3)	11.4 (6.4–18.0)	13.1 (6.0–22.7)	20.1 (13.7–31.2)
	IIв	17.5 (13.8–21.9)	9.4 (5.3–13.0)	10.7 (6.3–17.1)	14.8 (8.2–23.3)
	III	–	6.0 (4.6–9.0)	7.7 (5.9–9.2)	8.9 (6.4–11.3)

Таблица 3.5. (продолжение)

Показатель	Зона	Зима	Весна	Лето	Осень
Na ⁺ , мг/дм ³	I	13.3 (12.0–13.9)	5.7 (2.8–8.1)	9.5 (2.7–14.3)	14.4 (12.9–16.7)
	Па	11.6 (5.7–14.9)	4.8 (2.6–8.0)	8.4 (2.7–16.3)	14.8 (9.1–19.1)
	Пб	8.8 (3.3–13.8)	4.6 (2.5–9.5)	5.5 (2.7–10.4)	9.9 (6.8–16.5)
	Пв	9.1 (8.7–9.6)	4.2 (2.4–6.9)	4.9 (2.8–7.9)	8.0 (4.8–13.1)
	III	– (2.2–6.4)	3.4 (2.2–6.4)	3.5 (2.8–5.0)	4.6 (3.2–6.1)
K ⁺ , мг/дм ³	I	3.3 (2.8–3.0)	1.9 (1.1–2.9)	2.2 (0.6–3.8)	4.3 (4.1–4.9)
	Па	3.1 (2.0–4.0)	1.9 (1.2–2.6)	2.3 (0.5–5.4)	4.6 (3.1–5.7)
	Пб	2.9 (1.9–4.0)	1.9 (1.2–2.8)	2.0 (1.3–3.2)	3.3 (2.3–7.5)
	Пв	2.6 (2.4–2.8)	1.9 (1.1–2.9)	1.8 (1.4–2.4)	2.2 (1.3–3.0)
	III	— (1.4–3.0)	1.9 (1.4–3.0)	1.7 (1.3–2.1)	1.7 (1.2–2.1)
Cl ⁻ , мг/дм ³	I	9.8 (8.5–11.7)	4.8 (2.5–6.7)	7.0 (2.5–14.6)	8.4 (5.2–13.6)
	Па	9.3 (6.4–13.1)	3.7 (2.3–5.8)	5.4 (2.4–15.6)	9.0 (3.8–13.9)
	Пб	8.8 (3.5–15.0)	3.8 (1.9–7.1)	4.5 (2.2–10.1)	8.1 (4.2–14.5)
	Пв	10.4 (7.5–12.4)	4.2 (1.8–7.3)	4.4 (2.8–8.3)	6.4 (3.0–10.7)
	III	— (3.1–7.6)	5.1 (3.1–7.6)	3.6 (2.8–5.7)	5.3 (4.3–6.4)
SO ₄ ²⁻ , мг/дм ³	I	7.6 (5.8–10.7)	6.3 (3.0–8.9)	6.2 (3.2–11.1)	9.5 (2.9–22.9)
	Па	9.3 (5.5–13.4)	5.3 (6.8–2.7)	5.11 (2.8–14.8)	10.4 (2.9–24.0)

Таблица 3.5. (продолжение)

Показатель	Зона	Зима	Весна	Лето	Осень
	Пб	11.8 (4.4–24.5)	6.2 (2.3–12.0)	5.0 (2.4–9.8)	7.6 (4.0–12.5)
	Пв	18.7 (10.5–23.4)	9.0 (2.9–18.3)	7.2 (3.4–12.6)	9.9 (6.1–16.3)
	III	—	11.5 (6.1–18.3)	6.4 (4.5–8.5)	10.1 (8.9–13.3)
	I	453.8 (378.9–540.6)	201.2 (86.7–300.0)	293.6 (77.5–425.9)	421.4 (479.0–388.7)
	Па	399.3 (211.7–652.3)	181.7 (95.8–284.4)	284.6 (100.7–460.1)	403.7 (303.9–466.8)
	Пб	291.9 (119.0–435.1)	165.0 (89.7–269.7)	193.7 (94.0–313.6)	282.0 (160.0–442.0)
HCO_3^- , мг/дм ³	Пв	262.3 (192.8–344.2)	137.7 (73.8–196.5)	158.2 (113.5–236.8)	205.4 (92.1–306.9)
	III	—	96.7 (67.1–148.3)	131.1 (108.0–152.6)	150.0 (120.2–184.9)
	I	611 (515–719)	276 (129–402)	398 (110–573)	571 (515–637)
	Па	531 (295–866)	248 (137–380)	383 (139–618)	551 (416–627)
	Пб	407 (166–593)	228 (132–361)	264 (131–426)	388 (245–596)
	Пв	382 (301–472)	198 (112–264)	222 (158–323)	290 (148–433)
Σ ионов, мг/дм ³	III	—	150 (114–221)	185 (155–212)	218 (178–263)

Примечание. Здесь и далее: I — зона свободного течения реки; Па — переходная зона притока; Пб — фронтальная зона; Пв — переходная зона приемника; III — водохранилище.

В макрокомпонентном химическом составе вод во все сезоны явно доминируют гидрокарбонат-ионы и ионы кальция и магния, на долю которых приходится до 92%-экв. (табл. 3.6). От участка свободного течения к водохранилищу наблюдается уменьшение доли гидрокарбонатов, магния, за счет увеличения доли сульфатов, хлоридов и кальция. Для минеральных форм азота характерен отчетливо выраженный сезонный ход с зимним максимумом, когда при минимальном потреблении азота проис-

ходит разложение органических веществ и переход азота из органических форм в минеральные.

Таблица 3.6. Среднегоголетние (2006–2010 гг.) значения главных ионов в %-экв. в исследованных зонах устьевой области р. Ильдь и участков граничащих водных объектов по сезонам

Зона	Сезон	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺	K ⁺	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	HCO ₃ ⁻
I	Зима	28.8	16.9	3.7	0.6	1.7	1.0	47.3
	Весна	29.1	16.7	3.5	0.7	2.0	1.8	46.2
	Лето	28.5	16.9	4.0	0.6	1.9	1.3	46.8
	Осень	28.3	16.6	4.3	0.8	1.6	1.4	47.0
IIa	Зима	29.1	16.7	3.7	0.5	1.9	1.4	46.7
	Весна	29.9	16.0	3.3	0.8	1.6	1.7	46.7
	Лето	29.3	16.4	3.7	0.6	1.5	1.1	47.4
	Осень	27.9	16.8	4.5	0.8	1.8	1.6	46.6
IIб	Зима	30.5	15.4	3.5	0.6	2.3	2.3	44.4
	Весна	29.5	16.0	3.4	0.9	1.9	2.2	46.1
	Лето	29.8	15.9	3.5	0.8	1.9	1.4	46.7
	Осень	28.3	16.5	4.3	0.9	2.3	1.6	46.1
IIв	Зима	30.9	14.4	4.0	0.7	2.9	3.9	43.2
	Весна	30.4	15.0	3.6	1.0	2.3	3.7	44.0
	Лето	30.2	15.3	3.7	0.8	2.2	2.6	45.2
	Осень	28.4	16.2	4.6	0.8	2.4	2.8	44.8
III	Зима	—	—	—	—	—	—	—
	Весна	32.2	12.6	3.9	1.3	3.6	6.2	40.2
	Лето	32.8	13.2	3.2	0.8	2.1	2.7	45.2
	Осень	32.7	13.0	3.6	0.7	2.7	3.7	43.6

Величины отношений ПО/ХПК, цветность/ПО, цветность/ХПК указывают на природу органического вещества (ОВ): весной большая часть ОВ (40–50%) имеет почвенно-гумусовое происхождение, летом и осенью преобладает ОВ свежееобразованных соединений, зимой ОВ представлено продуктами разложения планктона и частично гумусовыми веществами (табл. 3.7). По мере изменения состава ОВ и увеличения доли свежееобразованных соединений (в результате деятельности планктона) величина отношений уменьшается, достигая минимальных значений осенью и зимой. Концентрация нитритов

во все сезоны по исследуемой акватории из-за нестойкости очень незначительна (меньше предела обнаружения).

Таблица 3.7. Среднемноголетние (2006–2010 гг.) коэффициенты отношений ПО/ХПК, цветности/ПО, цветности/ХПК в исследованных зонах устьевой области р. Ильдь и граничащих водных объектов

Показатель	Зона	Сезон			
		Зима	Весна	Лето	Осень
ПО/ХПК, %	I	46	51	44	33
	IIa	59	46	37	30
	IIб	47	47	39	41
	IIв	57	47	39	45
	III	—	41	39	50
Цветность/ПО	I	6.3	8.6	7.4	5.5
	IIa	4.0	10.1	7.5	5.3
	IIб	5.7	9.0	7.0	4.3
	IIв	4.8	7.4	6.2	4.6
	III	—	9.4	6.8	4.7
Цветность/ХПК	I	2.9	4.4	3.3	1.8
	IIa	2.4	4.6	2.7	1.6
	IIб	2.7	4.2	2.7	1.8
	IIв	2.7	3.5	2.4	2.1
	III	—	3.8	2.6	2.3

В половодье в устьевую область с речным потоком поступают преимущественно поверхностно-склоновые воды гидрокарбонатно-кальциевого состава. Для этих вод характерны пониженные значения рН за счет поступления талых (более кислых вод) и пониженное относительное содержание гидрокарбонат-ионов за счет повышения доли сульфат-ионов, вымываемых из верхних горизонтов почв. Эти воды богаты органическими веществами, содержащими значительные количества гуминовых веществ и железоорганических комплексов, что обеспечивает максимальные значения цветности, перманганатной окисляемости, железа общего и растворенного (табл. 3.8). Установлена прямая зависимость цветности воды от перманганатной окисляемости, что характерно для незагрязненных водоемов.

Таблица 3.8. Среднемноголетние (2006–2010 гг.) значения гидрохимических показателей в устьевой области р. Ильдь и граничащих водных объектов по сезонам (в скобках приведены min–max)

Показатель	Зона	Зима	Весна	Лето	Осень
ПО, мгО/дм ³	I	6.4 (2.6–11.6)	21.2 (16.0–27.0)	11.6 (1.0–27.9)	4.9 (2.7–9.5)
	Па	10.5 (3.7–18.0)	19.3 (10.4–28.0)	13.2 (1.0–29.3)	5.1 (3.3–10.9)
	Пб	13.4 (9.1–18.2)	19.4 (10.4–28.8)	17.0 (7.6–27.1)	10.4 (4.8–17.7)
	Пв	13.1 (9.8–16.2)	15.9 (8.4–23.4)	14.8 (10.5–20.8)	10.5 (6.2–16.2)
	III	—	9.8 (3.5–15.6)	13.1 (9.1–17.2)	13.5 (13.0–14.0)
ХПК, мгО/дм ³	I	14.0 (7.8–22.3)	41.5 (30.0–64.4)	26.5 (10.0–53.0)	15.0 (7.0–24.0)
	Па	17.8 (6.0–36.1)	42.3 (22.3–67.4)	36.2 (6.0–104.0)	17.1 (8.7–35.6)
	Пб	28.4 (13.9–58.6)	41.3 (29.2–59.8)	44.1 (25.2–68.2)	25.6 (11.2–17.7)
	Пв	23.1 (15.8–31.6)	33.9 (22.9–53.8)	38.0 (18.3–68.6)	23.1 (14.8–34.5)
	III	—	24.0 (17.3–28.4)	34.0 (18.9–49.3)	27.2 (18.3–36.0)
БПК ₅ , мгО ₂ /дм ³	I	0.9 (0.6–1.2)	1.9 (1.4–2.3)	1.2 (0.4–3.5)	1.1 (0.6–3.2)
	Па	1.9 (0.5–4.8)	1.5 (0.8–1.9)	1.0 (0.3–1.8)	1.1 (0.4–2.6)
	Пб	1.7 (0.7–2.4)	3.0 (0.5–9.0)	3.9 (1.6–10.0)	2.8 (1.3–5.2)
	Пв	2.3 (2.0–2.5)	2.5 (0.6–4.7)	2.6 (0.6–8.0)	1.6 (0.3–3.4)
	III	—	2.7 (1.5–4.6)	1.5 (0.5–2.7)	0.9 (0.8–1.0)
Взвеш. вещ., мг/дм ³	I	6.0 (1.0–11.0)	16.3 (9.0–20.0)	10.0 (1.5–23.0)	8.0 (4.0–17.0)
	Па	16.4 (2.0–58.5)	17.4 (8.0–29.0)	18.4 (4.0–81.0)	9.5 (5.0–21.0)
	Пб	10.5 (3.0–33.0)	14.8 (5.0–26.5)	21.0 (3.0–52.0)	13.7 (7.0–25.0)
	Пв	5.8 (2.0–17.0)	11.3 (4.0–22.0)	15.4 (2.0–39.0)	8.9 (1.0–27.0)
	III	—	12.0 (6.0–16.0)	13.6 (8.0–27.0)	5.0 (4.0–6.0)

Таблица 3.8. (продолжение)

Показатель	Зона	Зима	Весна	Лето	Осень
Fe общ., мг/дм ³	I	0.41 (0.11–0.94)	0.85 (1.01–0.77)	0.45 (0.16–1.03)	0.25 (0.14–0.34)
	IIa	0.65 (0.27–1.49)	0.70 (0.31–0.99)	0.46 (0.12–1.08)	0.31 (0.13–0.58)
	IIб	0.54 (0.33–0.86)	0.56 (0.28–1.06)	0.44 (0.16–10.0)	0.37 (0.18–1.71)
	IIв	0.39 (0.11–0.63)	0.39 (0.2–0.6)	0.35 (0.1–0.9)	0.23 (0.1–0.39)
	III	—	0.25 (0.15–0.34)	0.18 (0.04–0.34)	0.22 (0.21–0.22)
Fe раств., мг/дм ³	I	0.20 (0.02–0.71)	0.47 (0.21–0.77)	0.20 (0.02–0.62)	0.08 (0.04–0.11)
	IIa	0.11 (0.04–0.31)	0.42 (0.22–0.60)	0.15 (0.02–0.64)	0.07 (0.03–0.1)
	IIб	0.13 (0.04–0.22)	0.34 (0.13–0.59)	0.2 (0.03–0.54)	0.08 (0.03–0.17)
	IIв	0.09 (0.08–0.11)	0.26 (0.06–0.47)	0.17 (0.01–0.50)	0.08 (0.03–0.21)
	III	—	0.15 (0.09–0.25)	0.10 (0.01–0.27)	0.11 (0.11–0.11)
цветность, град.	I	40 (15–106)	182 (83–237)	86 (25–224)	27 (20–37)
	IIa	42 (15–97)	194 (80–245)	99 (22–250)	27 (19–44)
	IIб	76 (24–136)	174 (90–230)	118 (45–232)	45 (21–70)
	IIв	63 (48–94)	118 (75–170)	91 (50–202)	48 (27–67)
	III	—	92 (73–103)	89 (59–118)	63 (59–67)
NO ₃ , мг/дм ³	I	1.40 (1.1–1.5)	0.94 (0–2.2)	0.50 (0–1.34)	0.34 (0–0.57)
	IIa	1.96 (0.95–3.31)	0.67 (0–2.1)	0.49 (0–4.81)	0.23 (0–0.66)
	IIб	2.24 (1.10–3.11)	0.75 (0–2.35)	0.68 (0–15.6)	0.27 (0–0.65)
	IIв	2.24 (1.91–2.49)	0.76 (0–1.7)	0.58 (0–11.6)	0.35 (0–0.92)

Таблица 3.8. (продолжение)

Показатель	Зона	Зима	Весна	Лето	Осень
	III	—	3.59 (1.44–7.40)	0.82 (0–2.05)	2.01 (1.87–2.15)
NH ₄ , мг/дм ³	I	0.30 (0.2–0.5)	0.10 (0–0.57)	0.07 (0–0.19)	0.29 (0–0.71)
	IIa	0.31 (0–0.74)	0.23 (0–3.9)	0.10 (0–0.55)	0.65 (0–4.74)
	IIб	0.16 (0–0.72)	0.11 (0–0.62)	0.16 (0–15.6)	0.14 (0–0.36)
	IIв	0.04 (0–0.12)	0.09 (0–0.88)	0.14 (0–0.65)	0.16 (0–0.34)
	III	—	0.03 (0–0.08)	0.15 (0–0.89)	0 (0–0)
	III	—	—	—	—
O ₂ , % нас.	I	70 (53–92)	80 (79–81)	80 (57–98)	87 (73–100)
	IIa	71 (53–89)	81 (66–100)	74 (40–97)	69 (49–80)
	IIб	68 (47–92)	78 (65–96)	79 (45–100)	71 (46–99)
	IIв	75 (60–82)	82 (48–100)	68 (33–100)	72 (48–89)
	III	—	87 (85–88)	80 (59–103)	—
	III	—	—	—	—

Одним из наиболее характерных показателей, позволяющих получить представление о формах существования железа в водоеме, является соотношение $Fe_{\text{раств.}}/Fe_{\text{взв.}}$. Весной в исследованных зонах устьевой области р. Ильдь оно составляет 1.2–2.0, т.е. доминируют растворенные формы железа над взвешенными. От зоны свободного течения к водохранилищу отмечено снижение практически всех показателей воды, за исключением БПК₅. Содержание нитратов понижается от зоны свободного течения к устьевому участку и резко повышается в водохранилище.

В период перехода от периода половодья к межени преобладают воды почвенно-грунтового происхождения. При этом значения минерализации увеличиваются. В составе растворенных веществ доминируют гидрокарбонаты кальция.

Содержание органических веществ, железа и цветность воды снижаются. Величина pH с конца мая начинает повышаться, что обусловлено влиянием развивающегося в это время фито-

планктона: использование в процессе фотосинтеза водорослями в качестве источника углерода гидрокарбонат-ионов вызывает подщелачивание среды.

Во время устойчивой летней межени минерализация воды на всех участках увеличивается, но отмечается ее плавное понижение от зоны свободного течения реки к водохранилищу (табл. 3.5). Смена водного питания сказывается на снижении цветности воды (сокращается доля поверхностно-склонового стока). Количество органического и взвешенных веществ увеличивается от зоны свободного течения к переходной зоне приемника и снижается в водохранилище. Максимальные значения легкоокисляющегося органического вещества (ПО), ХПК, БПК₅, взвеси отмечаются во фронтальной зоне и отличаются от таковых в зоне свободного течения в 1.5, 1.7, 3.3, 2.1 раза соответственно.

В зоне подпора происходит аккумуляция органических веществ, приносимых рекой. Установлено, что в водохранилище происходит снижение окисляемости, т.е. водная толща теряет часть приносимого реками органического вещества (Рыбинское водохранилище ..., 1972). В результате в устьевой области количество органического вещества выше, чем в зоне свободного течения и в водохранилище.

Будучи жизненно необходимым элементом, входя в состав белков, аминокислот и других органических соединений, сера активно потребляется организмами. Водная растительность во фронтальной зоне усваивает серу в форме SO_4^{2-} , что способствует снижению в воде относительного содержания сульфатов (табл. 3.6).

В летнюю межень величина отношения $\text{Fe}_{\text{раств.}}/\text{Fe}_{\text{взв.}}$ на изучаемой акватории снижается по сравнению с весенним сезоном и составляет 0.48–1.25, что свидетельствует о преобладании растворенных форм железа над взвешенными.

Осенью происходит нарастание минерализации, но тенденция понижения значений от зоны свободного течения реки к водохранилищу сохраняется. По сравнению с летним сезоном уменьшается количество органических веществ, железа общего и растворенного, значения цветности. Коэффициент $\text{Fe}_{\text{раств.}}/\text{Fe}_{\text{взв.}}$ на участке от зоны свободного течения реки до фронтальной зоны снижается до 0.20–0.28 (преобладает взвешенная форма

железа), а на участке от переходной зоны приемника до водохранилища значение отношения остается высоким и составляет 0.53–1.0 (преобладает растворенная форма железа). При этом во фронтальной зоне сохраняются максимальные значения ХПК, ПО, БПК₅, взвеси и отличаются от таковых в зоне свободного течения в 1.7, 2.1, 2.6, 1.7 раз соответственно. Далее к водохранилищу значения этих показателей снижаются.

В зимнюю межень максимальные значения минерализации характерны для зоны свободного течения реки с плавным понижением к участку переходной зоны приемника (табл. 3.5). Основная масса органического вещества представлена стойким к биохимическому окислению веществом гумусовой природы, что подтверждается величиной отношения ПО/ХПК, превышающей 40%. На участке свободного течения реки доминируют растворенные формы железа (величина отношения $Fe_{\text{раств.}}/Fe_{\text{взв.}} = 0.95$); в устьевой области картина другая, там соотношение $Fe_{\text{раств.}}/Fe_{\text{взв.}}$ составляет 0.2–0.32, что свидетельствует о преобладании взвешенных форм железа в этот сезон. Максимальное содержание нитратов отмечено во фронтальной зоне, где по сравнению с другими участками большее содержание органических веществ, которые, разлагаясь, обеспечивают переход азота из органических форм в минеральные.

Таким образом, в устьевой области притока отлагается большая часть приносимых рекой наносов, задерживаются и накапливаются растворенные в воде вещества. Устьевая область выполняет буферную функцию, препятствуя проникновению избыточного количества органических веществ, переносимых рекой в водохранилище. В зоне смешения речных и водохранилищных вод происходит изменение содержания и состава растворенных веществ и формирование вод с новыми гидрохимическими показателями. В устьевой области реки гидрохимический режим, свойственный водотокам, переходит в режим, свойственный соответствующему плесу водохранилища.

Глава 4. ИЗМЕНЕНИЯ ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ВОДЫ В АНОМАЛЬНО ЖАРКИЙ ПЕРИОД*

Часть исследований проходила в вегетационные периоды, различающиеся по ряду важнейших климатических и метеорологических условий. Наиболее специфичным и аномальным оказался вегетационный период 2010 г. По данным ГУ “Ярославской ЦГМС” (Климатические рекорды ... <http://www.yacgms.ru/-2006-2010>) и Всероссийского научно-исследовательского института гидрометеорологической информации (Всероссийский научно-исследовательский ..., <http://www.meteo.ru>) вегетационный период 2010 г. по многим показателям, например, продолжительной летней жаре, атмосферной и почвенной засухе, характеризовался как аномальный за весь (более чем столетний) ряд наблюдений. Также в ряд самых теплых лет за период инструментальных наблюдений вошел 2011 г. В среднем по территории России сезонная аномалия температуры в 2011 г. составила $+1.40^{\circ}\text{C}$ (Доклад ..., 2011). В нем выделялись экстремально теплая весна ($+2.56^{\circ}\text{C}$) и лето ($+1.40^{\circ}\text{C}$). Весна оказалась второй после 1990 г. ($+3.12^{\circ}\text{C}$), а лето — третьим после уникального 2010 г. (соответственно $+1.78$ и $+1.45^{\circ}\text{C}$).

Важно определить, насколько столь значительные изменения климатических и метеорологических условий, в первую очередь высокие температуры воздуха, сказались на физико-химических характеристиках исследованных водных объектов. В качестве примера рассмотрим ситуацию в вегетационный период 2010 г.

Температура воды Рыбинского водохранилища в 2010 г. была выше, чем в 2009 г., что в наибольшей степени проявилось в третьей декаде мая и в период с третьей декады июня до третьей декады августа (табл. 4.1).

* А. И. Цветков, Н. Г. Отюкова, С. Э. Болотов, А. В. Крылов

Таблица 4.1. Температура воды и уровень Рыбинского водохранилища (среднее по посту Переборы), сумма осадков (по г. Рыбинску) в вегетационные периоды 2009 и 2010 гг.

Месяц	Декада	Т воды, °С*		Уровень водохранилища, м*		Сумма осадков, мм**	
		2009	2010	2009	2010	2009	2010
IV	1	—	—			1.6	0
	2	—	—	—	—	12.4	10.7
	3	—	—			1.8	20.3
V	1	—	—			0	15.0
	2	14.4	14.7	101.62	101.78	16.6	19.8
	3	11.5	16.8			29.6	17.7
VI	1	19.1	16.9			29.5	60.5
	2	19.3	16.2	101.82	101.86	15.7	51.3
	3	18.6	20.6			5.9	12.9
VII	1	20.9	22.9			21.6	0
	2	22.4	26.9	101.61	101.55	14.5	0
	3	20.7	26.0			28.8	24.9
VIII	1	19.3	25.5			15.8	7.4
	2	17.2	23.8	101.14	100.82	49.7	59
	3	19.4	18.1			20.2	84.3
IX	1	16.0	13.2			7.6	30.6
	2	13.4	13.1	100.63	100.34	12.0	6.9
	3	15.6	11.4			27.3	53.4
X	1	6.1	8.3	100.22	99.94	25.1	1.9
	2	4.7	5.8			13.6	22.3

Примечание. * — по данным ГМО г. Рыбинск; ** — по: Всероссийский научно-исследовательский ..., <http://www.meteo.ru>.

Высокие температуры воды в мае и во второй половине лета зарегистрированы и в изучаемых нами зонах устьевой области и в граничащих системах (табл. 4.2). Повышение температуры в 2010 г. не сказалось на содержании растворенного в воде кислорода, но наблюдались изменения БПК₅ по сравнению с данными за 2009 г. (табл. 4.3). Так, в переходной зоне притока БПК₅ возрастало в 2.8 раза, во фронтальной зоне — в 1.9 и 1.6, в переходной зоне приемника — в 4.5 и 2.8, в водохранилище — в 2.7 и 2.2, в зоне свободного течения реки в 3.6 и 2.8 раза.

Таблица 4.2. Средние показатели электропроводности (q) и температуры (T) воды устьевой области р. Ильдь и граничащих водных объектах

Месяц	Зона	q , мкСм/см		T , °C	
		2009	2010	2009	2010
Май	I	346.0	320.8	8.7	18.3
	Па	304.2	301.2	11.1	18.8
	Пб	269.5	251.6	10.1	18.8
	Пв	230.5	193.5	9.7	16.5
	III	186.8	167.3	12.5	14.0
Июнь	I	448.5	280.4	17.1	16.9
	Па	416.6	263.7	18.0	17.5
	Пб	269.5	230.1	19.8	18.0
	Пв	223.3	208.5	19.1	15.4
	III	187.8	172.1	19.4	15.2
Июль	I	472.2	434.7	17.1	21.1
	Па	464.3	353.6	17.7	23.1
	Пб	294.4	225.4	20.8	25.3
	Пв	244.9	206.1	20.4	24.2
	III	174.7	180.9	20.9	23.1
Август	I	512.3	547.5	16.0	8.2
	Па	515.8	542.8	16.1	11.2
	Пб	359.9	318.3	18.9	16.5
	Пв	256.7	239.8	19.5	16.5
	III	182.1	229.1	20.4	14.5
Сентябрь	I	546.6	562.5	11.9	12.2
	Па	542.9	553.4	15.0	11.9
	Пб	391.0	383.8	14.2	13.9
	Пв	286.8	229.8	14.9	14.3
	III	238.8	242.1	13.6	14

Повышенная температура летом 2010 г. сказалась на увеличении содержания органических веществ во всех исследованных зонах. По сравнению с 2009 г. количество ОВ (по ХПК) в зоне свободного течения реки возросло в 1.2–2.6 раза, в переходной зоне притока — в 1.1–1.5, во фронтальной зоне — в 1.1–1.6, в переходной зоне приемника — в 1.2–1.5. В водохранилище наблюдалось незначительное повышение величины ХПК в июне (табл. 4.4).

Таблица 4.3. Средние показатели содержания растворенного кислорода (O_2) и его биохимического потребления (BPK_5) в устьевой области р. Ильдъ и граничащих водных объектах

Месяц	Зона	O_2 , мг/л		BPK_5 , мг O_2 /л	
		2009	2010	2009	2010
Май	I	10.0	9.1	1.8	1.7
	Па	8.6	7.3	—	-
	Пб	8.4	7.3	2.8	1.9
	Пв	9.3	8.7	3.2	3.1
	III	8.2	8.9	2.4	1.7
Июнь	I	8.8	8.8	0.7	1.2
	Па	7.0	7.4	—	—
	Пб	7.2	7.1	2.8	2.4
	Пв	6.4	8.5	1.8	2.1
	III	7.6	8.5	1.5	0.6
Июль	I	7.3	7.2	0.8	0.3
	Па	6.2	6.0	1.1	—
	Пб	6.4	7.2	2.6	5
	Пв	4.9	5.7	2.2	4.1
	III	—	6.9	1.4	2.6
Август	I	7.2	6.9	0.9	0.8
	Па	6.4	4.7	0.5	—
	Пб	5.5	4.3	4.9	7.6
	Пв	4.8	3.7	1.1	5
	III	—	—	1	2.2
Сентябрь	I	8.2	7.4	0.75	2.9
	Па	7.2	6.7	0.6	—
	Пб	5.5	6.3	2.3	3.7
	Пв	5.5	5.2	0.9	2.4
	III	—	—	0.8	—

Качественный состав ОВ также претерпел изменения. Увеличение отношения ПО/ХПК свидетельствует о возрастании содержания гумусовых веществ в общем количестве органических соединений, а уменьшение — о возрастании содержания свежееобразованных органических веществ (преимущественно планктонного происхождения).

Таблица 4.4. Средние значения химических компонентов в исследованных зонах устьевой области р. Ильдь и граничащих водных объектов в 2009 и 2010 гг.

Месяц	Зона	Цветность, град.		ПО, мгО/дм ³		ХПК, мгО/дм ³		Fe _{общ.} раств., мг/дм ³		Взвесь, мг/дм ³		Σ ионов, мг/дм ³	
		2009	2010	2009	2010	2009	2010	2009	2010	2009	2010	2009	2010
Май	I	233	168	26.4	19.1	51.8	38.2	<u>0.89</u> 0.74	<u>0.76</u> 0.36	15	17	346	194
	IIa	215	174	25.8	17.5	49.5	41.0	<u>0.88</u> 0.60	<u>0.62</u> 0.35	16	17	327	221
	IIб	201	170	25.7	16.5	48.6	37.9	<u>0.72</u> 0.54	<u>0.42</u> 0.28	14	15	286	175
	IIв	139	141	19.6	13.9	40.2	35.1	<u>0.50</u> 0.38	<u>0.37</u> 0.24	13	11	219	130
	III	—	95	—	10.1	—	22.9	—	<u>0.25</u> 0.17	—	14	—	132
Июнь	I	118	217	20.3	24.4	41.1	51.2	<u>1.03</u> 0.33	<u>0.81</u> 0.50	18	21	438	190
	IIa	138	224	19.5	24.5	50.9	56.8	<u>0.98</u> 0.31	<u>0.76</u> 0.51	15	19	396	225
	IIб	160	213	21.9	22.8	50.8	56.2	<u>0.74</u> 0.49	<u>0.69</u> 0.44	16	22	290	197
	IIв	115	147	18.6	17.1	44.1	42.5	<u>0.42</u> 0.28	<u>0.53</u> 0.38	17	14	217	202
	III	118	94	17.2	10.8	33.7	34.4	<u>0.34</u> 0.27	<u>0.24</u> 0.16	12	13	176	189

Таблица 4.4. (продолжение)

Месяц	Зона	Цветность, град.		ПО, мгО/дм ³		ХПК, мгО/дм ³		Fe _{общ. раств.} , мг/дм ³		Взвесь, мг/дм ³		Σионов, мг/дм ³	
		2009	2010	2009	2010	2009	2010	2009	2010	2009	2010	2009	2010
Июль	I	91	—	10.7	—	28.2	—	<u>0.28</u> 0.15	—	9	—	420	—
	IIa	98	98	12.5	14.8	28.8	44.3	<u>0.35</u> 0.12	<u>0.37</u> 0.06	13	34	386	341
	IIб	135	125	16.0	16.0	43.3	46.0	<u>0.37</u> 0.26	<u>0.38</u> 0.22	15	28	284	220
	IIв	106	94	14.3	13.1	42.7	49.1	<u>0.29</u> 0.17	<u>0.34</u> 0.13	22	25	225	187
	III	97	82	14.7	11.4	38.0	33.9	<u>0.16</u> 0.08	<u>0.16</u> 0.06	10	23	178	172
Август	I	41	25	9.4	4.0	17.4	14.8	<u>0.19</u> 0.07	<u>0.18</u> 0.05	9	14	525	515
	IIa	46	40	9.8	5.7	24.1	31.5	<u>0.27</u> 0.07	<u>0.28</u> 0.06	13	26	485	433
	IIб	80	78	16.5	13.6	37.5	48.6	<u>0.29</u> 0.09	<u>0.40</u> 0.08	17	39	308	255
	IIв	82	78	15.6	12.4	30.4	44.4	<u>0.26</u> 0.12	<u>0.40</u> 0.08	11	29	266	207
	III	98	66	15.5	9.1	29.6	18.1	<u>0.18</u> 0.10	<u>0.16</u> 0.06	12	15	196	190

Таблица 4.4. (продолжение)

Месяц	Зона	Цветность, град.		ПО, мгО/дм ³		ХПК, мгО/дм ³		Fe <small>общ.</small> раств., мг/дм ³		Взвесь, мг/дм ³		Σионов, мг/дм ³	
		2009	2010	2009	2010	2009	2010	2009	2010	2009	2010	2009	2010
Сентябрь	I	21	32	3.0	4.0	7.5	19.4	$\frac{0.26}{0.10}$	$\frac{0.34}{0.10}$	7	17	619	565
	IIa	22	38	5.0	3.8	17.5	20.7	$\frac{0.29}{0.09}$	$\frac{0.43}{0.08}$	6	5	536	586
	IIб	47	41	9.7	9.3	27.7	29.7	$\frac{0.34}{0.13}$	$\frac{0.21}{0.05}$	12	18	382	380
	IIв	61	49	12.0	6.9	28.7	25.3	$\frac{0.27}{0.16}$	$\frac{0.35}{0.08}$	8	24	290	278
	III	67	—	13	—	36.0	—	$\frac{0.21}{0.11}$	—	4	—	227	178

С повышением температуры летом 2010 г. величина отношения ПО/ХПК стала существенно ниже. Особенно сильно это было выражено во второй половине лета: по сравнению с 2009 г. в зоне свободного течения реки величина ПО/ХПК была меньше в 2 раза, в переходной зоне притока — в 2.3, во фронтальной зоне — в 1.6, в переходной зоне приемника — в 1.8. В водохранилище величины отношения ПО/ХПК в 2010 г. были сопоставимы со значениями, зарегистрированными в 2009 г., составляя $> 40\%$, т.е. основная масса ОВ была представлена стойким к биохимическому окислению веществом гумусовой природы. В зонах устьевой области реки с июля по сентябрь 2010 г. органическое вещество было представлено свежееобразованными соединениями (величина отношения ПО/ХПК $< 40\%$).

Погодные аномалии 2010 г. не отразились особым образом на цветности и минерализации воды (табл. 4.4). В 2010 г. по сравнению с 2009 г. возросло количество взвеси: в зоне свободного течения реки в 1.2–2.4 раза, в переходной зоне притока — в 1.3–2.6, во фронтальной зоне — в 1.4–2.3, в переходной зоне приемника — в 1.1–3.0, в водохранилище — в 1.1–2.3 (табл. 4.4).

В мае – июне 2009 и 2010 гг. в воде исследованных зон устьевой области реки преобладала растворенная форма железа над взвешенной (коэффициент $Fe_{\text{раств.}}/Fe_{\text{взв.}}$ составлял до 3.86). В период с июля по сентябрь доминировала взвешенная форма железа, коэффициент $Fe_{\text{раств.}}/Fe_{\text{взв.}}$ в 2010 г. мог составлять 0.23. По сравнению с 2009 г. в 2010 г. с увеличением взвешенных веществ величина отношения $Fe_{\text{раств.}}/Fe_{\text{взв.}}$ в зоне свободного течения реки уменьшалась в 1.5 раза, в переходной зоне притока — в 1.3–2.7, во фронтальной зоне — в 1.7–2.0, в переходной зоне приемника — в 2.3–4.8, в водохранилище — в 1.7–2.1 раза.

Таким образом, повышенная температура воздуха в вегетационный период 2010 г. способствовала увеличению температуры воды. Это сказалось на изменении некоторых гидрохимических характеристик воды в устьевой области притока Рыбинского водохранилища. В частности, повышались величины БПК₅, взвешенных веществ, ХПК. Органическое вещество было представлено свежееобразованными соединениями, преобладала взвешенная форма железа над растворенной. При этом температурные аномалии не отразились на минерализации и цветности воды.

Глава 5. ГЕНЕЗИС ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ДОННЫХ ОСАДКОВ*

Соотношение неорганических и органических форм углерода ($C_{\text{но}}$, $C_{\text{орг}}$), их содержание и общая сумма поступления в конечные бассейны стока выступают важнейшими биогеохимическими характеристиками речной системы. Данные параметры зависят от климатических условия региона, почвенного покрова и типа растительности водосборной территории, а также процессов продукции-деструкции органического вещества (ОВ) в самом водоеме (Артемьев, 1993). В трофических сетях водных экосистем синтезированное автохтонное и поступившее из вне аллохтонное ОВ подвергается преобразованию. Часть минерализуется в процессе дыхания до CO_2 и продуктов неполного разложения органических соединений, тогда, как более устойчивые к биodeградации компоненты поступает на дно и захораниваются. Таким образом, биота рек участвуя в трансформации $C_{\text{но}}$ и $C_{\text{орг}}$, регулирует процессы его обмена с атмосферой и донными осадками (Романкевич, Ветров, 2013).

В устьевых областях притоков водохранилищ взаимодействие разнотипных водных масс сопровождается развитием пространственной неоднородности среды (см. главу 3). Физико-химические характеристики водного тела (преимущественно минерализация и плотность) с градиентами скоростей течения формируют горизонтальные и вертикальные гидрологические и гидрохимические барьеры. Они влияют на структурную и функциональную организацию сообществ гидробионтов (Болотов и др., 2012; Крылов, 2005; Крылов и др., 2010), а также определяют особенности осадконакопления на разных участках данных геосистем (Законов, 2010).

Изучение генезиса ОВ донных отложений устьевой области р. Ильдь и участков граничащих систем проводили в период летней межени 2011 г. на стандартных станциях (рис. 3.1).

* Н. В. Лобус, В. И. Пересыпкин, С. Э. Болотов

Органический углерод в осадках определяли на анализаторе Shimadzu-Europe TOC 5000-V-CPH с использованием приставки SSM-5000A методом сухого высокотемпературного (+900°C) сжигания в токе кислорода. Измерение $C_{\text{но}}$ производили аналогичным способом при +200°C с добавлением концентрированной H_3PO_4 . Содержание $C_{\text{орг}}$ рассчитывали по разности общего и карбонатного углерода. Измеряемый диапазон концентраций составляет от 0.02 до 30% по массе (на сухой вес). Погрешность прибора 1%, воспроизводимость результатов $\pm 5\%$. Контроль качества анализа осуществлялся с помощью стандартов СДО-1, СДО-2, СДО-3 (Россия) (Пересыпкин, Романкевич, 2010).

Экстракция углеводов (УВ) из образцов донных осадков производилась хлористым метилом с использованием ультразвуковой бани “Branson-1210”, что обеспечивало наиболее полное извлечение УВ. Фракция *n*-алканов выделялась методом колонной хроматографии (наполнитель колонки — силикагель, элюент — гексан). Экстракты углеводов анализировались на газовом хроматографе GC-2010 фирмы “Shimadzu”. Газохроматографические (ГХ) условия определения: нагрев с 60 до 300°C со скоростью 4°C/мин., изотермический режим при 300°C в течение 30 мин. В качестве газа-носителя использовался гелий. Расход газа через колонку 1.5 мл/мин. Температура инжектора 300°C, детектора — 320°C. Полученные хроматограммы обсчитывались с помощью программного обеспечения GC solution 2.30 SU4 фирмы “Shimadzu”. Идентификация пиков проводилась по времени удерживания, правильность идентификации проверялась при сравнении со спектрами стандартов *n*-алканов Solution C_8 – C_{20} и C_{21} – C_{40} . Для расчета концентраций использовался внутренний стандарт — сквалан (Пересыпкин, Романкевич, 2010).

По продольному профилю исследованной акватории происходила последовательная смена типа донных осадков. В зоне свободного течения реки (I) они были представлены крупнозернистым песком с фрагментами обломочного материала. В переходной зоне притока (IIa) при существенном замедлении скорости течения, осадки были сформированы среднезернистым песком с примесью алевроита, а во фронтальной зоне (IIб) — алевроито-пелитовым илом с незначительной примесью мелкозернистого песчанистого материала. На данных участках также от-

мечалось небольшое количество остатков высшей растительности. В переходной зоне приемника (Пв) и в водохранилище (III) осадки были образованы алевропелитом.

Содержание $C_{\text{но}}$ и $C_{\text{орг}}$ изменялось в широком диапазоне. Неорганический углерод в донных отложениях рек присутствует в форме аллохтонных и автохтонных карбонатов. Важнейшее влияние на его поставку в водоемы оказывает состав продуктов эрозии почв и континентальных образований (Ронов и др., 1990; Савенко, 2006). Величина $C_{\text{но}}$ имела максимальные значения в зоне свободного течения реки и составляла 0.8–1% по массе. По продольному профилю устьевой области концентрация $C_{\text{но}}$ уменьшалась (0.3–0.5%), а минимальные значения фиксировались в зоне приемника (0.2%) (табл. 5.1).

Таблица 5.1. Содержание, групповой и молекулярный состав *n*-алканов в донных осадках исследованной акватории

Зона	Содержание в осадке			Относительное распределение, %			$\frac{\sum C_{15}-C_{19}}{\sum C_{25}-C_{35}}$	OEP _{C17-19} *	CPI**	P _{aq} ***	Pr/Ph
	$C_{\text{орг}}, \%$	$C_{\text{но}}, \%$	<i>n</i> -алк., мкг/г	$\sum C_{12}-C_{19}$	$\sum C_{20}-C_{24}$	$\sum C_{25}-C_{35}$					
I	0.68	0.94	2.0	83.7	10.0	6.3	12.7	0.76	4.41	0.48	1.2
IIa	0.53	0.30	4.3	60.0	8.9	31.0	1.7	0.70	11.94	0.34	1.4
IIб	1.99	0.35	3.6	51.7	8.9	39.3	1.2	0.79	8.12	0.34	1.4
Пв	3.22	0.48	8.8	52.7	11.4	35.8	1.4	0.67	5.43	0.33	1.5
III	10.61	0.19	23.5	13.7	9.6	76.6	0.2	0.80	13.48	0.21	1.6

* $OEP_{17-19} = (((C_{15}+6 \cdot C_{17}+C_{19}) / (4 \cdot C_{16}+4 \cdot C_{18})) + ((C_{17}+6 \cdot C_{19}+C_{21}) / (4 \cdot C_{18}+4 \cdot C_{20}))) / 2$;

** $CPI = (((C_{25}+C_{27}+C_{29}+C_{31}+C_{33}) / (C_{24}+C_{26}+C_{28}+C_{30}+C_{32})) + ((C_{25}+C_{27}+C_{29}+C_{31}+C_{33}) / (C_{26}+C_{28}+C_{30}+C_{32}+C_{34}))) / 2$;

*** $P_{aq} = (C_{23}+C_{25}) / (C_{23}+C_{25}+C_{29}+C_{31})$.

В отличие от $C_{\text{но}}$ распределение процентных концентраций $C_{\text{орг}}$ несколько иное. Минимальные величины (0.5–0.7%) приурочены к зоне свободного течения реки и переходной зоне притока, а максимальные (до 10%) — к приемнику (табл. 5.1). В целом наблюдалась закономерность увеличения содержания органического углерода в ряду пески → алевроит → пелит. Такое распределение $C_{\text{орг}}$ по гранулометрическим типам осадков обусловлено дисперсным составом основной массы ОВ, сорбцион-

ными процессами на глинистых минералах и оксидах (Романкевич, Ветров, 2001).

Представление о генетическом разнообразии состава ОБ дает типизация молекулярных маркеров класса алкановых углеводородов (Peters et al., 2005). В поверхностном слое донных осадков исследованной акватории их содержание изменялось в широком диапазоне — от 2 до 23.5 мкг/г сухого осадка. Такой разброс значений, как и в случае с $C_{орг}$, связан, в основном, с различиями гранулометрического состава. В тонких алевроитовых и пелитовых илах сорбция УВ происходит более интенсивно, чем в песках, где часть накопленных УВ быстро вымывается (Пересыпкин, Романкевич, 2010).

Молекулярный состав углеводородов у разных групп организмов сильно различается (Ackman, 1989). В фитопланктоне среди низкомолекулярных гомологов доминирует n - C_{17} , в фитобентосе n - C_{15} и n - C_{17} . У талломных водорослей также преобладает пентодекан (в бурых) и гептадекан (в зеленых и красных) (Blumer et al., 1971). Спектр УВ зоопланктона и зообентоса может меняться в зависимости от условий среды, интенсивности питания и состава кормовой базы. Так, у зоопланктеров и водорослей в период массового развития последних составы УВ схожи. Однако в периоды снижения обилия фитопланктона максимумы распределения n -алканов у зоопланктона могут смещаться на более высокомолекулярные соединения C_{21} - C_{25} (Mackie et al., 1978). У макрофитов n -алкановый профиль зависит от экологической группы, к которой принадлежит растение. Погруженные и плавающие виды (например, *Hydrilla* sp., *Nuphar* sp., *Ottelia* sp.) содержат в основном n - C_{19-27} гомологи с максимумом на n - C_{25} и субмаксимумом на n - C_{23} . У прибрежно-водных трав (например, *Carex* sp., *Cladium* sp.) состав углеводородов схож с высшими растениями суши, однако, в их спектре отмечаются в незначительные концентрации n - C_{21} - C_{25} (Ficken et al., 2000). Наземные виды синтезируют лишь тяжелые углеводороды, в их составе отсутствуют n -алканы $< C_{25}$ и преобладают в основном гомологи C_{29} , C_{31} , C_{33} (Беляева, Шелагина, 1993; Neto et al., 2006; Souza et al., 2011).

Метанонафтенновые углеводороды с длиной углеродной цепи $< C_{14}$ не синтезируются биотой, и их присутствие в значимых

концентрациях может быть следствием нефтяного загрязнения, а гомологи C_{20} - C_{24} традиционно относятся к продуктам бактериального происхождения (Peters et al., 2005).

Несмотря на сложность определения индивидуальной принадлежности соединений к конкретной группе живых организмов, в групповом распределении алифатических углеводородов прослеживаются определенные закономерности: автохтонный тип исходного ОВ характеризуется максимумами n -алканов в диапазоне C_{15} - C_{19} , а генетически связанный с высшей растительностью — C_{25} - C_{35} (Пересыпкин, Романкевич, 2010). Вследствие этого отношение короткоцепочечных гомологов к длинноцепочечным ($\Sigma C_{15}-C_{19} / \Sigma C_{25}-C_{35}$) позволяет оценить долю участия аквагенной и терригенной биоты в формировании ОВ донных осадков (Петрова и др., 2010). Рассчитанные геохимические параметры, определяющие генезис ОВ в осадках, представлены в табл. 5.1.

На изученной акватории значение параметра $\Sigma C_{15}-C_{19} / \Sigma C_{25}-C_{35}$ изменялось в широком диапазоне — от 0.2 до 12.7 (табл. 5.1). Максимальные и минимальные величины были приурочены к зоне свободного течения реки и приемнику. В первом случае в сумме n -алканов фракция $C_{15}-C_{19}$ составляла $> 75\%$, что указывало на преимущественно автохтонный генезис ОВ. Гидрологический режим рек является одним из факторов, лимитирующих развитие сообществ планктона. В водах с быстрым течением они представлены количественно бедными комплексами организмов (Гончаров, 1994; Крылов, 2005). В большинстве малых рек небольшие глубины и минимальное содержание взвешенного вещества определяют хорошую освещенность дна. Преимущество в развитии получают сообщества микробентоса, образующие фитобактериальные обрастания субстрата (Комулайнен, 2004), которые вносят основной вклад в формирование состава ОВ данных участков (Лобус и др., 2015). В зоне приемника доминирование смещалось в сторону углеводородов с длинной цепи C_{25} - C_{35} , доля которых увеличивалась до 77%. В их составе определены n -алканы, представленные главным образом длинноцепочечными структурами, с максимумами C_{27} , C_{31} , C_{33} , являющиеся маркерами высшей растительности. На фоне диаметрально противоположных источников поставки ОВ в донные

осадки описанных зон (I и III), обширная акватория устьевой области р. Ильдъ занимала промежуточное положение. Соотношение $\Sigma C_{15}-C_{19}/\Sigma C_{25}-C_{35}$ варьировало от 1.2 до 1.7 без резких градиентов в пределах выделенных зон (IIa–в). В составе углеводов наряду с короткоцепочечными *n*-алканами были обнаружены и длинноцепочечные гомологи, что указывало на участие в формировании ОВ не только гидробионтов (планктон, бентос), но и высшей наземной и воздушно-водной растительности.

Доля ОВ бактериального генезиса на разных участках акватории была приблизительно одинаковой, каких-либо закономерных изменений данной величины между рассматриваемыми зонами не выявлено. Содержание углеводов, традиционно относящихся к микробиологическому происхождению (*n*-C₂₀-C₂₄), варьировало от 8 до 13% и в среднем составляло 10%.

Анализ группового распределения *n*-алканов в донных осадках исследованной акватории позволил выделить три генетических типа органического вещества: I тип — образованный главным образом фито- и бактериобентосом (зона свободного течения реки); II тип — смешанного гидрогенно-терригенного генезиса (зоны устьевой области реки); III тип — сформированный преимущественно остатками высших растений (приемник) (рис. 5.1).

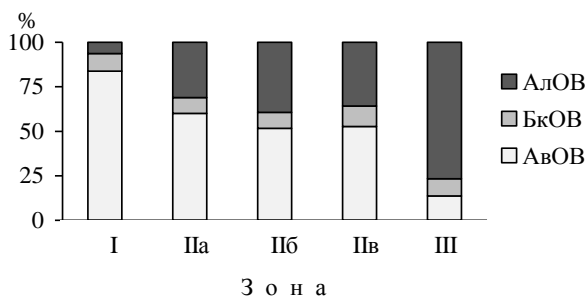


Рис. 5.1. Соотношение вклада автохтонного (АвОВ), бактериального (БкОВ) и аллохтонного (АлОВ) органического вещества в осадках устьевой области р. Ильдъ и граничащих систем.

В геохимическом плане особый интерес представляет отношение нечетных членов гомологического ряда к четным, которое

выражается для низко- и высокомолекулярной зоны индексами ОЕР₁₇₋₁₉ и СРІ соответственно (Peters et al., 2005).

На всех участках исследованной акватории в области короткоцепочечных гомологов прослеживалось незначительное преобладание четных *n*-алканов. Величина ОЕР₁₇₋₁₉ практически не изменялась вдоль всего разреза (0.7–0.8) и в среднем составляла 0.74 (табл. 5.1). Картина распределения без четкого доминирования четных/нечетных *n*-алканов, а также присутствие в смеси соединений, не разделяемых при ГХ, и образующих на хроматограммах “горб” в интервале С₁₅–С₂₂ (рис. 5.2, 5.3) дают основание говорить об активной микробиологической трансформации автохтонной части ОВ осадков во всех зонах устьевой области р. Ильдь и граничащих с ней систем (Elias et al., 1997; Peters et al., 2005).

В области высокомолекулярных *n*-алканов (С₂₅–С₃₅) наблюдалось отчетливое доминирование нечетных гомологов. Индекс СРІ имел высокие значения и изменялся в диапазоне от 4 до 13, что указывало на постоянное поступление в осадки свежего материала растительного происхождения и его крайне низкую степень диагенетической трансформации (Пересыпкин, Раманкевич, 2010). Максимальные величины были приурочены не только к зоне приемника (13.5), для которой, как описывалось выше, характерно преобладание терригенного ОВ, но также к переходной зоне притока (11.9) и фронтальной зоне (8.1). Если мы эти две области реки (Па и Пб) рассмотрим по отдельным станциям, то внутри фронтальной зоны (станции 4 и 5) наблюдается отчетливый скачок СРІ. При практически равных значениях данного параметра на ст. 3 (11.9) и ст. 4 (10.1), на ст. 5 он уменьшался до 6.1. Такое распределение может быть связано с гидродинамической обстановкой. При переходе от зоны I к Па отмечена смена размерности песчаной фракции осадка с крупного песка на средний и мелкий, а также резкое (в 7 раз) снижение соотношения $\Sigma C_{15}-C_{19} / \Sigma C_{25}-C_{35}$. Таким образом, замедление скорости течения в переходной зоне притока (Па, ст. 3) создает условия для более интенсивного накопления в донных осадках терригенного (минерального и биогенного) материала, поступающего в р. Ильдь с водосбора.

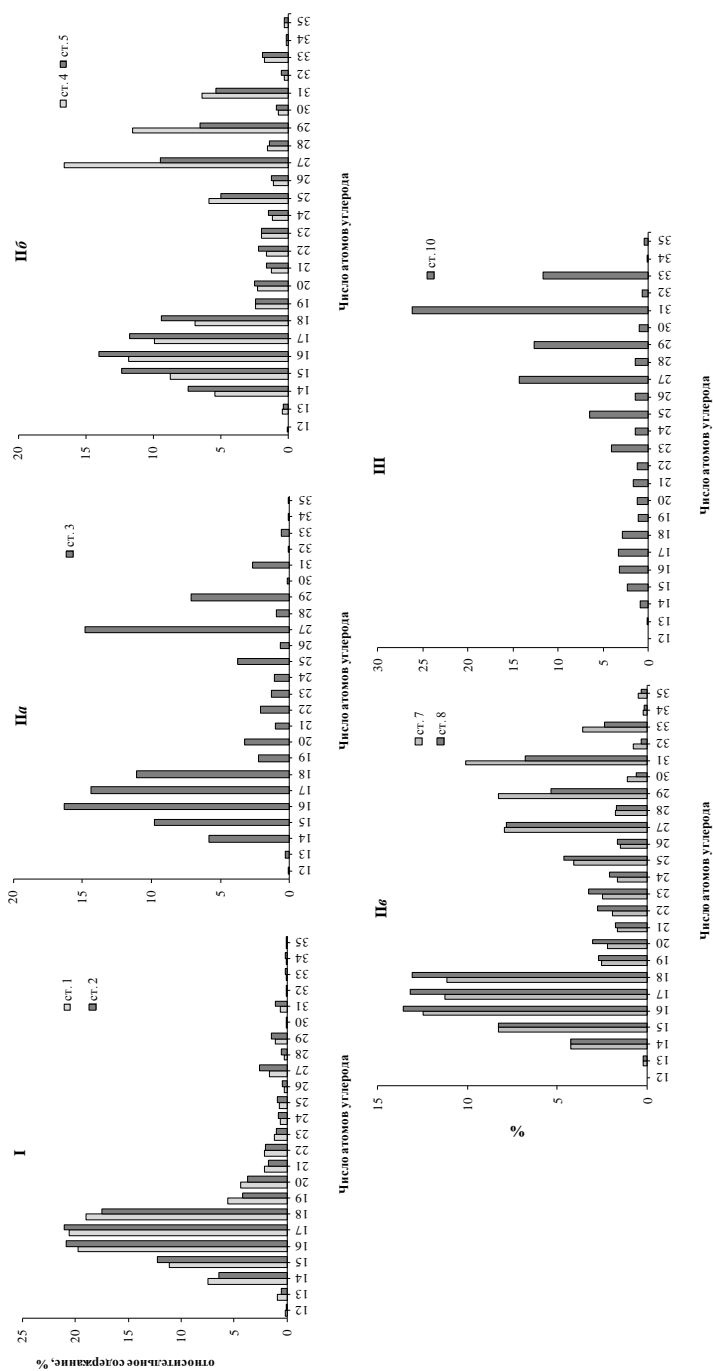


Рис. 5.2. Относительное распределение *n*-алканов в поверхностном слое донных осадков в зоне свободного течения р. Ильд, ее устьевой области и в водохранилище.

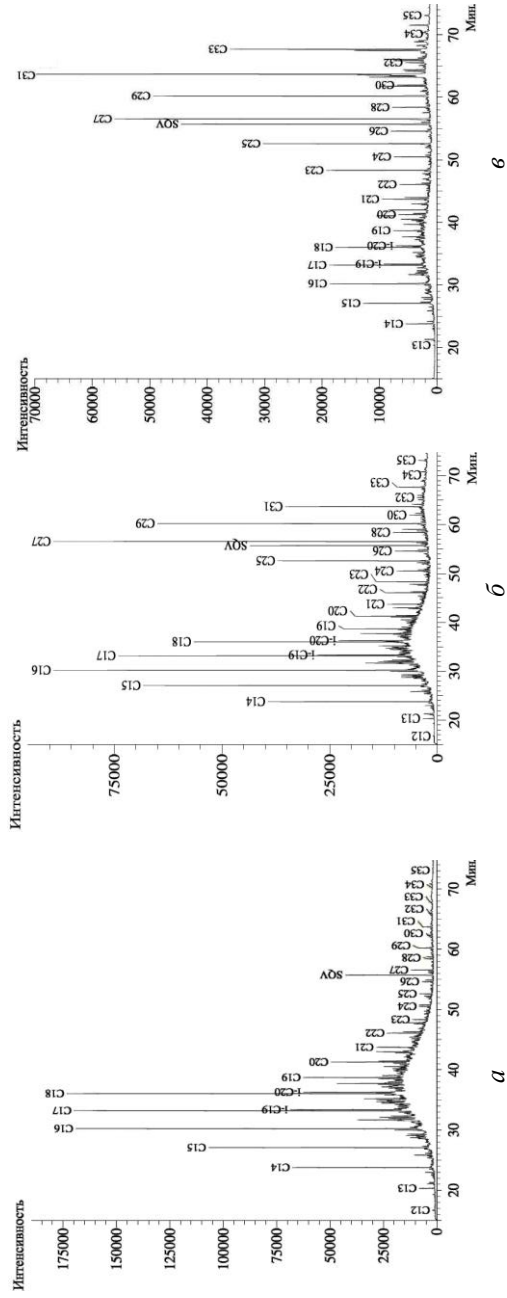


Рис. 5.3. Типичные газохроматографические спектры алифатических углеводородов, выделенных из донных осадков на станциях 1 (а), 4 (б) и 10 (в).

Однако, как отмечалось выше (глава 3), выделить четкую границу данной зоны сложно, т.к. при низком уровне воды в водохранилище она смещается ближе к ст. 4. Гидрологическая изменчивость условий среды данных участков, на наш взгляд, может определять формирование на станциях 3 и 4 области аккумуляции аллохтонного вещества, которое транзитом проходит через зону свободного течения реки (станции 1 и 2). Данное предположение подтверждается высокими значениями индекса СРІ на станциях 3 и 4, а также увеличением доли ОВ, сформированного высшей растительностью: с 8% на ст. 2 до 31% и 46% на станциях 3 и 4 с последующим снижением до 32% на ст. 5.

Замедление скорости течения и изменение глубин также сказывается на интенсивности зарастания акватории макрофитами, которые могут вносить значимый вклад в состав ОВ осадков рек и озер (Castañeda, Schouten, 2011). Разные экологические группы, которыми они представлены в водоемах, имеют неодинаковый профиль гомологичного ряда *n*-алканов. Предложенный Фикеном (Ficken et al., 2000) индекс P_{aq} позволяет проводить ориентировочные оценки вклада каждой из них. Согласно данной классификации величина $P_{aq} < 0.1$ характерна для растений суши, 0.1–0.4 — для прибрежно-водных трав, 0.4–1.0 — для плавающих и погруженных форм. Однако необходимо отметить, что применяемый в данной работе подход к делению макрофитов на экологические группы более узкий по сравнению с классификацией, используемой в отечественной гидробиологии, и не отражает в полной мере всей специфики их мест произрастания (Папченко, 2001).

Высшие водные растения широко представлены на всех исследованных нами участках и обеспечивают до 70–100% покрытия водного зеркала на мелководьях и до 30–50% на некоторых биотопах с большими глубинами (см. раздел 6.2). Значение P_{aq} уменьшалось с 0.5 в зоне свободного течения реки до 0.2 в зоне приемника (табл. 5.1). В зоне свободного течения реки доля ОВ, сформированного остатками растений, была минимальна ($< 7\%$), и, вероятно, образована за счет гидрофитов ($P_{aq} \sim 0.5$). Несмотря на произрастание макрофитов данной экологической группы по всей исследованной акватории, общая тенденция “утяжеления” фракции УВ свидетельствует об их незначительном вкладе в

зонах Па–в и III. Ниже — в устьевой области — количество аллохтонного ОВ увеличивалось до 30–40% и достигало максимума (77%) в приемнике. В осадках устьевой области р. Ильдь и ее приемника (Па–в и III) отмечены различия в индивидуальном и групповом распределении высокомолекулярных *n*-алканов (рис. 5.2, 5.3). В первом случае преобладает *n*-C₂₇, а во втором *n*-C₃₁. Гомологи *n*-C₂₉, C₃₁, C₃₃ традиционно относятся к маркерам органического вещества наземной растительности (Eglinton, Hamilton, 1967), поступающего в водоемы как с речным стоком (Петрова и др., 2010), так и эоловым путем (Пересыпкин, Романкевич, 2010). Их содержание ($\Sigma C_{29+31+33}$) от суммы всех алифатических углеводородов составило 16% в устьевой зоне и 51% в приемнике. Все это отражает разные доминирующие источники поставки ОВ в осадки зон Па–в и III. Исходя из картины распределения углеводородов, значений $C_{орг}$, индекса P_{aq} , а также $\Sigma C_{29+31+33}$, можно считать, что аллохтонное органическое вещество генетически связано в устьевой зоне преимущественно с околководными травами, а в приемнике — с растениями суши.

В качестве индикатора условий седиментации и раннегенетической трансформации ОВ часто используют соотношение изопреноидов (Pr/Ph). Недостаток кислорода в осадке приводит к преимущественной консервации хлорофилла в виде хлоринов и в дальнейшем к их превращению при окислительных условиях в пристан (Pr), а при восстановительных условиях в фитан (Ph) (Peters et al., 2005). Величина отношения Pr/Ph на всех изученных участках варьировала от 1.2 до 1.6 (1.4 среднее), что отражает влияние окислительных условий на формировании ОВ изученной акватории.

Заключение

В донных осадках исследованной акватории выделено три типа ОВ — автохтонного, смешанного и преимущественно терригенного генезиса, которые последовательно сменяются по продольному профилю от зоны свободного течения реки до водохранилища. Источниками поставки аллохтонного ОВ являются макрофиты и растения суши в различной пропорции для разных зон реки, ее устьевой области и приемника. Все типы ОВ

тесно связаны со спецификой осадконакопления и гидродинамикой вод данной акватории. Геохимические индексы (Pr/Ph , OEP_{17-19} , CPI) отражают влияние окислительных условий на формирование ОВ и активную микробиологическую трансформацию его автохтонной части.

Глава 6. ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

6.1. НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ БИОЛОГИИ *SPARGANIUM* (SPARGANIACEAE)*

Устья рек — особые водные объекты, отличающиеся разнообразием физических и гидрохимических процессов, развитие растительности в которых зависит от ряда факторов — уклон русла реки, скорость течения, расход воды, состав грунтов, осадконакопление и т.д. Однако в современной литературе вопрос об особенностях развития растительности в устьевых областях малых притоков водохранилищ освещен недостаточно полно (Капитонова, Мельников, 2003; Крылова, 2010; Капитонова и др., 2011; Папченков, 2011; Каргапольцева, Капитонова, 2012 и др.), хотя эти местообитания должны быть объектом специальных исследований (Каргапольцева, Капитонова, 2012; Экосистема малой ..., 2007). Еще более скудно представлены данные о различных аспектах биологии и экологии растений, произрастающих в устьевых областях рек.

Низкотравные гелофиты, как один из основных компонентов водных экосистем, имеют большое значение в продукционном балансе водоемов и водотоков, оказывают сильное средообразующее влияние, участвуя в трансформации донных отложений (Свириденко, 1987; Раченкова, 2002), влияют на процессы формирования качества воды, снижая или повышая степень эвтрофирования водоема в целом и мелководной зоны в особенности (Довбня, 1981). К таким растениям относятся и представители рода *Sparganium*, заросли которых способны путем накопления растительных остатков влиять на скорость и направление потоков воды. Результатом таких процессов является не только изменение геоморфологической структуры речных каналов (Naden et al., 2006; Asaeda et al., 2010; Liffen et al., 2013), но и формирование наиболее благоприятных условий произрастания как для самих представителей рода *Sparganium*, так и для ряда сопутствующих им видов растений (Hejny, 1960; Cook, Nicholls, 1986).

* Е. А. Беляков

Наблюдения за популяциями *Sparganium* проводились нами в 2009–2014 гг. на притоках Рыбинского (реки Корожечна (Угличский район), Маткома (Пошехонский район), Сутка и Ильдь (Некоузский район)) и Горьковского водохранилищ (р. Великая (Ярославский район)).

Регулярный отбор надземной фитомассы *S. emersum* осуществляли с конца июня (начала июля) по первую декаду октября в переходной зоне приемника устьевой области р. Великая и в зоне свободного течения р. Корожечна. Однократно (в последней декаде августа) надземная фитомасса *S. erectum* отбиралась в устьевых областях рек Сутка (Ильдь)¹ и Ухра, а также на периодически обсыхающем участке литорали Рыбинского водохранилища у д. Дуброво (38°21'59'' в.д.; 58°06'59'' с.ш.). Надземная фитомасса *S. microcarpum* отбиралась однократно, прежде всего, во фронтальной зоне устьевой области р. Маткома и в зонах свободного течения рек Колокша, Урдома и Корожечна. Кроме того, однократно пробы отбирались в зоне свободного течения и в устьевых участках ряда притоков Рыбинского водохранилища: Чеснава, Конгора, Сога, Согожа, Оченино, Суда, Себла, Кесьма и др., а также в Волжском плесе Рыбинского водохранилища.

Определение надземной фитомассы выполнялось на учетных площадках размером 0.5×0.5 м (0.25 м²) (Папченков, 2001). Отбор с каждой площадки производили методом укусов (в 2х-кратной повторности) 1 раз в месяц. Для ограничения укосной площади использовали деревянную рамку, для срезания и сбора растений — косу с коротким лезвием длиной 0.25 м. После взятия укуса с него удалялась вода, затем путем взвешивания определялась сырая фитомасса, а после высушивания в лабораторных условиях — воздушно-сухая.

Краткая характеристика видов рода *Sparganium*

В литорали Рыбинского и Горьковского водохранилищ и в устьевых областях их притоков произрастает три вида *Sparganium*: *S. emersum* Rehm, *S. microcarpum* (Neum.) Domin и *S. erectum* L.

¹ В данном случае пробы собирали в переходной зоне приемника, которую следует считать общей для рек Ильдь и Сутка (см. главу 3).

Для Ярославской области указанные виды относятся к категории обычных, часто встречающихся (Лисицына и др., 2009).

Sparganium emersum распространен по берегам на аллювиальных пониженных участках с постоянным поверхностным и грунтовым подтоплением (Дубына, 1993), на мелководьях и берегах рек, озер, водохранилищ, болот, прудов, а так же в канавах, ручьях, кюветах со стоячими и быстро текущими водами (Лисицына и др., 2009). Предпочитает глубины 25–30 см, но может быть обнаружен и на глубинах от 60 до 130 см. Произрастает на участках с илесто-песчаными донными отложениями (Дубына и др., 1993). Вид хорошо себя чувствует на заиленных грунтах, однако может закрепляться на глинистых с илистыми фракциями, а также песчаных и каменистых. Формирование популяций на песчаных и каменистых грунтах обычно характерно для некоторых малых рек области и связано с постоянным течением, которое не дает задерживаться отмершим частям растений на поверхности грунта (Беляков и др., 2014). В устьевых участках притоков водохранилищ *S. emersum* произрастает в сообществах с участием таких видов как *Elodea canadensis*, *Potamogeton natans*, *P. lucens*, *P. perfoliatus*, *P. pectinatus*, *P. gramineus*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Alisma plantago-aquatica*, *A. gramineum*, *Sagittaria sagittifolia*, *Butomus umbellatus*, *Batrachium circinatum*, *Rorippa amphibia*, *Sium latifolium*, *Phragmites australis*, *Ceratophyllum demersum*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea* sp., *Eleocharis palustris*, *Equisetum fluviatile*, *Lemna trisulca*, *L. minor* и *Spirodela polyrhiza*.

Sparganium microcarpum и *S. erectum* встречаются на заболоченных берегах рек, стариц, озер, водохранилищ, в осоковых болотах со стоячей или слабо текущей водой (Лисицына и др., 2009) на глубине до 30–70 см. Растения *S. microcarpum* предпочитают илистые грунты, но отлично себя чувствуют и на песчаных. В исследуемом районе *S. erectum*, в отличие от двух других видов, тяготеет к местообитаниям, связанным исключительно с грубодетритными растительными илами и более теплыми водами (Лисицына и др., 2009). В бассейне Рыбинского водохранилища *S. erectum* и *S. microcarpum* наиболее часто встречаются в зоне временного затопления устьевых участков рек, а также в защищенных отмелями и поясом растительности заливах водо-

хранилища. Произрастают совместно с такими видами как *Polygonum amphibium*, *Rorippa amphibia*, *Phalaroides arundinacea*, *Carex acuta*, *Scirpus lacustris*, *Lythrum salicaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Sagittaria sagittifolia*, *Butomus umbellatus*, *Sium latifolium*, *Agrostis stolonifera*, *Glyceria fluitans*, *Eleocharis palustris*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Phragmites australis*, *Salix* sp., *Lemna minor* и *Spirodela polyrrhiza*. Кроме того, в бассейне Рыбинского водохранилища нами отмечено совместное произрастание *S. emersum* с двумя другими видами ежеголовников — *S. microcarpum* и *S. erectum*, что свидетельствует о сходстве оптимальных экологических условий их обитания.

Некоторые особенности экологии *Sparganium* в устьевых областях малых притоков водохранилищ

Межсезонные и межгодовые флюктуации уровня Рыбинского водохранилища оказывают существенное влияние на формирование и развитие растительного покрова на литорали водоема и устьевых участках притоков (Папченков, 2011). В этих условиях особое значение приобретают приспособительные реакции макрофитов, а именно способность растений изменять свой внешний облик, тем самым обеспечивая сохранение своих позиций в растительных сообществах. Следует отметить, что только колебания уровня воды не могут воздействовать на процессы развития фитоценозов. По нашим наблюдениям, а также данным В.В. Соловьевой и С.В. Саксонова (2008), основным определяющим фактором здесь является продолжительность периодов затопления и осушения.

Отмечено, что состав растительных группировок в устьевых областях притоков водохранилищ постоянно меняется. В период летней межени 2010 г. в переходной зоне приемника устьевой области р. Великая, чередующиеся группировки (1–3 × 1.5–2 м) *Sparganium emersum* и *S. microcarpum* отмечены вдоль берега за поясом осок и *Phalaroides arundinacea*. Растения росли на глубинах от 5–10 до 40–50 см. В 2011 г., который отличался стабильно высоким уровнем режимом, популяции *S. microcarpum* полностью исчезли, а освободившийся биотоп был сразу же занят *Sagittaria sagittifolia*. При этом группировки *Spargani-*

um emersum не пострадали и продолжали развиваться в течение следующих трех лет.

В 2009, 2010, 2013 и 2014 гг., в зоне свободного течения р. Корожечна (с середины мая по июнь включительно), группировки *S. emersum* росли на глубинах 30–40 см, а популяции *S. microcarpum* — 20–30 и 70 см. В 2010 г. из-за высокого уровня воды эти растения оказались на глубинах от 1.5 до 2 м. После спада уровня воды (до летних меженных значений) на глубинах 20–40 см популяции *S. microcarpum* практически полностью исчезли и сохранились лишь на глубинах до 70–80 см. В первой декаде августа мы наблюдали здесь полный цикл развития отдельных вегетативно-генеративных побегов — их цветение и плодоношение. Таким образом, длительное повышение уровня воды в течение периода вегетации не повлияло на характер развития популяций, произрастающих в период летней межени на глубинах до 70–80 см, но отрицательно сказалось на растениях, растущих в более мелких местах (на глубинах до 30–40 см). На характер развития популяций *S. emersum* повышение уровня воды, а затем его снижение, негативного влияния не оказало.

С увеличением уровня воды наблюдалось сильное разреживание популяций *S. erectum*, произрастающих в литорали Волжского плеса водохранилища и переходной зоны приемника р. Сутка (Ильдь). Подобное явление мы наблюдали в 2013 г., когда до начала июля здесь отмечался высокий уровень воды. Популяция *S. erectum*, в период летней межени обычно растущая на обсохшем участке мелководья, оказалась погруженной в воду на глубину до 50–70 см. После снижения уровня воды до нормальных меженных значений, формирование вегетативно-генеративных побегов у популяций, произрастающих в переходной зоне приемника, мы не наблюдали. У популяции из литорали Волжского плеса водохранилища, находящейся в более стабильных условиях затопления, побеги проходили полный цикл своего развития. Резко негативно, на этих же двух популяциях *S. erectum* отразился маловодный осенне-зимний период 2013–2014 гг.: в результате осеннего снижения уровня воды популяции оставались на ранее обсохших участках грунта, что привело к их сильному угнетению. Следовательно, перенесение зимнего периода на обсохшем участке литоральной зоны крайне отрицательно сказыва-

вается на развитии *S. erectum*, что приводит к практически полному его исчезновению из состава растительных группировок устьевых участков рек и заливов водохранилища.

Нестабильный уровенный режим переходного участка приемника устьевой зоны р. Сутка (Ильдь) практически не влиял, а иногда и способствовал дальнейшему развитию и расширению популяций *S. emersum*. Это свидетельствует о высокой экологической пластичности данного вида, позволяющей ему выдерживать значительные межсезонные и межгодовые колебания уровня воды. Следовательно, по классификации Т.А. Работнова (1978), *S. emersum* можно отнести к аддиторам — видам, способным достаточно устойчиво сохранять свое положение в фитоценозах, принимая в них лишь относительно небольшое участие.

На участках литорали в зоне свободного течения рек, где динамика уровенного режима относительно стабильна, исследованные виды *Sparganium* (*S. emersum* и *S. microcarpum*) формируют устойчивые популяции, существующие продолжительные периоды времени. Слабо прогнозируемая динамика уровня водохранилищ и устьевых областей их притоков, напрямую зависящая от человеческого фактора, оказывает существенное влияние на развитие отдельных видов, подчас приводя к существенному ослаблению их популяций, вплоть до полного исчезновения.

Разнообразие экологических форм *Sparganium emersum* в устьевых областях малых притоков водохранилищ

Помимо указанных выше особенностей поведения видов *Sparganium* в составе различных фитоценозов, следует уделить внимание изучению разнообразия экологических форм растений в устьевых областях притоков водохранилищ. По мнению В.В. Соловьевой и С.В. Саксонова (2008), образование различных экологических форм растений, толерантных к резким колебаниям уровня, способствует поддержанию динамического равновесия водоема и выступает в качестве индикатора изменений гидрологического режима. При этом растения, входящие в такие экологические группы как гелофиты и гигрогелофиты, обладая относительной устойчивостью, поддерживают экосистему в состоянии гомеостаза (Соловьева, 2008).

Наши наблюдения показали, что наиболее широко распространенным видом в устьевых областях рек, впадающих в водохранилища Верхней Волги, следует считать *S. emersum*. В годы с нормальным подпорным уровнем² водохранилища, в устьевых областях рек нами отмечено порядка трех экологических форм ежеголовника всплывшего. В прибрежной зоне на глубине от 5 до 30–50 см отмечается так называемая *мелководная форма* (Бойко, Алексеев, 1990). Нередко она обозначается как *f. typicum* Asch. et Gr. (Перлова, 1930). На глубинах от 0.5–1.0 до 2.0 м встречается *глубоководная форма* (Бойко, Алексеев, 1990). Б.Ю. Тетерюк (2012, с. 46) называет ее “... *плавающая форма со всплывшими побегами* ...” и обозначает как *S. emersum f. fluitans*. Ранее данная форма отмечена либо в ранге разновидности (*var. fluitans* Germ., Цингер, 1886), либо как *f. longissimum* (Перлова, 1930; Бойко, Алексеев, 1990). В качестве синонима последней признается *f. natans* (Glück, 1924). Растения, относящиеся к данной экологической форме, произрастающие на глубинах от 60–70 см до 90–120 см, встречены нами в устьевых областях рек Маткома и Ильдь (Сутка), а также в устьевом участке р. Серёжа (приток оз. Большое, Нижегородская обл., Арзамаский район).

В то же время, в зонах свободного течения рек глубоководная форма ежеголовника всплывшего встречается достаточно редко. Примером, в данном случае, может быть русловой участок р. Позимь (Удмуртская республика, г. Ижевск), где растения росли на глубине до 1.2 м (скорость течения до 0.7 м/с). Еще реже растения встречаются на глубинах от 1.2–2.0 м, здесь они не цветут и остаются стерильными. Такие популяции растений обнаружены нами лишь в устьевой области р. Маткома.

Существенное обмеление Рыбинского водохранилища в 2013–2014 гг. привело к исчезновению глубоководной формы ежеголовника всплывшего в устьевых областях рек Маткома и Сутка (Ильдь) При этом, наибольшее распространение в устьевых

² Под нормальным подпорным уровнем водохранилища мы понимаем “... высший проектный уровень водохранилища, который подпорные сооружения могут поддерживать в нормальных эксплуатационных условиях в течение длительного времени.” (Савичев и др., 2009, с. 12).

областях притоков Рыбинского водохранилища получила сухопутная форма *S. emersum* (Бойко, Алексеев, 1990) или наземная форма с оптопными побегами (*S. emersum* f. *terristeris*, Тетерюк, 2012), либо *S. emersum* f. *terrestre* Leyss (Glük, 1924).

Помимо исследованных нами видов *Sparganium*, различные экологические формы (наземную, полу- и полностью погруженные) способны формировать и другие низкотравные гелофиты: *Sagittaria sagittifolia*, *Alisma plantago-aquatica*, *A. gramineum*. При обсыхании мелководий наземную форму образуют и укореняющиеся гидрофиты с плавающими на воде листьями: *Nuphar lutea*, *Polygonum amphibium*, *Batrachium circinatum*, *B. trichophyllum* и некоторые другие растения.

Таким образом, в литоральной зоне свободного течения притоков водохранилищ, в их устьевых областях, а также в литоральной зоне самих водохранилищ популяции всех изученных видов *Sparganium* продолжительное время находятся в полупогруженных условиях и более короткий промежуток времени — в наземных. Наши наблюдения показывают, что прибрежные участки устьевых областей малых притоков выступают основными биотопами, где формируются и сохраняются различные экобиоморфы ежеголовников.

Динамика надземной фитомассы *Sparganium emersum* в устьевых областях малых притоков водохранилищ

Другим интересным аспектом, демонстрирующим особенности растительности в устьевых областях притоков водохранилищ, является сезонная динамика надземной фитомассы. В результате проведенной работы нами было установлено, что надземная фитомасса *Sparganium emersum* изменяется по одновершинной кривой (рис. 6.1.1 и 6.1.2). Однако накопление наибольшего объема фитомассы надземных органов в зоне свободного течения р. Корожечна и устьевой области р. Великая происходит не одновременно. Так, в зоне свободного течения реки наибольших значений надземная фитомасса достигла к концу июля, в то время как в устьевой области — лишь к третьей декаде августа.

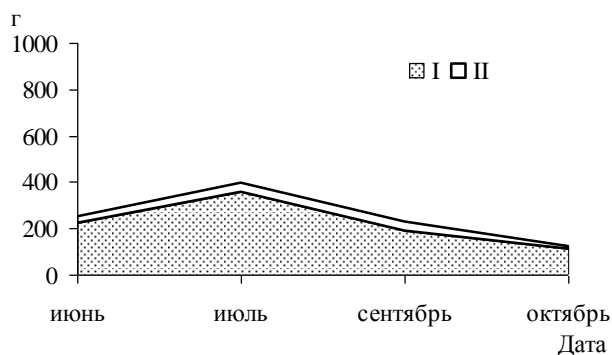


Рис. 6.1.1. Динамика фитомассы надземных органов *Sparganium etersum* в зоне свободного течения р. Корожечна. Здесь и на рис. 6.1.2: I — сырая надземная фитомасса; II — воздушно-сухая надземная фитомасса.

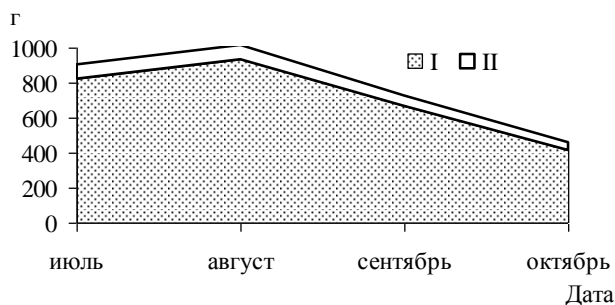


Рис. 6.1.2. Динамика фитомассы надземных органов *Sparganium etersum* в устьевой области р. Великая.

Сдвиг максимума фитомассы на более ранние сроки в зоне свободного течения реки, по нашему мнению, объясняется спадом весеннего половодья и началом меженного режима на реках Ярославской области во второй–третьей декаде мая (Рохмистров, 2004). Это способствует началу активного роста и развития водных и прибрежно-водных растений в водотоках.

Более поздние сроки достижения максимума надземной фитомассы у *S. etersum* в устьевой области притока говорят о специфичности условий их произрастания. В первую очередь это связано с более продолжительным периодом стояния высо-

кого уровня воды весной и в начале лета, что искусственно регулируется человеком для наполнения водохранилища и его выхода на нормальный подпорный уровень. Эти условия способствуют ограничению активного роста и развития прибрежно-водных растений, в результате чего наблюдается сдвиг их фенологических фаз развития на более поздние сроки. Так, фазы цветения и плодоношения популяций ежеголовниковых в устьевых областях рек нередко смещаются на 2–3 недели, а иногда и на месяц (на конец июля – начало августа) по отношению к популяциям, произрастающим в зонах свободного течения водотоков. Начало активного развития прибрежно-водной растительности, в том числе и исследуемого нами вида, наблюдается лишь в процессе сработки уровня водохранилища.

Последующее уменьшение надземной фитомассы, как в зоне свободного течения р. Корожечна, так и в пределах устьевого участка р. Великая, связано с постепенным снижением температуры воды. Этот процесс способствует торможению ростовых процессов, отмиранию листьев вегетативных и вегетативно-генеративных побегов, а также постепенному разрушению соплодий и опадению плодов на землю.

Наши исследования также показали, что в течение всего вегетационного сезона фитомасса надземных органов *S. emersum* в зонах свободного течения рек, как правило, в 2.5–3 (3.5) раза меньше фитомассы в устьевых областях притоков (рис 6.1.1, 6.1.2). Это подтверждают и результаты однократных отборов проб фитомассы на других реках, их устьевых областях и в водохранилище. Так, фитомасса надземных органов *S. emersum* в Волжском плесе Рыбинского водохранилища и зоне подпора его притоков почти в 2.5 (в первом случае) – 3 раза (во втором случае) превышает таковую в зонах свободного течения рек (табл. 6.1.1). Это связано с тем, что наибольшее количество биогенных и органических веществ аккумулируется в зоне выклинивания подпора (см. главу 3), в результате чего здесь создаются наиболее благоприятные условия для активного роста и развития водной и прибрежно-водной растительности. В литоральной зоне обследованных участков побережья Рыбинского водо-

хранилища массового развития *S. emersum* не достигал, хотя отмечался здесь ежегодно.

Таблица 6.1.1. Фитомасса (г) надземных органов *Sparganium* в конце третьей декады августа

Вид <i>Sparganium</i>	Зоны свободного течения рек	Устьевые области	Водохранилище
<i>S. emersum</i>	$\frac{111.7 \pm 24.0}{18.6 \pm 2.8}$	$\frac{282.3 \pm 40.8}{34.0 \pm 5.3}$	$\frac{166.5 \pm 14.1}{23.8 \pm 3.2}$
<i>S. erectum</i>	—	$\frac{1140.0 \pm 120.0}{231.6 \pm 57.3}$	$\frac{1127.0 \pm 197.5}{250.6 \pm 55.2}$
<i>S. microcarpum</i>	$\frac{1083.0 \pm 255.8}{111.2 \pm 23.6}$	$\frac{475.0 \pm 150.0}{82.6 \pm 11.9}$	—

Примечание: «—» — показатель отсутствует; над чертой — сырая надземная фитомасса; под чертой — воздушно-сухая надземная фитомасса.

Sparganium erectum в зонах свободного течения рек, отмечен нами лишь единожды 08.07.2011 г. на р. Нерль, в окрестностях с. Копнино (Переславский р-н). В устьевых участках рек и в литоральной зоне Рыбинского водохранилища надземная фитомасса *S. erectum* максимальных значений достигает лишь в стадии плодоношения — к концу августа. Из приведенных значений (табл. 6.1.1) видно, что показатели надземной фитомассы, как в устьевых областях рек, так и в литорали водохранилища приблизительно равны. Очевидно, это можно объяснить сходством всех найденных нами местообитаний данного вида, в первую очередь, сходством уровня режима.

Sparganium microcarpum, как правило, приурочен к зонам свободного течения малых рек, а также ручьев и канав. Здесь он способен образовывать заросли с различным проективным покрытием (от 15–30 до 90–100%). В устьевых областях рек данный вид встречается достаточно редко, при этом, его заросли обычно сильно разрежены. Этим можно объяснить то, что в последней декаде августа надземная фитомасса *S. microcarpum* в устьях рек приблизительно в 2 раза меньше таковой на проточных участках. В прибрежье водохранилища нами этот вид в массе не обнару-

жен. Это связано с тем, что он предпочитает более прохладные воды (по сравнению со *S. erectum*) с достаточно стабильным в течение вегетационного сезона уровненным режимом.

Заключение

Уровненный режим Рыбинского водохранилища оказывает существенное влияние на сезонные и межгодовые особенности развития видов рода *Sparganium*. В устьевых областях притоков наибольшего обилия достигает *S. emersum*. Здесь показатели его надземной фитомассы выше, чем в зонах свободного течения водотоков и литорали водохранилищ. Этому способствуют богатые биогенными веществами грунты и слабая волновая активность в устьевых областях. Кроме того, ежеголовник всплывший обладает высокой экологической пластичностью, проявляющейся в способности формировать различные экологические формы. Последнее следует признать приспособительной реакцией данного вида к динамически меняющемуся уровенному режиму водоемов. Напротив, участие ежеголовника всплывшего в формировании растительного покрова литоральной зоны водохранилищ, не значительно. Здесь его развитию, как правило, мешает не только сильная волновая активность, но и, зачастую, бедность грунтов питательными веществами (преобладание песчаных грунтов на побережье).

В устьевых областях рек и в литорали водохранилища по количеству надземной фитомассы лидирующие позиции занимает *Sparganium erectum*. Несмотря на то, что популяции данного вида, в отличие от *S. emersum*, обычно сильно разрежены, больший объем фитомассы объясняется значительными размерами листьев и большим количеством соплодий (от 3(4) до 12(15)) на его вегетативно-генеративных побегах. Произрастание популяций ежеголовника прямого в устьевых областях рек и литоральной зоне водохранилищ связано не только с богатым субстратом, но и с предпочтением более теплых (в отличие от *S. microcarpum*), стоячих, либо слабо-текущих вод. Надземная фитомасса *S. erectum* в устьевых областях притоков и в водохранилище не имеет достоверных отличий, что объясняется сходством изученных местообитаний. На Рыбинском водохра-

нилище нами замечено, что данный вид можно встретить в небольших мелководных заливах, защищенных от волн зарослями гидрофитов и гелофитов.

Приспособленность ежеголовника прямого к меняющемуся уровню воды, по-видимому, выражается в его морфологических особенностях (длина листьев более 150 см, значительных размеров базальный участок розеточного побега и т.п.). В зонах свободного течения рек Ярославской области *S. erectum* был обнаружен нами лишь единожды на р. Нерль (окрестности с. Копнино).

Обратная картина наблюдается с фитомассой *S. microcarpum*. Так, наибольшие величины надземной фитомассы данного вида отмечены в зонах свободного течения рек. На исследованных участках литорали Рыбинского водохранилища ежеголовник мелкоплодный нами не отмечался. Очевидно, данный вид предпочитает более прохладные воды, по сравнению со *S. erectum*, и более стабильные условия уровня режима, свойственные в большей степени для водотоков, чем водохранилища.

Существенные различия наблюдаются в сроках достижения максимума фитомассы в зоне свободного течения рек и в устьевой области притока. Так, надземная фитомасса *S. emersum* в зоне свободного течения достигает максимальных величин к концу июля, в то время как в устьевой области — к третьей декаде августа.

В устьевых областях рек наблюдается наибольшее разнообразие экологических форм ежеголовников — от наземной до полностью погруженной. Наиболее распространена полупогруженная форма.

6.2. СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА*

Флористические исследования проводились в 2007, 2009–2010 гг. при маршрутном обследовании всех экотопов описываемых участков. Для обработки, анализа и обобщения материала использованы традиционные подходы и методы (Толмачев, 1960; Корчагин, 1964; Методика изучения ..., 1975; Катанская, 1981; Новосад, 1982; Юрцев, 1998). Динамика растительности изучалась с использованием методических разработок В.Д. Александровой (1964) и В.М. Катанской (1981). Цено-тическая структура проанализирована в понятиях и терминах франко-швейцарской школы Браун-Бланке. Для оценки разнообразия экологических условий определялся родовой коэффициент — отношение количества родов к количеству видов (Алехин, 1938). Типы зарастания выделены по Г.К. Корсакову и А.А. Смиренскому (1956).

В анализируемую эколого-ценотическую выборку включены все виды гидрофитов (плавающие и погруженные формы), гелофитов (воздушно-водные) и влаголюбивые виды — гигрофиты (растения сырых и временно затопляемых побережий). Активность видов определялась по частоте встречаемости в экотопах и роли в составе сообществ. Виды высокой активности — часто встречающиеся (от 20 до 50% описаний), доминирующие; средней активности — встречающиеся реже (от 10 до 20% описаний), доминирующие или содоминирующие; неактивные — редко встречающиеся (менее 10% описаний), сопутствующие. Фенологические наблюдения проводили с мая по октябрь. Флористический аспект определяли по фенофазам: вегетации, бутонизации, массового цветения, созревания плодов и отмирания.

Фитомассу наиболее характерных растительных сообществ определяли в период их максимального развития (июнь–август). Исследования проводились в переходной зоне притока с резкими изменениями гидрофизических параметров. Для нее характерно богатство видов, объясняющееся наличием большого количества экотопов, влиянием колебания уровня воды, разнообра-

* Е. Г. Крылова

разием грунтов, аккумуляцией питательных веществ. Для изучения выбирались моноценозы, которые наиболее характерны для этой зоны реки. Пробы отбирались скашиванием надземных частей растений в пределах рамки 0.25 м² (метод квадратов) в 5-кратной повторности для каждого вида путем выбора площадок в разных экотопах. Фитомассу выражали в сыром (СВ), воздушно-сухом (ВСВ) и абсолютно-сухом (АСВ) весе, согласно (Методика изучения ..., 1975). Сырой вес дает представление об урожайности зеленой массы, абсолютно-сухой вес является наиболее точной величиной и делает возможным сопоставление количественных данных разных исследователей.

Флора

В составе флоры устьевой области р. Ильдь представлены 63 вида из 29 семейств и 42 родов. Однодольных видов 33, двудольных — 29, мхов — 1, водорослей — 1; сосудистых споровых — 3. Ведущими семействами являются Cyperaceae (7), Potamogetonaceae (5), Poaceae (5), Ranunculaceae (4), Polygonaceae (3), Nymphaeaceae (3), Scrophulariaceae (3), Lemnaceae (3). На долю перечисленных семейств приходится 52.4% общего количества видов. Основными ценозообразователями выступают *Nymphaea candida* C. Presl — кувшинка чисто-белая, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. — тростник обыкновенный, *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch — двукисточник тростниковидный, *Potamogeton perfoliatus* L. — рдест пронзеннолистный, *Scirpus lacustris* L. — камыш озерный, *Rorippa amphibia* (L.) Bess. — жерушник земноводный, *Equisetum fluviatile* L. — хвощ приречный, *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. — манник большой, *Typha latifolia* L. — рогоз широколистный, *Eleocharis palustris* (L.) R. Br. — ситняг болотный, *Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray — горец земноводный, *Carex acuta* L. — осока острая.

Родовой коэффициент составляет 66.7%. Так как он обратно пропорционален разнообразию экологических условий, можно сказать, что это разнообразие исследованной акватории небольшое, что связано с активным зарастанием.

Традиционно относящихся к водным растениям 45 видов: гидрофитов 19, гелофитов 12, гигрогелофитов 14 видов. Видов

переувлажненных и влажных местообитаний 18: гигрофитов — 14 и гигромезофитов — 4 вида. Соотношение водных к числу всех видов составляет 71.4%.

Переходная зона притока

Зона характеризуется богатством видов, объясняющимся наличием различных экотопов, влиянием колебания уровня воды, разнообразием грунтов, аккумуляцией питательных веществ. На некоторых участках крутые берега способствуют сокращению мелководий, на других образуются значительные по площади заливообразные расширения, способствующие активному зарастанию. Характерны и участки с пологими берегами, сообщества которых также играют определенную роль в зарастании. Наиболее типичны экотопы с глубинами 0.9–2.5 м (и более в период максимального подпора), мелководья с глубинами 0.1–0.8 м с илистыми и каменисто-песчаными грунтами и периодически заливаемые побережья с песчаными и илистыми грунтами, осушаемыми после спада воды.

Флора представлена 45 видами, присутствуют все основные ценозообразователи устьевого участка, становящиеся здесь видами высокой ценотической активности. Из видов средней активности следует отметить *Alisma plantago-aquatica* L. — частуху подорожниковую, *Sagittaria sagittifolia* L. — стрелолист стрелолистный, *Butomus umbellatus* L. — сусак зонтичный, *Oenanthe aquatica* (L.) Pior. — омежник водный, которые образуют как небольшие самостоятельные сообщества мелководий, так и доминируют в сообществах основных ценозообразователей. Сообщества с участием *Carex acuta* и *Scirpus sylvaticus* L. — камыша лесного — типичные здесь береговые сообщества, на участках с отлогими берегами проникающие и на мелководья. В воде следует отметить сообщества с участием *Nuphar lutea* L. — кубышки желтой и *Elodea canadensis* Michx. — элодеи канадской, играющих в этой зоне определенную роль в зарастании. Типичные представители ценотически не активных видов: *Sium latifolium* L. — поручейник широколистный, *Agrostis stolonifera* L. — полевица побегообразующая, *Lysimachia vulgaris* L. — вербейник обыкновенный, *Lythrum salicaria* L. — дербенник иволистный, *Sparganium emersum* Rhem. — ежеголовник про-

стой, *Lemna minor* L. — ряска малая, *Hydrocharis morsus-ranae* L. — водокрас обыкновенный, *Iris pseudacorus* L. — ирис аироподобный. Последний из перечисленных видов встречается только в этой зоне.

Фронтальная зона

Для этой зоны типичны мелководья, зарастающие большими по протяженности полосами растительности, встречаются заливообразные расширения, имеющие большую площадь зарастания, отмечаются глубокоководные участки, зарастающие незначительно. Флора представлена 27 видами, основную роль в зарастании играют ценотически активные виды — *Scirpus lacustris*, *Phragmites australis*, *Nymphaea candida*, *Potamogeton perfoliatus*. Из видов средней активности отметим *Carex acuta* и *C. aquatilis* Wahlb. — осоку водяную, *Sagittaria sagittifolia*, *Lemna minor* и *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. — многокоренник обыкновенный, *Persicaria amphibia*, *Butomus umbellatus*, *Sium latifolium* L. — поручейник широколистный. Они участвуют в образовании сообществ береговых участков, мелководий и заливообразных расширений. Ценотически не активные виды: *Carex rostrata* Stoker — осока вздутая, *Potamogeton lucens* L. — рдест блестящий и *P. pectinatus* L. — рдест гребенчатый. Эти виды следует признать сопутствующими в сообществах берегов, мелководий и глубокоководных участков.

Переходная зона приемника

Для этой зоны, характеризующейся большими расстояниями между берегами, наиболее типичны глубокоководные участки, зарастающие незначительно. Для открытых мелководий характерно зональное распределение растительности, встречающиеся здесь заливообразные расширения, имеют значительную степень зарастания. Флора представлена 18 видами, чаще всего встречаются ценотически активные виды: *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Potamogeton perfoliatus* и *Nymphaea candida*. Менее часто отмечены виды средней ценотической активности: *Carex acuta*, *C. aquatilis*, *Persicaria amphibia*, *Butomus umbellatus*. Ценотически неактивные виды немногочисленны: *Potamogeton pectinatus*, *Sium latifolium*, *Agrostis stolonifera*.

Следовательно, по продольному профилю устьевой области р. Ильдъ наблюдается снижение числа видов флоры. Обратную картину мы наблюдали в устьевой области р. Латка, где, по мере усиления влияния подпора вод Рыбинского водохранилища, количество видов увеличивалось (Крылова, 2007). Очевидно, это связано с морфометрическими различиями устьевых областей данных притоков водохранилища. В частности, устьевая область р. Латка отличается крайне малой протяженностью (~ 2–3 км), и шириной (от 5 до 15 м), почти на всем протяжении (практически до среднего участка переходной зоны приемника) врезана в корытообразное русло с невыраженной литоральной зоной. В то же время, уже во фронтальной зоне устьевой области р. Ильдъ ширина участков достигает ~ 300 м, а в переходной зоне приемника ~ 500 м. Кроме того, по продольному профилю устьевой области р. Ильдъ увеличивается ширина литоральной зоны, что, при колебаниях уровня воды водохранилища, способствует формированию нестабильного режима обводненности. В результате, многие виды, встречающиеся в устьевой области реки и по заливаемым берегам, могут быть индикаторами водоемов с колебанием уровня воды и слабым течением, обладают широкой экологической амплитудой по отношению к грунтам.

Флора граничащих водных объектов также различалась. В зоне свободного течения реки нами отмечено высокое флористическое разнообразие, что связано с изменением гидрологии реки и характера экотопов. Появляются проточные участки с характерным для них набором видов, плесы, пруды, в той или иной мере нарушенные экотопы. Уменьшение глубины, песчаные и песчано-каменистые грунты, заиленные участки способствуют увеличению степени зарастания, которая местами достигает 100%. Всего в зоне свободного течения реки отмечено 52 вида, из них 14 видов не встречались в зоне подпора, среди которых следует отметить: *Carex hirta* L. — осока коротковолосистая, *Nymphaea ×borealis* E. Gamus — кувшинка северная, *Utricularia vulgaris* L. — пузырчатка обыкновенная, *Callitriche cophocarpa* Sendther — болотник короткоплодный, *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Van den Bosch. — шелковник волосистый, *B. circinatum* (Sibth.) Spach — шелковник жестколистный, *Veronica baccabunga* L. — вероника поручейная, *V. anagalis*

aquatica L. — вероника ключевая, *Potamogeton berchtoldii* Fieb. — рдест Берхтольда. Большая часть из них — представители речного флористического комплекса, индикаторы проточных участков.

Для описания флоры водохранилища использованы результаты исследований В.Г. Папченкова (2013) в 2009 г. Площадь зарастания Волжского плеса, в который впадает р. Ильдь, составляет 6%. Здесь основная роль в зарастании принадлежит гелофитам. Среди них следует отметить *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile*, *Sagittaria sagittifolia* — виды высокой и средней ценотической активности р. Ильдь. На мелководьях и глубоководных участках существенную роль выполняют гидрофиты. Основные представители этой группы — *Potamogeton perfoliatus*, *P. pectinatus*, *P. lucens*, *Persicaria amphibia* и *Nymphaea candida* — также часто встречаются в переходной зоне приемника устьевой области реки. Среди гидрофитов береговых сообществ основной доминант — *Carex acuta*.

Таким образом, нами отмечено, что по мере усиления влияния подпора водами водохранилища наблюдается уменьшение флористического разнообразия и степени зарастания. При этом основными ценозообразователями становятся виды, свойственные флоре водохранилища.

Растительность

Растительность устьевой области р. Ильдь представлена следующими наиболее часто встречающимися ассоциациями.

Acc. *Phragmitetum communis* (Gams 1927) Schmale 1939. Сообщества образуют прибрежные полосы на мелководьях и куртины на периодически заливаемых берегах. Участие диагностического вида составляет 60–80%, высота травостоя достигает 2.5 м. Из других видов отмечены *Scirpus lacustris*, *Equisetum fluviatile*, *Sagittaria sagittifolia*, *Alisma plantago-aquatica*, *Oenanthe aquatica*, *Phalaroides arundinacea*, *Nymphaea candida*, *Hydrocharis morsus-ranae* с участием от 5 до 20%. Общее проективное покрытие достигает 60–90%.

Acc. *Scirpetum lacustris* Schmale 1939. Сообщества отличаются стабильностью, формируют куртины и полосы на мел-

ководьях. Диагностический вид встречается с участием 40–60%. Из других видов отмечены *Equisetum fluviatile*, *Typha latifolia*, *Carex acuta*, *Sparganium emersum*, ярус плавающих и погруженных видов представлен *Potamogeton perfoliatus*, *P. pectinatus*, *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Elodea canadensis*, *Lemna minor* и *Spirodela polyrrhiza* с участием до 10–30%. Общее проективное покрытие составляет 40–80%.

Acc. Phalaroidetum arundinaceae (W. Koch 1926) Libb. 1931. Сообщества широко распространены по заливаемым берегам всех зон. Участие диагностического вида составляет 50–70%. Из других видов отмечены *Sagittaria sagittifolia*, *Alisma plantago-aquatica*, *Scirpus sylvaticus*, *Lythrum salicaria*, *Lysimachia vulgaris* и др. с участием от 10 до 40%. Общее проективное покрытие составляет от 60 до 90%.

Acc. Equisetum fluviatilis Steffen 1931. Сообщества представлены в виде куртин и полос на мелководье. Участие диагностического вида составляет от 50 до 80%. Из других видов встречаются *Scirpus lacustris*, *Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*, *Oenanthe aquatica*, в ярусе плавающих и погруженных видов отмечены *Nymphaea candida*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrrhiza*, *Potamogeton perfoliatus* с суммарным покрытием до 20%. Общее проективное покрытие составляет 60–80%.

Acc. Glycerietum maximae Hueck 1931. Сообщества формируют прибрежные полосы. Диагностический вид встречается с участием 40–60%, высота травостоя до 1.5 м. Из других видов отмечены *Scirpus lacustris*, *Equisetum fluviatile*, в ярусе плавающих и погруженных видов встречаются *Nymphaea candida*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrrhiza*, *Hydrocharis morsus-ranae* с участием от 10 до 30%. Общее проективное покрытие составляет 40–90%.

Acc. Typhetum latifoliae G. Lang 1973. Сообщества отмечены в заливах и в прибрежной зоне. Занимаемые площади незначительны. Диагностический вид отмечен с участием 40–60%, высота травостоя достигает 1.8 м. Из других видов отмечены *Scirpus lacustris*, *Equisetum fluviatile*, *Alisma plantago-aquatica*, *Glyceria maxima* с суммарным участием от 5 до 30%. Нечетко выраженный ярус плавающих растений представлен *Nuphar lutea*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrrhiza*, *Hydrocharis morsus-ranae* с обилием до 10%. Общее проективное покрытие составляет 40–80%.

Acc. Caricetum gracilis (Almquist 1929) R. Tx. 1937. Сообщества часто занимают большие площади, отмечены по урезу воды и на заливаемых побережьях. Высота травостоя достигает 0.8–1 м с общим проективным покрытием 60–90%. Участие диагностического вида *Carex acuta* составляет от 40 до 70%. Из других видов отмечены *C. aquatilis*, *C. rostrata*, *C. hirta*, *Alisma plantago-aquatica*, *Phalaroides arundinacea*, *Lythrum salicaria*, *Lysimachia vulgaris* и др. с суммарным участием 10–20%.

Acc. Nymphaetum candidate Miljan 1958. Сообщества образуют пятна и полосы на мелководьях и в заливообразных расширениях всех зон, окаймляют со стороны акватории сообщества высокотравных гелофитов. Диагностический вид встречается с участием 70–90%. Из других видов отмечены по краям *Scirpus lacustris*, *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile*, *Phragmites australis*, *Potamogeton perfoliatus*, *P. pectinatus*, *Persicaria amphibia* с суммарным участием до 10–20%. Общее проективное покрытие составляет от 60 до 90%.

Acc. Nupharetum luteae Beljavetchene 1990. Сообщества формируют прибрежные пятна. Участие диагностического вида составляет 60–80%. Из других видов отмечены *Nymphaea candida*, *Lemna minor*, *Sparganium emersum*, *Alisma plantago-aquatica*, *Rorippa amphibia*, *Canadensis* с участием от 10 до 30%. Общее проективное покрытие составляет 60–80%.

Acc. Eleocharitetum palustris Ubriszy 1948. Сообщества образуют прибрежные полосы на мелководьях и заливаемых побережьях, куртины в заливообразных расширениях. Диагностический вид встречается с участием 50–80%. Из других видов отмечены *Sagittaria sagittifolia*, *Alisma plantago-aquatica*, *Phalaroides arundinacea*, *Persicaria amphibia*, *Butomus umbellatus*, *Sium latifolium*, *Rorippa amphibia*, *Sparganium emersum*, *Agrostis stolonifera*, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria*, с суммарным участием до 30%. Общее проективное покрытие составляет до 60 до 80%.

Acc. Persicarietum amphibii Soo 1927. Сообщество представлено разреженными пятнами в прибрежной полосе на мелководьях и в заливообразных расширениях. Диагностический вид встречается с участием 40–60%. Часто в акватории пятна окаймлены *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Potamogeton perfoliatus*, *P. pectinatus*. Со стороны заливаемого побережья встреча-

ются *Phalaroides arundinacea*, *Scirpus lacustris*, *Carex acuta*, *Sagittaria sagittifolia*. Общее проективное покрытие составляет от 50 до 70%.

Acc. Oenantho–Rorippetum Lohmeyer 1950. Сообщества представлены пятнами, иногда занимающими большие площади на мелководьях, обсыхающих побережьях и в заливообразных расширениях. Диагностический вид *Rorippa amphibia* встречается с участием 60–80%. Из других видов отмечены *Alisma plantago-aquatica*, *Phalaroides arundinacea*, *Carex acuta*, *Oenanthe aquatica*, *Glyceria maxima*. Сообщества на мелководьях со стороны акватории окаймлены *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Potamogeton perfoliatus*, *P. pectinatus*. Общее проективное покрытие от 70 до 90%.

Acc. Potametum perfoliati (W. Koch 1926) Pass. 1965. Сообщества образуют прерывистые полосы и разреженные пятна больших размеров на мелководье и в заливообразных расширениях. Диагностический вид встречается с участием от 50 до 80%. Из других видов отмечены *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Potamogeton pectinatus*, *Persicaria amphibia*, *Equisetum fluviatile*, *Phragmites australis*, *Butomus umbellatus*, *Sium latifolium* с суммарным участием до 30%. Общее проективное покрытие 30–50%.

Встречаемость фитоценозов в разных зонах неравномерна. В переходной зоне притока на отлогих, периодически заливаемых берегах отмечено 7 основных ассоциаций (*Phragmitetum communis*, *Typhetum latifoliae*, *Scirpetum lacustris*, *Glycerietum maximae*, *Oenantho–Rorippetum*, *Caricetum gracilis*, *Phalaroidetum arundinaceae*). Они представлены большими по протяженности широкими и узкими полосами, пятнами, “лугами”, переходящими с берега в воду. На мелководьях встречаются 10 основных ассоциаций (*Typhetum latifoliae*, *Scirpetum lacustris*, *Glycerietum maximae*, *Eleocharitetum palustris*, *Persicarietum amphibii*, *Equisetum fluviatilis*, *Nymphaeetum candidae*, *Nupharium luteae*, *Oenantho–Rorippetum*, *Potametum perfoliati*) в виде прибрежных полос и различных по размерам и густоте пятен, а также небольшие куртины *Butomus umbellatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Alisma plantago-aquatica*, *Sium latifolium* и *Oenanthe aquatica*. Встречающиеся в этой зоне заливообразные расширения зарастают большим количеством самых разнообразных ассоциаций. На

экотопах с большими глубинами отмечены пятна *Nymphaeetum candidate*, *Nupharetum luteae*, *Potametum perfoliati* и *Potamogeton pectinatus*, а также пятна *P. lucens*, но они встречаются реже. Степень зарастания достигает больших значений на побережье и в мелководье (70–90%), в заливообразных расширениях (80–100%) и меньше — на более глубоких экотопах (30–50%). Единый ботанический тип зарастания выделить сложно, разнообразие сообществ большое, и вызвано это наличием различных экотопов.

Во фронтальной зоне береговые сообщества представлены в основном 4 ассоциациями (*Caricetum gracilis* со *Scirpus sylvaticus* и разнотравьем, *Phalaroidetum arundinaceae* с единичными вкраплениями *Phragmites australis*, *Sium latifolium* и *Oenanthe aquatica*, *Scirpetum lacustris* и *Phragmitetum communis*). Чаше это полосы различной ширины (фото 6.2.1–6.2.3 (цветная вкладка, с. 14–15)). На мелководьях отмечены 7 ассоциаций (*Scirpetum lacustris*, *Phragmitetum communis*, *Phalaroidetum arundinaceae*, *Nymphaeetum candidate*, *Persicarietum amphibii*, *Oenantherorippetum*, *Equisetetum fluviatilis*) также в виде прибрежных полос и пятен, чередуясь с куртинами *Butomus umbellatus*, *Sagittaria sagittifolia* и пятнами *Lemna minor* и *Spirodela polyrrhiza* (фото 6.2.4 (цветная вкладка, с. 15)). Здесь часто встречаются заливообразные расширения, зарастающие сообществами *Nymphaeetum candidate*, *Persicarietum amphibii*, *Scirpetum lacustris*, *Potametum perfoliati*, *Potamogeton pectinatus*, *P. lucens* и *Sagittaria sagittifolia* L (фото 6.2.5 (цветная вкладка, с. 16)). На глубоководных участках отмечены в основном ассоциации *Nymphaeetum candidate* и *Potametum perfoliati*. Сообщества данной зоны отличаются большей стабильностью, степень зарастания на побережье и мелководьях составляет 50–80%, доходит до 90% в заливообразных расширениях и имеет меньшие значения (до 40%) в глубоководных участках. Типы зарастания бордюрный и фрагментарный — в прибрежье и на мелководьях, мозаично-зарослевый и ковровый — в заливообразных расширениях. Ботанический тип зарастания в основном осоково-камышово-кувшинковый.

В переходной зоне приемника береговые сообщества сходны с сообществами предыдущей зоны. Здесь также отмечены большие по протяженности и ширине береговые ассоциации

Eleocharitetum palustris с разнотравьем, переходящие дальше от берега в сообщества луговой растительности. Уменьшается количество основных ассоциаций мелководий (*Scirpetum lacustris*, *Phragmitetum communis* и *Nymphaetum candidate*), представленных разными по густоте травостоя, большими по протяженности полосами и пятнами (фото 6.2.6 (цветная вкладка, с. 16)). Однако частота их встречаемости значительно увеличивается. Единично в них можно отметить *Sagittaria sagittifolia*, *Sium latifolium*, *Glyceria maxima* и *Rorippa amphibia*. Полосы могут чередоваться с отдельными, небольшими по размерам пятнами *Persicaria amphibia*, куртинами *Butomus umbellatus* и нескольких видов осок. Сообщества глубоководных участков также представлены ассоциациями *Nymphaetum candidate* и *Potametum perfoliati* с увеличением частоты встречаемости. Наиболее типично в этом участке зональное распределение растительности, связанное с постепенным увеличением глубины и созданием неодинаковых экологических условий существования высшей водной растительности. Первая с берега зона осочников, переходящая в зону высокотравной воздушно-водной растительности, затем зона сообществ укореняющихся растений с плавающими листьями и зона погруженной в воду растительности. Сообщества данного участка стабильны, степень зарастания 40–70% на мелководье, 50–80% на заливаемых берегах и незначительная на акватории из-за больших глубин. Типы зарастания — бордюрный и прибрежно-зональный. Ботанический тип зарастания — тростниково-камышово-кувшинково-рдестовый.

В целом следует отметить, что в переходной зоне притока устьевой области р. Ильдь сообщества высших водных растений образуют чаще многокомпонентные комплексы. Во фронтальной зоне и переходной зоне приемника из-за наличия глубоководных участков чаще отмечается зональное распределение растительности.

В зоне свободного течения реки по всему руслу отмечены многокомпонентные комплексы сообществ, ведущая роль в которых принадлежит *Scirpetum lacustris*, *Nupharetum luteae*, а также асс. *Sagittario-Sparganietum emersii* R. Tx. 1953 и асс. *Elodeetum canadensis* Eggler 1933 с общим проективным покрытием 50–90%, которые не играли важной роли в зарастании устьевой области

реки. Береговые сообщества расположены вдоль русла и по составу сходны с ассоциациями, описанными выше для других участков реки.

В водохранилище по запасам биомассы ведущее место занимают сообщества *Scirpetum lacustris*, *Glycerietum maximae*, *Phragmitetum communis*, *Potametum perfoliati*, *Persicarietum amphibii* и *Caricetum gracilis*. Распределение растительных сообществ на этом участке водохранилища зональное.

Таким образом, отмечено, что сообщества в зоне свободного течения имеют значительные отличия от растительности разных участков устьевой области реки, в то время как сообщества водохранилища сходны с ней, особенно с переходной зоной приемника.

Сезонные аспекты развития флоры и растительности в устьевой области притока

Флористико-фенологические наблюдения позволили выделить сезонные аспекты развития флоры и растительности в устьевой области притока. Погодные изменения и годовые колебания уровня воды смещают прохождение фенологических фаз в ту или иную сторону сроком до двух недель.

В мае месяце аспект развития зеленый, многие виды вступают в фазу вегетации (*Phragmites australis*, *Sium latifolium*, *Carex acuta*, *Rorippa amphibia* и др.), к концу мая — в фазу бутонизации (*Carex acuta* и др.).

Основной аспект июня — желто-зеленый, в его образовании принимают участие всплывшие листья *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea* и цветы *Rorippa amphibia*. Отмечаются также единичные цветки у *Nuphar lutea*, *Sagittaria sagittifolia* и *Butomus umbellatus*.

В июле аспект месяца бело-желто-зеленый, в его образовании принимают участие цветки *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Sparganium emersum*, *Potamogeton pectinatus*, *Sagittaria sagittifolia* и *Alisma plantago-aquatica*, побеги *Elodea canadensis*, а также *Lemna minor* и *Spirodela polyrrhiza*.

Аспект августа был зеленый с небольшими вкраплениями желтого и белого. Образовывались массовые заросли *Elodea*

canadensis, *Lemna minor* и *Spirodela polyrrhiza*, плоды и семена у *Carex acuta*, *C. aquatilis*, *C. rostrata*, *C. hirta*, *Phalaroides arundinacea*, *Oenanthe aquatica*, *Glyceria maxima*, *Potamogeton pectinatus* и др. видов. Продолжалось цветение *Nymphaea candida* и *Nuphar lutea*. Аспект сентября — темно-зеленый. Конец вегетации *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Potamogeton pectinatus*, *P. lucens*, *P. perfoliatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Alisma plantago-aquatica* и *Butomus umbellatus*, опускались на дно побеги *Elodea canadensis*, продолжалась вегетация *Lemna minor* и *Spirodela polyrrhiza*, именно они создавали основной аспект.

В зоне свободного течения реки основной аспект всего вегетативного сезона — зеленый с небольшими вкраплениями белого и желтого в летние месяцы. Это связано с активно идущими здесь процессами зарастания и образованием большой биомассы за счет развития вегетативных органов большинства видов. В водохранилище также отмечен зеленый аспект развития с участием белого в июне–августе за счет цветения *Sagittaria sagittifolia* и *Nymphaea candida*. В целом сезонный аспект зависит от наступления фаз вегетации, цветения и плодоношения основных ценообразователей в той или иной зоне реки.

Продуктивность основных ценообразователей

В продуцировании органического вещества в устьевой области р. Ильдь значительна роль таких видов как *Scirpus lacustris*, *Elodea canadensis*, *Nymphaea candida*, *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus* и некоторых других. Чтобы показать это, мы определяли фитомассу — один из основных показателей первичной биологической продуктивности у основных ценообразователей (*Rorippa amphibia*, *Scirpus lacustris*, *Eleocharis palustris*, *Potamogeton pectinatus*, *Phragmites australis* и *Elodea canadensis*) в переходной зоне притока, где наблюдали наиболее активное зарастание с их участием.

Наибольшая фитомасса, как СВ (сырой вес), так и АСВ (абсолютно-сухой вес), была отмечена у *Phragmites australis*, *Eleocharis palustris* и *Scirpus lacustris*. Все эти виды образуют густые заросли, активно цветут и плодоносят. Наименьшая фитомасса наблюдалась для *Potamogeton pectinatus* и *Elodea canadensis*. На

данном участке реки, образуемые ими заросли изреженные, хотя *P. pectinatus* активно цветет и плодоносит. Значительную фитомассу СВ дает также и *Rorippa amphibia*, однако АСВ его близок к показателю *P. pectinatus* и меньше показателя *Elodea canadensis* (рис. 6.2.1).

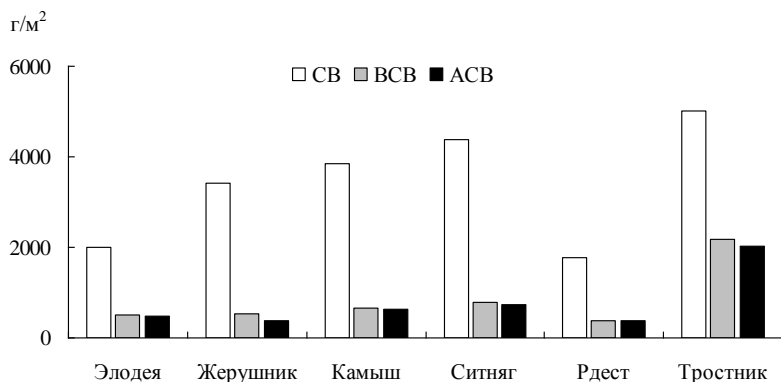


Рис. 6.2.1. Фитомасса основных ценозообразователей. СВ — сухой вес, ВСВ — воздушно-сухой вес, АСВ — абсолютно-сухой вес.

Для сравнения фитомассы видов на различных экотопах произрастания, приводим ее максимальные и минимальные значения (табл. 6.2.1). Разница между ними свидетельствует о различии экологических условий для развития вида.

Таблица 6.2.1. Максимальные и минимальные значения фитомассы доминирующих видов

Значения фитомассы (СВ), г/м²	Доминирующие виды					
	<i>Rorippa amphibia</i>	<i>Scirpus lacustris</i>	<i>Eleocharis palustris</i>	<i>Potamogeton pectinatus</i>	<i>Phragmites australis</i>	<i>Elodea canadensis</i>
max	5760	5600	4960	2560	5760	3520
min	2080	1760	3680	1120	3680	1120

В исследуемой зоне наибольшие отличия экологических условий существуют для камыша (3.2) и элодеи (3.1), наименьшие — для тростника (1.5) и ситняга (1.3).

Таким образом, в переходной зоне притока устьевой области р. Ильдь распространены экотопы, позволяющие активно

развиваться и формировать здесь большую фитомассу *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Eleocharis palustris* и *Rorippa amphibia*. Доминирующими видами с меньшей фитомассой являются *Potamogeton pectinatus* и *Elodea canadensis*.

Заключение

По мере усиления влияния подпора водами водохранилища в устьевой области р. Ильдь отмечается уменьшение флористического разнообразия и степени зарастания, основными ценозообразователями становятся виды, свойственные флоре водохранилища.

Сообщества в зоне свободного течения имеют значительные отличия от растительности разных участков устьевой области реки, в то время как сообщества водохранилища сходны с ней, особенно с переходной зоной приемника.

Сезонный аспект зависит от наступления фаз вегетации, цветения и плодоношения основных ценозообразователей в той или иной зоне реки.

Среди выделенных зон устьевой области наибольшее богатство флоры, растительных ассоциаций и степень зарастания отмечены в переходной зоне притока.

В целом, в устьевой области р. Ильдь видовое богатство растительности выше, чем на участках граничащих систем. Это свидетельствует о проявлении краевого эффекта и характеризует устьевую область притока как экотон.

6.3. БАНК СЕМЯН ВОДНЫХ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ*

Колебания уровня воды в устьевой области р. Ильдь напрямую зависят от колебания уровня Рыбинского водохранилища. В пределах водохранилища колебания уровня воды достигают 5 м (Богачев, 1952; Немцев, 1956; Леонтьев, 1956; Буторин и др., 1982; Литвинов, 2011). При таких колебаниях обнажаются значительные площади мелководий (Леонтьев, 1956), в том числе и в устьевых областях рек, впадающих в водохранилище, формируя зону временного затопления (ЗВЗ). Вслед за Т.Н. Кутовой (1953, 1958) мы понимаем под ЗВЗ участок от коренного берега до уреза воды, затопляемый весной и обсыхающий на максимальную глубину в течение вегетационного периода. Такие изменения уровня воды приводят к формированию на одной и той же территории в течение вегетационного периода различных условий произрастания растений и оказывают существенное влияние на развитие флоры в пределах ЗВЗ. Одним из наиболее крупных исследований, посвященных флоре ЗВЗ, можно считать работу Т.Н. Кутовой (1953), выполненную в середине XX-го века в Дарвинском заповеднике. В данной работе автор затрагивает тематику банка семян, предполагает наличие связи между низким уровнем водохранилища и прорастанием семян сухопутных растений на обсохшей территории из его ресурсов.

Банк семян — неотъемлемая часть прибрежно-водных биоценозов, испытывая на себе воздействие целого комплекса специфических экологических факторов, характерных для ЗВЗ, сказывающихся на его формировании, видоизменениях и реализации. Наибольшее воздействие на семенной фонд, безусловно, оказывает уровенный режим, действуя как прямо, так и опосредовано на банк семян и флору ЗВЗ. Уровенный режим в целом определяет условия произрастания растений, период доступный для вегетации отдельных видов и пути миграции семян. Затопление прибрежных территорий и гидрохория оказывают структурирующее воздействие на банк семян (Riisa et al., 2014).

* А. В. Тихонов, А. Г. Лапиров

Одна из отличительных особенностей хода уровня режима в 2013 г. — отсутствие выраженного повышения уровня воды в водохранилище в осенне-зимний период и сохранение низкого уровня в течение вегетационного периода. В результате этого ранее обсохшие территории не затоплялись, что создало более благоприятные условия для произрастания прибрежно-водных и сухопутных видов. В сложившихся условиях на банк семян оказывалось значительно меньшее воздействие, только через атмосферные осадки и талые воды, стекавшими в водоток по обсохшему участку ЗВЗ.

Большинство ботанических исследований, ранее выполненных на р. Ильдь (Мовергоз и др., 2011; Чернова, Папченков, 2012; Лебедева, 2012) и ее прибрежных территориях, не затрагивали почвенный банк семян, отрывочные сведения приводятся в работах Т.Н. Кутовой (1953, 1958). Настоящий раздел посвящен анализу состава банка семян в ЗВЗ устьевой области р. Ильдь, и сравнению с таковыми граничащих систем.

Для сравнительного анализа состава банка семян устьевой области в сентябре – октябре 2013 г. были отобраны пробы грунта в зоне свободного течения притока, на ряде станций в устьевой области и в октябре 2012 г. — в подходном канале к ихтиологическому корпусу ИБВВ РАН, представляющим собой залив водохранилища. В зоне свободного течения отбор проб грунта проводили на двух станциях (станции 1 и 2) (нумерация станций — см. рис. 3.1). В устьевой области пробы грунта отбирались на пяти станциях: по одной в переходной зоне притока (ст. 3) и фронтальной зоне (ст. 5), и три точки в наиболее протяжённой переходной зоне приемника (станции 7, 8 и 8А). В устьевой области две станции располагались на правом берегу (5 и 8А) и три станции — на левом (3, 7 и 8).

Грунтовый комплекс в местах непосредственного отбора проб был неоднороден, как от станции к станции, так и по мере удаления от уреза воды. Основным компонентом обсыхающих донных отложений на подавляющем большинстве участков был песок разного гранулометрического состава с илистыми или глинистыми фракциями и включениями. Включения были в виде растительного опада, гальки и гравия. В зоне свободного течения реки (станции 1 и 2) включения представлены значитель-

ным количеством гальки и гравия, что сделало невозможным отбор кернов грунта полной глубины. Особняком здесь стоит ст. 7, грунтовый комплекс которой представлен слоем глинистого ила (5-7 см) на размытой суглинистой почве. В зоне временного затопления подходного канала (непосредственно, в местах отбора проб) грунты песчаные, различного гранулометрического состава.

На всем протяжении устьевой области ширина обсыхающих участков не одинакова и напрямую зависит от уровня режима водохранилища и крутизны берегов. Практически на всех станциях, кроме ст. 3, непосредственный отбор проб грунта проводился на пологих, с незначительным уклоном в сторону уреза воды, участках. Несмотря на пологость мест непосредственного отбора проб, берега в районе станций 5 и 8А были обрывистыми, а пологий участок примыкал к ним со стороны уреза, освобождаясь от воды только при значительном падении уровня водохранилища. Станции 7 и 8 располагались на пологих участках берега; первая — в месте бывшего слияния рек Ильдь и Сутка, а вторая — на песчаном острове. На этих станциях были наиболее заметны колебания уровня Рыбинского водохранилища. На ст. 3 отбор проводили на участке, характеризующимся большим уклоном берега.

Ширина ЗВЗ канала, так же, как и в устьевой области, зависит от уровня режима водохранилища и крутизны берегов. Однако в силу техногенного происхождения канала, ширина его ЗВЗ более однородна, поскольку крутизна берегов на всем протяжении канала, практически, одинакова. В зоне свободного течения ширину ЗВЗ определяет гидрологический режим р. Ильдь.

Отбор проб грунта проводили пластиковым цилиндрическим почвенным буром диаметром 4.8 см (Baldwin, Derico, 1999), по трансектам от уреза воды к коренному берегу, с шагом 1.5–2.0 м в зависимости от ширины обсыхающего участка. Для анализа таксономического состава банка семян отбирали керны грунта глубиной 10 см. На станциях 1 и 2, в силу обилия включений (галька, гравий) в грунте, не позволяющих отобрать глубокий керн, было собрано лишь несколько поверхностных проб.

После отбора пробы грунта высушивали до воздушно-сухого состояния. Отделение семян от грунта производили ме-

тодом просеивания на комплекте сит с диаметром ячеек от 10 до 0.2 мм (Воронов, 1963; Guardia et al., 2000). Глинистые образцы промывались через мельничный газ, установленный на наиболее тонком сите. Определение семян до максимально возможного таксона проводили по ряду определителей (Доброхотов, 1961; Золотницкая, Авакян, 1950; Флора СССР, 1935, 1936, 1936, 1959) и коллекции. Для анализа сходства флористического состава банков семян был использован один из часто употребляемых в фитоценологической практике показателей (Папченко, 2001; Bossuyt, Honnay, 2008) — коэффициент Жаккара [Jaccard] (Kj) (Кокин, 1982; Миркин, Розенберг, 1983). В ходе исследования жизнеспособность семян не определялась, поэтому часть семян видов, представленных в банке, могла оказаться не жизнеспособной.

В ходе анализа проб грунта из устьевой области, было выявлено около тысячи семян, относящихся к 36 видам цветковых растений, включая 3 группы, чью видовую принадлежность, из-за отсутствия четких морфологических признаков, не удалось установить (табл. 6.3.1).

Таблица 6.3.1. Распределение видов в банке семян (в баллах*) исследованной акватории

Таксоны	I	IIa	IIб	IIв			IIIa
	1, 2	3	5	7	8	8A	канал**
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.			+	4	+	+	+
<i>Batrachium</i> sp.				1			
<i>Betula pendula</i> Roth	+	1	+	3	3	1	4
<i>Bidens frondosa</i> L.						+	
<i>B. radiata</i> Thuill.		+					
<i>Butomus umbellatus</i> L.			+				+
<i>Carex acuta</i> L.				+	1		+
<i>C. hirta</i> L.							+
<i>Chenopodium album</i> L. s. lat.	+	+	+	+	+	+	1
<i>Ch. rubrum</i> L.		1	3	5	1	+	
<i>Cirsium setosum</i> (Willd.) Besser							+
<i>Echinochloa crusgalli</i> (L.) P. Beauv.				+			
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. & Schult.			+	4	1		1
<i>E. palustris</i> (L.) Roem. & Schult.				3	+	+	+

Таблица 6.3.1. (продолжение)

Таксоны	I	IIa	IIб	IIв			IIIa
	1, 2	3	5	7	8	8A	канал**
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	+						
<i>Helianthus</i> sp.							+
<i>Juncus</i> sp.				5			+
<i>Myosoton aquaticum</i> (L.) Moench						1	
<i>Nymphaea</i> × <i>borealis</i> E.G. Camus				+		+	
<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir			+	3			
<i>Xanthoxalis stricta</i> (L.) Small						+	
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) Gray				4	+	+	
<i>P. hydropiper</i> (L.) Spach							+
<i>P. lapathifolia</i> (L.) Gray s. lat.	+			3	+	+	+
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert	+	1	+	+	1	+	+
<i>Poa palustris</i> L.							+
<i>Potamogeton pectinatus</i> L.				1		1	
<i>P. perfoliatus</i> L.			+	3	+	2	+
<i>Potentilla norvegica</i> L.			+	3	+		
<i>Ranunculus sceleratus</i> L.				+			
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Besser							+
<i>R. palustris</i> (L.) Besser				1		+	
<i>Rubus</i> sp.		+			+		
<i>Rumex maritimus</i> L.			+	3		*	+
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.			+	2			
<i>Scirpus lacustris</i> L.			1	3		1	
<i>S. sylvaticus</i> L.	+	+					
<i>Sium latifolium</i> L.				+			
<i>Taraxacum</i> sp.			+		+		+
<i>Typha</i> sp.		+					
<i>Urtica dioica</i> L.	+						+
Sp1				+			
Sp2				+			
Sp3						+	
Всего видов 44	7	8	14	26	14	18	20

Примечание. * — 0–5 семян; 1 — 6–15; 2 — 16–25; 3 — 26–40; 4 — 41–66; 5 — 67–80; 6 — от 80 и выше; ** указаны средние показатели для 12-ти трансект.

Идентифицированные семена, содержащиеся в банке, относились к 28 родам, 18 семействам и 2 классам. Однодольных — 14 видов из 11 родов и 7 семейств, двудольных — 18 видов из 17 родов и 11 семейств.

На всем протяжении устьевой области количество таксонов распределялось не равномерно. Наибольшее количество было

зафиксировано в переходной зоне приемника, в пределах которой располагались станции с наибольшим таксономическим разнообразием: ст. 7 и 8А (табл. 6.3.1). Таксономическое разнообразие банка семян остальных зон устьевой области было заметно ниже: во фронтальной зоне оно составило 14 видов, а в переходной зоне притока — 8 видов.

Таксономическое разнообразие банка семян зоны свободного течения реки было количественно равно непосредственно примыкающей к ней переходной зоне притока: 7 видов из 7 родов, 7 семейств и 2 классов. В банке семян подходного канала было отмечено 20 видов (включая семена, определенные до максимально возможного таксона) относящихся к 11 семействам, 16 родам и 2 классам, что близко к переходной зоне приемника. Однако в обоих случаях не наблюдалось полного соответствия таксономического состава пограничных территорий устьевой области и используемых для сравнения участков.

Семена, выявленные в ходе анализа проб грунта, взятых в устьевой области притока, по количеству станций, на которых они были встречены, можно подразделить на группы. К повсеместным — отмеченным на всех станциях — относились *Potamogeton perfoliatus*, *Betula pendula*, *Chenopodium album* и *Phalaroides arundinacea*. Виды, встречающиеся только на одной станции устьевой области, были распределены неравномерно: в переходной зоне приемника на ст. 7 — 6 видов: *Batrachium* sp., *Juncus* sp., *Ranunculus sceleratus*, *Sium latifolium*, Sp1 и Sp2; на ст. 8А — 4 вида: *Echinochloa crusgalli*, *Myosoton aquaticum*, *Xanthoxalis stricta* и Sp3; во фронтальной зоне обнаружены семена одного вида — *Butomus umbellatus* L., в переходной зоне притока — семена двух видов: *Bidens radiata*, *Scirpus sylvaticus* и *Typha* sp.

Из семи видов, отмеченных в речных условиях, три относились к повсеместным для устьевой области видам. Два, из четырех оставшихся видов, встречались в пределах устьевой области: *Persicaria lapathifolia* — на трех станциях, *Scirpus sylvaticus* — на одной. Оставшиеся два вида — *Filipendula ulmaria* и *Urtica dioica* — отмечались только в реке.

Подходный канал представляет собой залив водохранилища и не связан напрямую с р. Ильдь. Однако в банках семян устьевой области и подходного канала обнаружено тринадцать общих ви-

дов. Среди них были отмечены виды с разной частотой встречаемости на станциях в устьевой области: четыре вида в ее пределах встречались только в переходной зоне приемника, один вид — только во фронтальной зоне, восемь — в нескольких зонах. Уровень таксономического сходства банков семян между зонами устьевой области и между отдельными станциями можно охарактеризовать как низкий: от 11 до 36% для зон в целом, и от 14 до 41% для отдельных станций (табл. 6.3.2).

Таблица 6.3.2. Индекс флористического сходства (%) банков семян зон и станций устьевой области р. Ильдь

Зона	Станция	Па	Пб	Пв		
		3	5	7	8	8А
Па	3					
Пб	5	18				
	7	14	41			
Пв	8	25	37	41		
	8А	14	30	40	36	

В пределах устьевой области наибольший уровень сходства банков семян был отмечен между переходной зоной приемника и фронтальной зоной — 36%, минимальный — между переходными зонами приемника и притока — 11%, между фронтальной и переходной зоной притока уровень сходства составил 18%. Между станциями наблюдалась схожая картина. Наименьшим уровнем сходства банка семян отличалась ст. 3, в то время как максимальный уровень сходства (41%) был зафиксирован между находящимися в переходной зоне приемника и фронтальной зоне станциями 7 и 5, и находящимися в переходной зоне приемника станциями 7 и 8. В целом, между станциями, расположенными в переходной зоне приемника, уровень сходства банков семян колебался от 36 до 41%.

Анализ флористического сходства банка семян устьевой области с таковыми зоны свободного течения реки и подходным каналом показал результаты, сопоставимые с уровнем сходства между станциями устьевой области (табл. 6.3.3). Низкое сходство банков семян зоны свободного течения реки с остальными участками объясняется незначительным видовым богатством семян на

исследованных станциях в пределах реки, что сильно влияет на коэффициент Жаккара. В целом уровень сходства банков семян устьевой области и зоны свободного течения реки составил 13%, однако между контактирующими ст. 3 и зоной свободного течения, сходство достигало 50% (табл. 6.3.3).

Таблица 6.3.3. Уровень таксономического сходства банков семян между устьевой областью, зоной свободного течения р. Ильдь и каналом

Зона	Станция	Зона свободного течения		Канал	
		Kj (%)	Совпадения*	Kj (%)	Совпадения*
	II	13	5	30	13
IIa	3	50	5	12	3
IIб	5	17	3	31	8
	7	14	4	28	10
IIв	8	24	4	36	9
	8A	25	5	27	8

*Совпадения — количество общих для двух выборок видов.

Уровень флористического сходства банков семян канала и устьевой области составил 30%. Максимальное сходство — 36% — было зафиксировано между каналом и ст. 8, расположенной в нижнем участке переходной зоны приемника, минимальное — со ст. 3. Для остальных участков уровень сходства варьировал в пределах от 27 до 31%.

Всего в пробах грунта из ЗВЗ устьевой области было обнаружено порядка тысячи семян. Для анализа количественных характеристик был произведен пересчет абсолютных значений на количество проб грунта с данной станции, с округлением до целых величин. Минимальное количество семян на пробу было зафиксировано на ст. 3 (переходная зона притока) — 9 семян на пробу, максимальное — на ст. 7 (переходная зона приемника) — 75 семян на пробу. На остальных станциях переходной зоны приемника (8 и 8A) зафиксировано 11 и 16 семян на пробу соответственно, а во фронтальной зоне — 15 семян на пробу.

В пределах устьевой области основу банка семян составляли четыре вида: *Chenopodium rubrum* — 142 шт. (15.2%), *Betula pendula* — 102 (10.9%), *Potamogeton perfoliatus* — 72 (7.7%) и *Juncus* sp. — 70 (7.5%). Остальные виды были представлены менее чем

50 семенами. Из них у шести видов (*Alisma plantago-aquatica*, *Eleocharis acicularis*, *E. palustris*, *Persicaria amphibian*, *P. lapathifolia* *scirpus lacustris*) количество семян находилось в интервале 40–66 шт., у пяти (*Chenopodium album*, *Oenanta aquatica*, *Potentilla norvegica*, *Rumex maritimus*, *Sagittaria sagitifolia*) — 26–40, у двух (*Phalaroides arundinacea*, *Potamogeton pectinatus*) — 16–25, у четырех (*Batrachium* sp., *Carex acuta*, *Rorippa palustris*, *Myosoton aquaticum*) — 6–15, остальные 15 видов были представлены менее чем пятью семенами.

В зоне свободного течения все виды были представлены единичными семенами. В банке семян подходного канала количество семян на пробу сильно варьировало: от нескольких штук до нескольких десятков штук, в нескольких пробах превышая величину 100 семян на пробу. Основу банка семян подходного канала составляла *Betula pendula* (70%).

Все таксоны семян, выявленные в ходе анализа проб грунта ЗВЗ в пределах устьевой области, согласно классификации В.Г. Папченко (2001) были сгруппированы в экотипы. Их экологическую принадлежность, определенную рангом выше вида, устанавливали по экотипу наиболее вероятного вида. Семена, определенные как “Sp” виды, при анализе не учитывались.

Общий спектр экотипов устьевой области выглядел следующим образом: гидрофиты, гелофиты и гигрогелофиты — по 5 видов (по 15.2%), гидрофиты и гигромезо- и мезофиты — по 9 видов (27.3%) (рис. 6.3.1). На всех станциях устьевой области преобладала группа семян экотипов “заходящие в воду береговые (околоводные) растения” (рис. 6.3.2). Минимальная доля этой группы экотипов — 50% — отмечена на станциях 5 и 7, на остальных участках она составляла от 55 до 85%. При этом, соотношение входящих в нее экотипов варьировало. Так, на станциях 3, 5 и 8 преобладают гигромезо- и мезофиты, на ст. 7 — гидрофиты, а на ст. 8А наблюдается равенство между этими экотипами.

Группа экотипов “прибрежно-водные растения” в пределах устьевой области на разных станциях занимала от 14 до 43% (рис. 6.3.2). Наименьшую долю она имела на станциях 3 и 8А, наибольшую — на ст. 5. На оставшихся участках ее доля составляла около 30%. Доли отдельных экотипов, составляющих

группу экотипов “прибрежно-водные растения”, также варьировали: на станциях 3, 5 и 8А преобладали гелофиты, а на станциях 7 и 8 — гигрогелофиты.

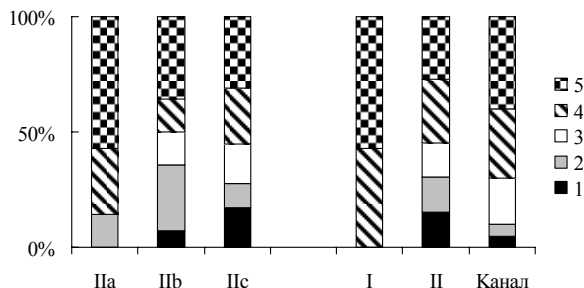


Рис. 6.3.1. Спектр экотипов семян в устьевой области и в ее отдельных зонах, в зоне свободного течения реки и в подходном канале. 1 — гидрофиты, 2 — гелофиты, 3 — гигрогелофиты, 4 — гигрофиты, 5 — гигромезо- и мезофиты. II — устьевая область, Пa — переходная зона притока, Пb — фронтальная зона, Пc — переходная зона приемника, Канал — подходной канал (Тихонов и др., 2014).

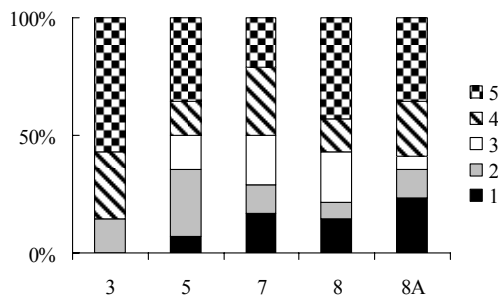


Рис. 6.3.2. Спектр экотипов станций в пределах устьевой области: 3–8А — станции. Обозначения как на рис. 6.4.

“Настоящие водные растения”, включающие в себя только один экотип — гидрофиты — не были представлены на ст. 3. На остальных участках они занимали от 7 (ст. 5) до 23% (ст. 8А) (рис. 6.3.2). Спектры экотипов зоны свободного течения и подходного канала сильно различались между собой. В зоне свободного течения реки он представлен только одной группой — “заходя-

щие в воду береговые (околоводные) растения” — и наиболее близок к спектру переходной зоны притока (рис. 6.3.1).

Спектр экотипов банка семян подходного канала значительно богаче такового в зоне свободного течения реки (рис. 6.3.1) — в нем представлены все 5 экотипов. Однако доля семян “настоящих водных растений” здесь минимальна, а “заходящих в воду береговых (околоводных) растений” — максимальна.

В целом, полученные данные показали, что банк семян ЗВЗ устьевой области притока существенно отличался от такового ЗВЗ зоны свободного течения и, в некоторой степени, был схож с ЗВЗ подходного канала. Это можно объяснить сочетанием действующих на исследованные участки факторов. Так, в пределах переходной зоны притока и зоны свободного течения, наиболее сильно выражено воздействие реки, в то время как в переходной зоне приемника и подходном канале наиболее выражено воздействие водохранилища.

Низкие таксономическое разнообразие и количественные характеристики банка семян отмечены в зоне свободного течения реки. Очевидно, ведущую роль в этом играет течение воды, смыывающее с каменистого грунта семена.

По продольному профилю устьевой области отмечена тенденция к увеличению таксономического разнообразия и обсемененности грунта. Минимальные таксономическое разнообразие и количественные характеристики банка семян отмечены в переходной зоне притока, что связано с морфометрическими особенностями побережья и нестабильностью гидрологического режима. В частности, на крутом берегу семена хуже задерживаются и легко смываются в периоды увеличения расходов воды в реке и снижения уровня воды в водохранилище, когда на данном участке формируются “речные” условия.

Далее в пределах устьевой области происходит замедление течения, приводящее к осаждению переносимого водой осадочного материала и семян. Наиболее ярко это проявляется в верхней части переходной зоны приемника (ст. 7), где были зафиксированы максимальные таксономическое разнообразие и обсемененность грунта.

В банках семян всех исследованных участков в разной степени доминируют “заходящие в воду (береговые) растения”, к которым относятся два наиболее распространенных вида — *Betula pendula* и *Chenopodium rubrum*. Оба вида типичны для Ярославской области, а также относятся к *R*-стратегам, продуцирующим и выбрасывающим огромное количество семян. Согласно данным В.Н. Доброхотова (1961), одно растение мари красной может продуцировать до трех и более тысяч семян. Обсыхающее мелководье — ее типичное местообитание (Лисицына и др., 2009), всхожесть семян в таких условиях должна быть высокой. Всхожесть семян *Betula pendula* в природе не высока (Проект Темпус IB_JEP-26038-2005), вымокание, после пребывания в воде или переувлажненном грунте, негативно сказывается на их всхожести.

Основной источник семян *Chenopodium rubrum* и *Juncus* sp. — растения, произрастающие на обнажающихся в результате сработки уровня участках, чьи семена переносятся, главным образом, водой. В то время как источники анемохорных семян березы могут быть удалены от ЗВЗ и произрастать на коренном берегу.

Заключение

Полученная выборка банка семян ЗВЗ устьевой области включала порядка тысячи семян, 36 видов цветковых растений, относящихся к 28 родам, 18 семействам и 2 классам. К однодольным принадлежало 14 видов из 11 родов и 7 семейств, к двудольным — 18 видов из 17 родов и 11 семейств. Банк семян, зоны свободного течения включал семена 7 видов из 7 родов, 7 семейств и 2 классов, залива водохранилища — семена 20 видов из 16 родов, 11 семейств и 2 классов.

Количество таксонов по станциям и зонам устьевой области распределялось неравномерно. Максимальное разнообразие было зафиксировано в переходной зоне приемника, минимальное — в переходной зоне притока. Количество видов в зоне свободного течения и канале было близко к количественным показателям переходных зон устьевой области.

Количественные характеристики банка семян в устьевой области распределились аналогично таксономическому разнообразию: наиболее обильные банки семян обнаружены в переходной зоне приемника, наименее — в переходной зоне притока. Банк семян зоны свободного течения содержал существенно меньше семян, чем станции в пределах устьевой области.

В банке семян устьевой области (в целом) представлены семена видов, относящихся ко всем 5 экотипам. Гидрофиты, гелофиты и гигрогелофиты по 5 видов (15.2%), гигрофиты и гигромезо- и мезофиты — по 9 видов (27.3%). Доминирующей группой экотипов были заходящие в воду (береговые) растения (54.5%). Однако доли экотипов в спектрах отдельных зон и станций отличаются от общего показателя. Спектр зоны свободного течения, в значительной степени схож со спектром переходной зоны притока. В переходной зоне притока и зоне свободного течения реки спектры экотипов не полные, и представлены тремя и двумя экотипами соответственно. На обоих профилях доминируют заходящие в воду (береговые) растения, однако в спектре переходной зоны притока кроме заходящих в воду (береговых) растений присутствуют гелофиты.

В спектре экотипов подходного канала, так же, как и в спектрах фронтальной зоны и переходной зоны приемника устьевой области реки присутствуют все пять экотипов, однако он незначительно отличается их соотношением. Группа экотипов “заходящие в воду (береговые) растения”, доминирующая во всех спектрах, в спектре канала занимает 70% против 50–55% в спектрах фронтальной зоны и переходной зоны приемника. Прибрежно-водные растения в спектрах канала, фронтальной зоны и переходной зоны приемника занимали 25, 27, и 42% соответственно. Гидрофиты в спектре канала занимали 5% против 7–17% в спектрах фронтальной зоны и переходной зоны приемника. Однако эти различия укладываются в колебания спектра экотипов для отдельных станций.

Уровни сходства банка семян устьевой области с таковыми зоны свободного течения и подходном канале составили 13 и 30% соответственно. Это свидетельствует о специфичности условий их формирования в каждой из исследованных зон. При этом максимальные уровни сходства были зафиксированы меж-

ду граничащими участками и станциями: зоной свободного течения реки и переходной зоной притока (ст. 3) — 50%; между подходным каналом и нижним участком переходной зоны приемника (ст. 8) — 36%.

Глава 7. ВИДОВОЙ СОСТАВ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ ГИДРОБИОНТОВ В УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЯХ ПРИТОКОВ

7.1. ФИТОПЛАНКТОН*

Водоросли планктона в малых реках, как правило, не достигают значительного обилия (Гончаров, 1994; Гончаров, Ревкова, 2001; Комулайнен, 2004; Минеева, 2007 б). Вместе с тем, на примере Чебоксарского водохранилища, показано, что в зонах подпора вод притоков формируются планктонные альгоценозы с высоким обилием и флористическим богатством (Охапкин, Юлова, 1993). Отмечено, что устьевые участки притоков крупных равнинных водохранилищ служат примером систем с экотонным эффектом, переходом от речной динамичной экосистемы с преобладанием транзитного перемещения компонентов к экосистемам озерного типа с господством замкнутых круговоротов из автохтонных составляющих. В устье притока возрастает размах колебаний численности и биомассы, снижается эквивалентность формирующихся сообществ. В условиях нестабильности среды проявляются признаки *R*-стратегии, осуществляемой быстро размножающимися видами, что выражается в тенденции к снижению средних размеров клеток в популяции первичных продуцентов.

Материал собран на стандартных станциях устьевой области р. Ильд и граничащих водных объектов (рис. 3.1) в мае–октябре 2009–2010 гг. Интегральные пробы собирали на медиали: на мелководных участках ведром, на глубоководных — планктобатомерами объемом 4 и 5 л в столбе воды от поверхности до дна. Камеральную обработку проб проводили по стандартной методике (Методика изучения ..., 1975).

Таксономический состав фитопланктона. Всего за период исследования в фитопланктоне исследованной акватории обнаружено 270 таксонов рангом ниже рода из 8 отделов, 20 по-

* Е. Г. Сахарова, Л. Г. Корнева

рядков и 204 родов (табл. 7.1.1). Из них 39 было идентифицировано только до рода, а 26 составили внутривидовые таксоны (разновидности и формы). Наибольшим таксономическим разнообразием (числом таксонов рангом ниже рода) отличались зеленые (134), диатомовые (39), эвгленовые (35) и синезеленые (28) водоросли. В сумме водоросли этих групп составили 87% от общего таксономического богатства фитопланктона. Из зеленых наиболее разнообразен порядок *Chlorococcales* (75%), таксономически наиболее насыщен род *Scenedesmus* (27%).

Таблица 7.1.1. Структура таксономического состава фитопланктона исследованных участков

Отдел	Порядок	Род	Вид	Внутри- видовые таксоны	Идентифи- цированные до рода	Общее число таксонов рангом ниже рода
Cyanophyta	3	12	22	3	3	28
Chrysophyta	2	5	8	2	4	14
Bacillariophyta	5	25	20	1	18	39
Xanthophyta	1	4	7	0	0	7
Cryptophyta	1	3	5	0	1	6
Dinophyta	1	4	4	0	3	7
Chlorophyta	6	45	118	8	8	134
Euglenophyta	1	6	21	12	2	35
ВСЕГО:	20	104	205	26	39	270

В целом за 2009–2010 гг. наибольшим богатством альгофлоры отличалась устьевая область притока, в частности, переходная зона приемника (табл. 7.1.2). Значительно меньшее таксономическое богатство было отмечено в водохранилище и в зоне свободного течения реки. Максимальное количество внутривидовых таксонов синезеленых водорослей обнаружено в устьевой области притока, которая также характеризовалась максимальным числом таксонов представителей золотистых, зеленых и эвгленовых.

В 2010 г., когда наблюдалось аномально жаркое лето, фитопланктон исследованных участков отличался большим таксономическим богатством водорослей, по сравнению с 2009 г. (рис. 7.1.1), когда метеорологические условия соответствовали их среднегодовым значениям. Под влиянием повышенных

температуры воды увеличивалось флористическое богатство отделов синезеленых, диатомовых, зеленых и эвгленовых водорослей. Однако независимо от погодных условий, фронтальная зона и переходная зона приемника устьевой области характеризовались наибольшим таксономическим разнообразием фитопланктона.

Таблица 7.1.2. Число таксонов рангом ниже рода в различных зонах устьевой области р. Ильдь и прилегающих к ним участков

Отделы водорослей	Зона			
	I	Пб	Пв	III
Cyanophyta	11	22	22	13
Chrysophyta	6	9	13	7
Bacillariophyta	32	33	32	23
Xanthophyta	2	3	6	1
Cryptophyta	6	6	6	5
Dinophyta	3	5	4	5
Chlorophyta	55	71	99	73
Euglenophyta	17	15	26	9
ВСЕГО:	132	164	208	136

Примечание. Здесь и далее: I — зона свободного течения притока; Пб — фронтальная зона; Пв — переходная зона приемника; III — водохранилище.

Количественные показатели и сезонная динамика фитопланктона. Средняя за вегетационный период биомасса фитопланктона на участке свободного течения р. Ильдь в 2009 г. достигала 1.03 ± 0.26 мг/л, в 2010 г. — 2.21 ± 0.75 мг/л (рис. 7.1.2). В структуре сообществ в оба года исследований преобладали диатомовые и золотистые водоросли. В 2009 г. их доля в среднем составила 48 и 25%, а в 2010 г. — 33 и 41% соответственно.

Для сезонной динамики биомассы фитопланктона нижнего течения р. Ильдь в 2009 г. было характерно наличие поздневе-сеннего пика развития (рис. 7.1.3) за счет преобладания диатомей (*Ulnaria ulna* (Nitzsch) P. Compère, *Melosira varians* Ag., *Navicula* sp. sp.) (рис. 7.1.4).



Рис. 7.1.1. Таксономический состав фитопланктона в разных зонах устьевой области р. Ильдь и прилегающих к ним участков. Обозначения: 1 — Cyanophyta, 2 — Chrysophyta, 3 — Bacillariophyta, 4 — Xanthophyta, 5 — Cryptophyta, 6 — Dinophyta, 7 — Chlorophyta, 8 — Euglenophyta.

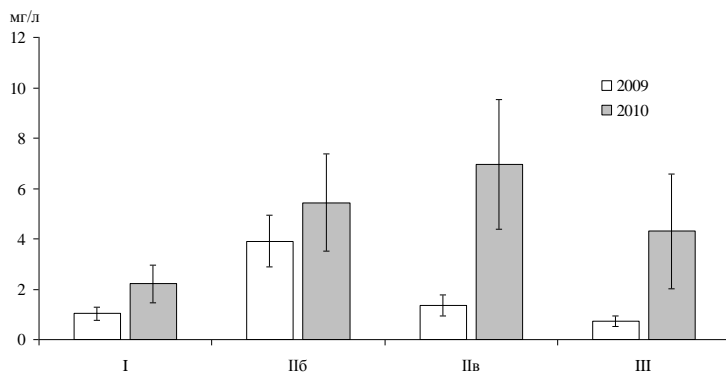


Рис. 7.1.2. Средняя ($M \pm m$) за вегетационный период биомасса фитопланктона в разных зонах устьевой области р. Ильдь и прилегающих к ним участков.

Летом и в сентябре наблюдался спад в развитии планктонных водорослей. Значительный подъем биомассы был отмечен в начале октября. В это время активно развивалось монодоминантное сообщество золотистых водорослей *Synura* sp. В 2010 г.

максимума в развитии фитопланктона в мае здесь отмечено не было (рис. 7.1.5). Первый пик был зафиксирован в июле, в период активной вегетации динофлагеллят, второй — в конце августа, когда доминировали зеленые водоросли из рода *Mougeotia*, а также диатомовые — *Melosira varians*, *Navicula* sp. sp., *Epithemia* sp. (рис. 7.1.4).

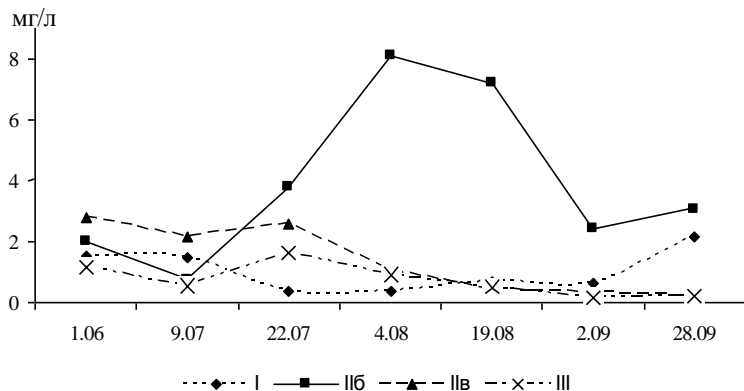


Рис. 7.1.3. Сезонная динамика биомассы фитопланктона устьевой области р. Ильдь и прилегающих к ней участков в 2009 г.

Средняя за вегетационный период численность фитопланктона в зоне свободного течения реки изменялась от 1039 ± 260 тыс. кл./л в 2009 г. до 2788 ± 1103 тыс. кл./л в 2010 г. (рис. 7.1.6). В структуре сообществ в 2009 г. преобладали диатомовые водоросли, составлявшие 41% от общей численности фитопланктона, при существенном развитии криптофитовых (19%), зеленых (17%) и золотистых (16%). В 2010 г. по численности доминировали золотистые (58%), при значительном участии диатомовых водорослей (19%).

В сезонной динамике численности водорослей зоны свободного течения реки в 2009 г. отмечено два пика (рис. 7.1.7): в конце мая, когда преобладали диатомеи (рис. 7.1.8) за счет *Stephanodiscus hantzschii* Grun., *Navicula* sp. sp., *Nitzschia* sp., и в начале октября, отличавшемся доминированием *Synura* sp. В 2010 г. наибольшие величины численности фитопланктона бы-

ли зафиксировано осенью (рис. 7.1.9), также при активной вегетации синуровых водорослей.

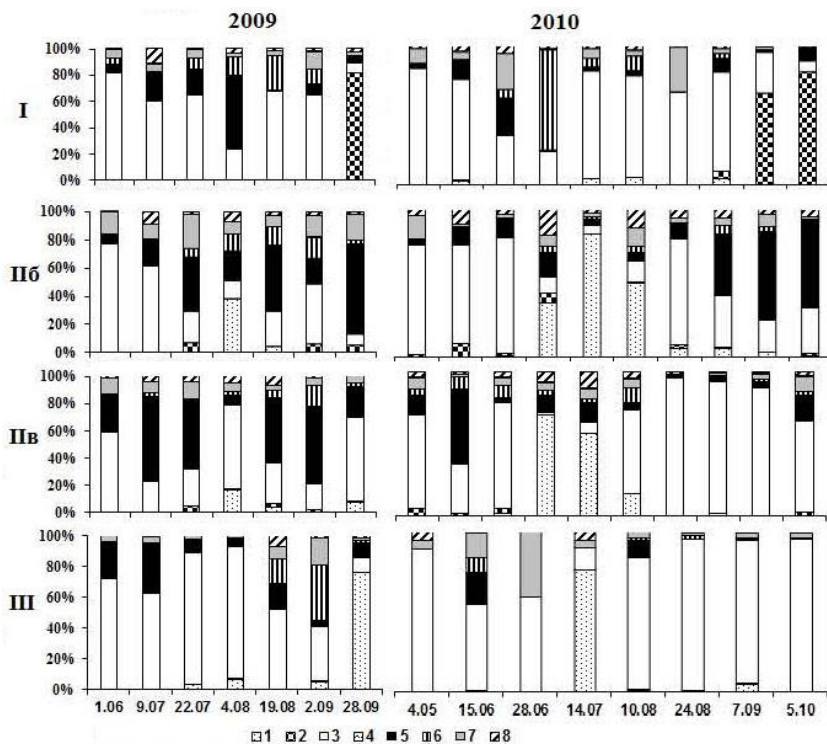


Рис. 7.1.4. Сезонная динамика относительной биомассы фитопланктона р. Ильдь (I), фронтальной зоны (IIб) и переходной зоны приемника (IIв) ее устьевой области и глубоководного участка водохранилища (III) в 2009–2010 гг. Условные обозначения те же, что на рис. 7.1.1.

Во фронтальной зоне устьевой области р. Ильдь средняя за вегетационный период биомасса фитопланктона в 2009 г. составляла 3.90 ± 1.03 мг/л, в 2010 г. — 5.44 ± 1.93 мг/л (рис. 7.1.2). Структуру альгоценозов определяли криптофитовые, диатомовые и синезеленые водоросли, составившие соответственно 34, 26 и 13% в первый год наблюдений и 15, 39 и 32% — во второй.

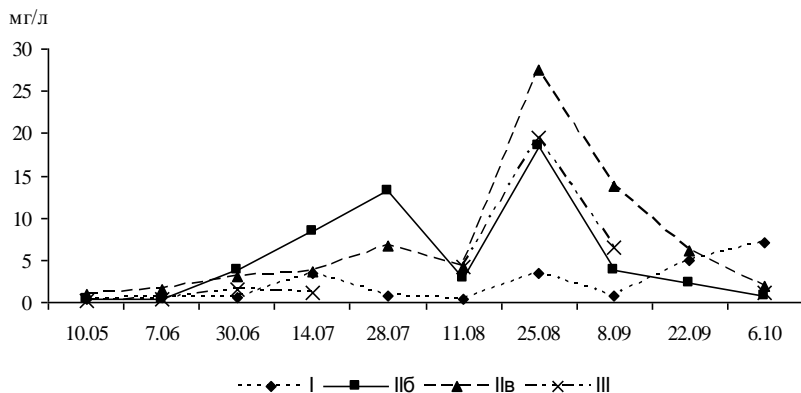


Рис. 7.1.5. Сезонная динамика биомассы фитопланктона устьевой области р. Ильдь и прилегающих к ней участков в 2010 г.

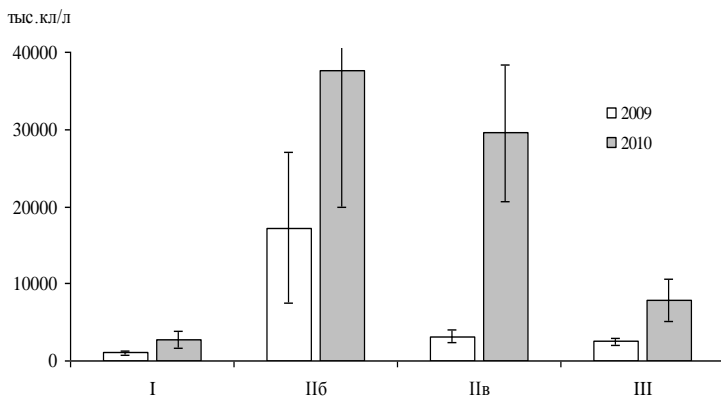


Рис. 7.1.6. Средняя за вегетационный период численность фитопланктона в разных зонах устьевой области р. Ильдь и прилегающих к ним участков.

Наибольшие значения биомассы во фронтальной зоне в 2009 г. были отмечены в августе (рис. 7.1.3), ее основу составляли криптофитовые и синезеленые (рис. 7.1.4) за счет доминирования *Cryptomonas marssonii* Skuja, *Anabaena* sp. и *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs. В 2010 г. максимальные

биомассы фитопланктона также регистрировались летом. Было зафиксировано два пика (рис. 7.1.5): первый пик формировался в конце июля за счет активного развития синезеленых *Aphanizomenon flos-aquae* и *Anabaena* sp., второй — в августе в связи с массовой вегетацией диатомовых водорослей *Aulacoseira ambigua* (Grunow) Simonsen и *A. granulata* (Ehr.) Sim. (рис. 7.1.4).

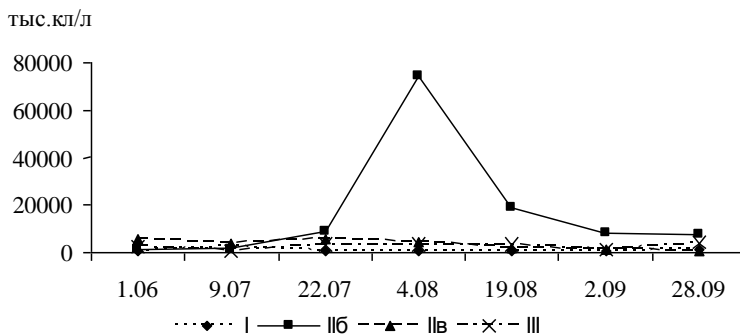


Рис. 7.1.7. Сезонная динамика численности фитопланктона устьевой области р. Ильдь и прилегающих к ней участков в 2009 г.

Величины средней численности фитопланктона во фронтальной зоне устьевой области в оба года исследований были наибольшими относительно значений в других изученных зонах — 17238 ± 9738 тыс. кл./л в 2009 г. и 37549 ± 17582 тыс. кл./л в 2010 г. (рис. 7.1.6). В основном структуру сообществ численно определяли синезеленые водоросли (81 и 61% в 2009 и 2010 гг. соответственно).

В сезонной динамике наибольшая общая численность фитопланктона наблюдалась в конце июля — начале августа (рис. 7.1.7, 7.1.9). Основными доминантами были синезеленые водоросли (рис. 7.1.8) за счет массового развития *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena scheremetievi* Elenk., *Aphanocapsa incerta* (Lemm.) Cronb. et Kom., *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz.

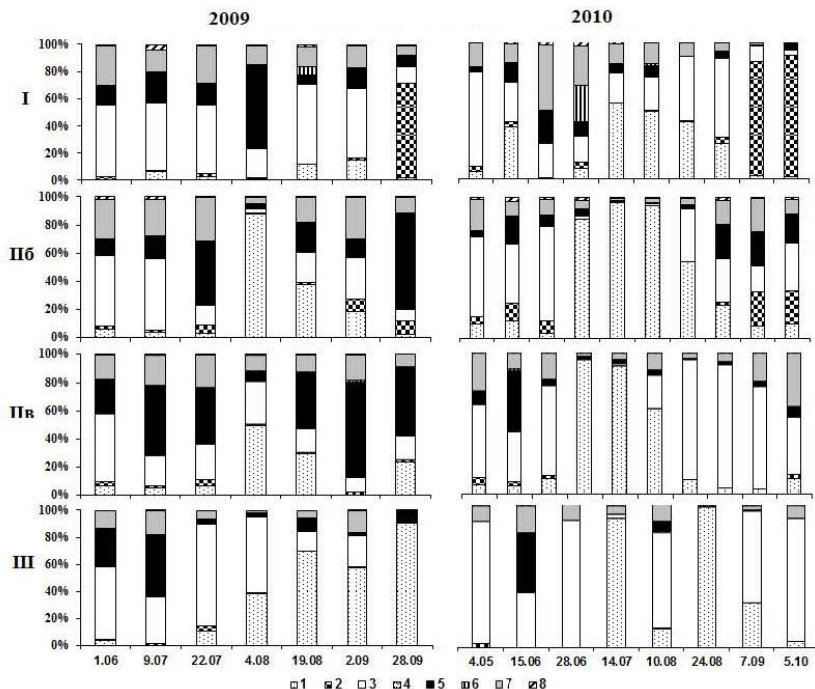


Рис. 7.1.8. Сезонная динамика относительной численности фитопланктона р. Ильдь (I), фронтальной зоны (IIб) и переходной зоны приемника (IIв) ее устьевой области и глубоководного участка водохранилища (III) в 2009–2010 гг. Условные обозначения те же, что на рис. 7.1.1.

В переходной зоне приемника устьевой области средняя за вегетационный период биомасса фитопланктона составила 1.36 ± 0.42 мг/л в 2009 г. и 6.96 ± 2.57 мг/л в 2010 г. (рис. 7.1.2). В первый год исследований по вкладу в суммарную биомассу преобладали криптофитовые (41%) и диатомовые (39%) водоросли, во второй — диатомовые (74%) и синезеленые (11%).

Для сезонной динамики биомассы водорослей переходной зоны приемника устьевой области в 2009 г. было характерно два пика: поздневесенний и летний (рис. 7.1.3). В середине мая максимум биомассы формировался за счет диатомовых и криптофитовых водорослей (рис. 7.1.4) при доминировании *Stephanodiscus hantzschii*, *Ulnaria ulna* и *Cryptomonas curvata* Ehr. В конце весны и в середине июля доминировали криптомо-

нады *Cryptomonas curvata* и *C. marssonii*. В 2010 г. наибольшая биомасса водорослей наблюдалась в конце августа (рис. 7.1.5), когда активно развивались диатомовые (рис. 7.1.4) за счет *Aulacoseira ambigua* и *A. granulata*.

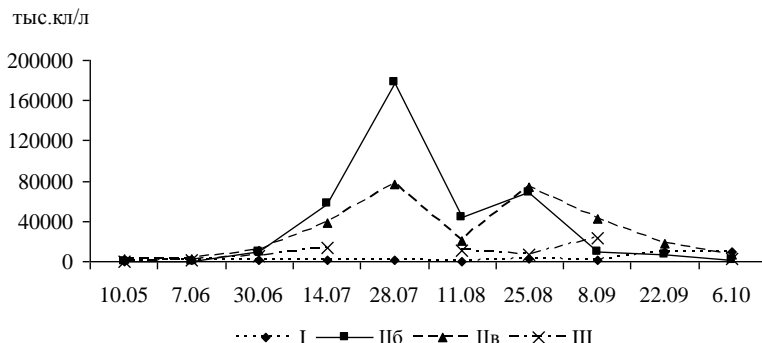


Рис. 7.1.9. Сезонная динамика численности фитопланктона устьевой области р. Ильдь и прилегающих к ней участков в 2010 г.

Средняя численность фитопланктона в переходной зоне приемника устьевой области была меньше, чем во фронтальной зоне — 3163 ± 773 тыс. кл./л в 2009 г. и 29505 ± 8825 тыс. кл./л в 2010 г. (рис. 7.1.6). В первый год наблюдений преобладали криптофитовые (32%) и диатомовые (30%), во второй — диатомовые (45%) и синезеленые (54%) водоросли.

В 2009 г. в сезонной динамике численности было отмечено два пика (рис. 7.1.7): в середине мая при доминировании диатомей и криптононад за счет *Stephanodiscus hantzschii* и *Chroomonas acuta* Uterm., и в июле, когда лидирующие позиции заняли криптофитовые водоросли *Chroomonas acuta* и *Cryptomonas marssonii* (рис. 7.1.8). В 2010 г. подъемы численности регистрировались в конце июля (рис. 7.1.9) за счет синезеленых водорослей *Aphanizomenon flos-aquae* и *Anabaena* sp., а также в августе при доминировании *Aulacoseira ambigua*.

В Волжском плесе водохранилища средняя за вегетационный период биомасса фитопланктона была меньше, чем в устьевой области притока: в 2009 г. она составила 0.73 ± 0.20 мг/л, а в 2010 г. — 4.30 ± 2.29 мг/л (рис. 7.1.2). В оба года исследований

по вкладу в суммарную биомассу преобладали диатомовые водоросли (88 и 72% в 2009 и 2010 гг. соответственно).

Сезонная динамика биомассы фитопланктона в водохранилище в оба года изучения практически повторяла таковую в переходной зоне приемника устьевой области (рис. 7.1.3, 7.1.5). Для 2009 г. были характерны максимумы развития фитопланктона в начале и середине лета за счет активной вегетации диатомовых водорослей (рис. 7.1.4): *Stephanodiscus hantzschii* и *Asterionella formosa* Nassal. — в июне и *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieg., *S. invisitatus* Hohn et Hellerman, *Aulacoseira granulata* — в конце июля. В 2010 г. пик биомассы водорослей был сформирован в конце августа за счет *Aulacoseira ambigua* и *A. granulata*.

Значения средней численности фитопланктона в водохранилище составили в 2009 г. 2508 ± 431 тыс. кл./л, в 2010 г. — 7845 ± 2688 тыс. кл./л (рис. 7.1.6). В оба года исследований структуру сообществ определяли диатомовые (36 и 48% соответственно) и синезеленые (45 и 43%) водоросли.

Динамика численности фитопланктона в водохранилище в 2009 г. отличалась незначительными колебаниями, а в 2010 г. для нее было характерно два пика (рис. 7.1.7, 7.1.9). Первый ранневесенний пик был сформирован за счет синезеленых и диатомовых, среди которых доминировали *Aphanizomenon flos-aquae* и *Aulacoseira ambigua*, второй — в середине июля — также за счет синезеленых водорослей при доминировании *Aphanizomenon flos-aquae* и *Anabaena* sp.

Полученные результаты указывают на то, что в устьевой области притока проявляется краевой эффект, о чем свидетельствуют показатели видового богатства, численности и биомассы фитопланктона. В частности, наибольшим богатством альгофлоры отличалась переходная зона приемника устьевой области, а максимальные величины численности и биомассы, как в среднем за вегетационный период, так и в отдельные сезоны, регистрировались во фронтальной зоне.

Хотя для всех изучаемых зон был характерен высокий вклад в общую биомассу криптофитовых водорослей, развивающихся в водах с высоким содержанием органических веществ (Корнева, 1999, 2009), основу биомассы фитопланктона в устьевой области

составляли главным образом криптофитовые и диатомовые водоросли с высоким вкладом синезеленых (в основном во фронтальной зоне); в то же время в водохранилище и в зоне свободного течения реки биомасса фитопланктона была сформирована в основном диатомовыми (исключение наблюдалась осенью, когда в реке был отмечен максимум развития синуровых водорослей, а биомасса открытого участка водохранилища была составлена *Aphanizomenon flos-aquae*).

Влияние аномальной жары летом 2010 г. выразилось в увеличении флористического богатства отделов синезеленых, диатомовых, зеленых и эвгленовых водорослей, повышении численности и биомассы фитопланктона во всех исследованных зонах. В зоне свободного течения реки, как и в предыдущий год наблюдений, максимальные биомассы были зафиксированы осенью, когда доминировали золотистые водоросли. В водохранилище и в устьевой области притока максимальный пик биомассы регистрировался в конце августа за счет диатомовых водорослей. Однако в устьевой области был отмечен еще один пик биомассы — в июле при активной вегетации синезеленых водорослей. Известно, что при повышении уровня трофии водоемов происходит увеличение степени сезонного варьирования биомассы и показателей разнообразия фитопланктона (Корнева, 1992, 1999).

Средневегетационные величины биомассы фитопланктона в устьевой области реки соответствовали более высокому трофическому статусу (согласно классификации С.П. Китаева (2007)), чем таковые на смежных участках. Так, в 2009 г. биомасса фитопланктона фронтальной и переходной зон приемника достигала величин, свойственных мезотрофным водам, а прилегающего участка водохранилища и зоны свободного течения реки — олиготрофным. Аномально высокая температура воды в летний период 2010 г. способствовала переходу зон устьевой области в статус эвтрофных, а граничащих участков — мезотрофных.

7.2. БАКТЕРИОПЛАНКТОН*

Обладая высокой физиологической активностью и способностью быстро реагировать на изменения параметров среды, активно участвуя в минерализации органических веществ и выступая важным пищевым ресурсом для простейших и многоклеточных беспозвоночных, микроорганизмы играют первостепенную роль в структурной организации и функционировании водных экосистем. Интенсивность таких процессов, как размножение микроорганизмов, их выедание, продуцирование и деструкция органического вещества имеют большое значение для самоочищения водотоков и водоемов. Количественные и функциональные показатели бактериопланктона объективно отражают трофический статус разнотипных водных объектов, позволяют оценить их экологическое состояние.

Цель данного раздела — описание уровня развития и сезонной динамики структурно-функциональных характеристик бактериопланктона устьевой области р. Ильдь и участков граничащих водных объектов.

Интегральные пробы бактериопланктона собирали планктонобатометром в вегетационные периоды 2007, 2009–2011 гг. После отбора воду фиксировали глутаральдегидом до конечной концентрации 2%. Гетеротрофных бактерий учитывали методом эпифлюоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома ДАФИ (Porter, Feig, 1980) на ядерных фильтрах с диаметром пор 0.17 мкм. Бактерий измеряли линейным окулярным микрометром, их объемы вычисляли по формулам объемов шара, цилиндра или эллипсоида. Содержание органического углерода в сырой биомассе рассчитывали согласно уравнению, связывающему объем клетки (V , мкм³) и содержание углерода (C , фг C/кл.): $C = 120V^{0.72}$ (Norland, 1993). Удельную скорость роста бактерий (μ , ч⁻¹) оценивали по частоте делящихся клеток (ЧДК, %) по формуле: $\ln \mu = 0.299\text{ЧДК} - 4.961$ (Newell, Christian, 1981). Делящиеся клетки учитывали параллельно с

* А. В. Романенко

определением общего количества бактерий, причем на каждом фильтре подсчитывали ≥ 30 делящихся пар клеток. Продукцию бактерий рассчитывали, как произведение их численности (или биомассы) и удельной скорости роста.

В 2007 г. зона свободного течения реки характеризовалась довольно высокими величинами численности и биомассы гетеротрофного бактериопланктона, в водохранилище их величины были ниже в 1.5 и 2.3 раза (табл. 7.2.1). Максимальные значения фиксировались в устьевой области реки, минимальные — в водохранилище.

Таблица 7.2.1. Средние ($M \pm m$) за вегетационный период численность (N, 10^6 кл./мл) и биомасса (B, мг/м³) бактериопланктона зон устьевой области и граничащих систем*

Показатель	Год	I	II			III
			IIa	IIб	IIв	
N	2007	6.8±2.8	—	8.2±3.0	8.1±3.5	4.4±1.2
	2009	2.8±1.3	—	3.6±0.4	2.4±0.2	2.1±0.4
	2010	5.2±1.9	—	8.9±3.2	8.4±3.9	6.1±2.2
	2011	4.8±3.8	7.4±2.5	9.8±1.2	8.8±1.0	5.1±0.6
B	2007	1048.5±555	—	1102.8±397	1125.5±515	462.6±162
	2009	259.4±102.6	—	345.4±125.6	261.2±78.4	236.7±123.5
	2010	439.2±137.9	—	965.3±731.1	748.9±544.8	484.7±282.0
	2011	416.2±344.8	545.2±459.7	637.2±171.7	545.9±135.9	356.8±125.9

* Здесь и далее: I — зона свободного течения реки, IIa — переходная зона притока устьевой области; IIб — фронтальная зона устьевой области; IIв — переходная зона приемника устьевой области; III — водохранилище.

Сезонная динамика численности и биомассы бактериопланктона в устьевой области и в граничащих с ней водных объектах различались. В зоне свободного течения реки максимальные величины численности и биомассы регистрировались весной (рис. 7.2.1, 7.2.2). В конце июня численность бактерий имела меньший, но еще один пик развития. По биомассе наблюдалось еще два пика — в конце июня и конце июля – начале августа.

Во фронтальной зоне устьевой области плотность бактерий имела три пика развития: весной, и два крупных — в середине лета и осенью (рис. 7.2.1). Биомасса повторяла сезонный ход численности (рис. 7.2.2).

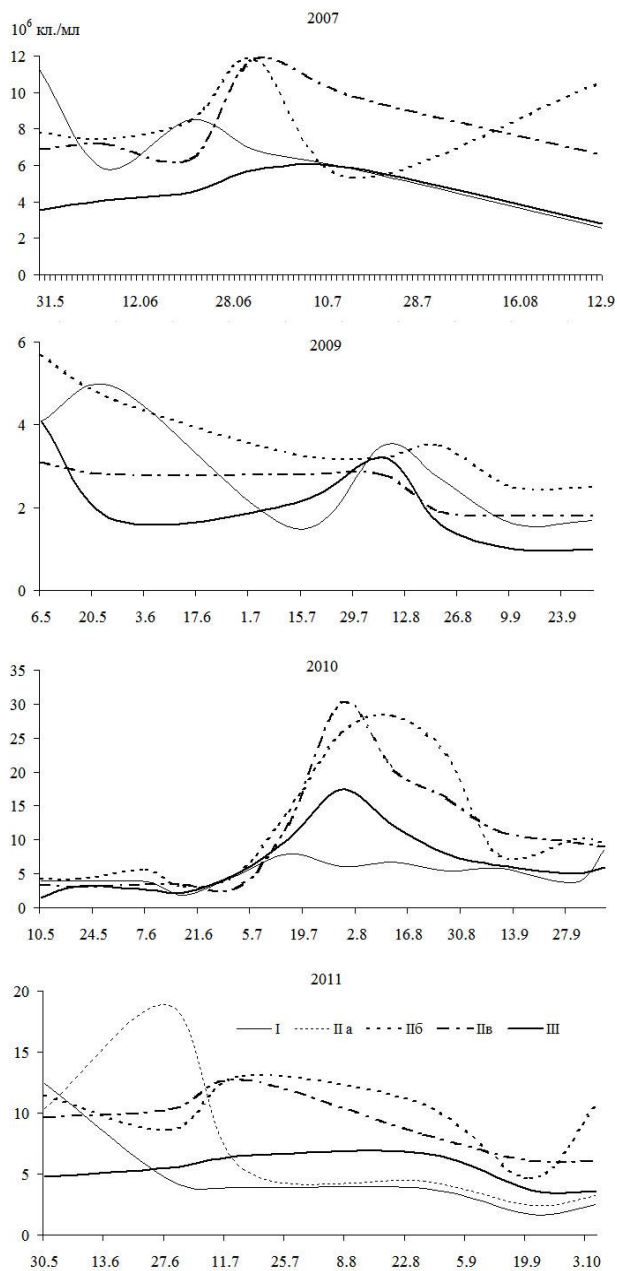


Рис. 7.2.1. Динамика численности бактериопланктона исследованных зон устьевой области р. Ильдь и граничащих систем.

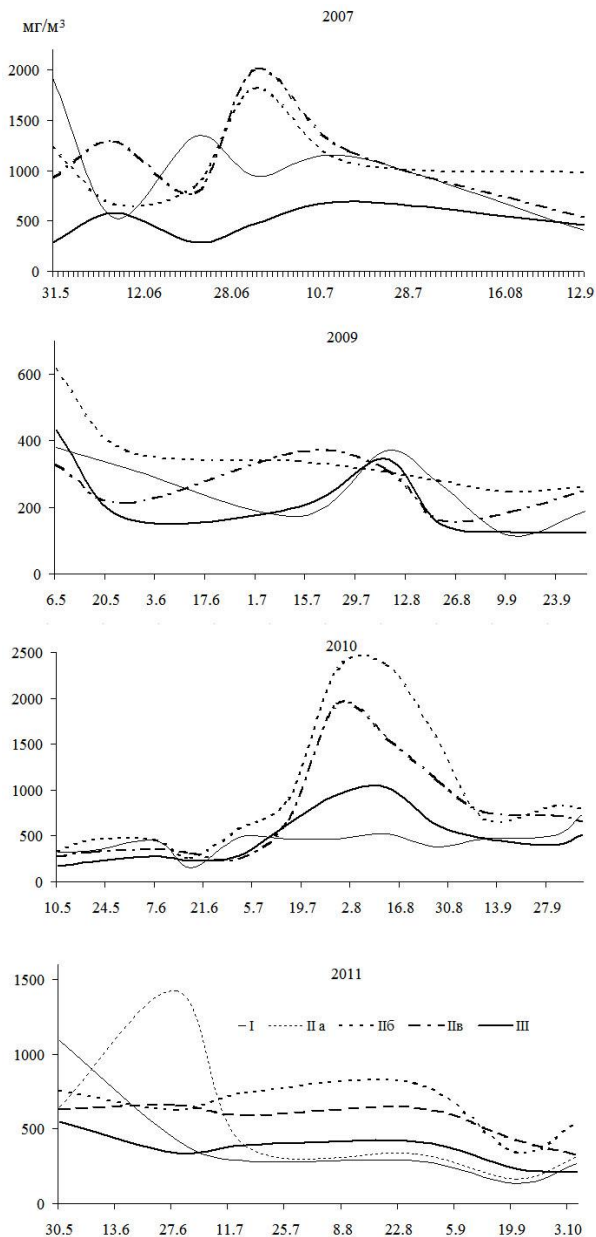


Рис. 7.2.2. Динамика биомассы бактериопланктона исследованных зон устьевой области р. Ильдь и граничащих систем.

Сезонный ход развития бактерий в переходной зоне приемника отличался от такового во фронтальной зоне устьевой области и в водохранилище. В частности, что в переходной зоне приемника осенью численность снижалась, а в водохранилище ход динамики был плавный, не имел резких подъемов и спадов, по абсолютным значениям был гораздо ниже.

В среднем за вегетационный период 2007 г. основу численности микробного сообщества составляли мелкие одиночные клетки размером ≤ 2.5 мкм, которые достигали максимума в устьевой области притока (табл. 7.2.2.). Здесь наибольшего развития также получали бактерии, формирующие микроколонии. В зоне свободного течения реки наряду с одиночными доминировали микроорганизмы, развивающиеся на детрите, и палочковидные крупные формы. Максимальные численность и биомасса нитевидных бактерий регистрировались в водохранилище, чуть меньше их было во фронтальной зоне устьевой области притока.

Основу биомассы бактериопланктона во фронтальной зоне устьевой области и в водохранилище составляли свободноживущие бактерии, в реке и в переходной зоне приемника — детритный бактериопланктон (табл. 7.2.2).

Наибольший средний по всем группам объем клеток был характерен для свободного течения реки; по мере продвижения к водохранилищу объемы бактерий уменьшались (табл. 7.2.3).

2009 г. был отмечен значительным снижением концентрации планктонных бактерий на всех исследованных участках — по сравнению с 2007 г. в 1.9–2.3. раза по численности и в 2.0–3.3 раза по биомассе. При этом, если в 2007 г. разница между крайними значениями была высокой, составляя 2.0–2.4 раза, то в 2009 г. она уменьшилась до 1.4–1.5 раз. Так же, как и в 2007 г. во фронтальной зоне устьевой области регистрировались максимальные показатели численности и биомассы бактерий (табл. 7.2.1). В остальных зонах эти параметры различались незначительно.

Динамика численности бактерий в реке характеризовалась пиками развития поздней весной и летом, причем весенний был максимальным (рис. 7.2.1). Отмечен один летний пик биомассы, совпадающий с пиком численности (рис. 7.2.2).

Таблица 7.2.2. Средние ($M \pm m$) за вегетационный период численность (N, 10^3 кл./мл) и биомасса (B, мг/м³) морфологических групп бактериопланктона зон устьевой области и граничащих систем

Год	Зона	N од	B од	N д	B д	N н	B н	N м/к	B м/к	N п	B п
2007	I	3455±1904	351±176	3134±1699	589±404	1.8±0.6	8.8±9.1	105±156	20±33	90.8±79	79±60
	IIб	5640±2634	593±255	2630±1103	402±236	3.3±2.5	11.7±6.6	227±160	36±22	60.7±29	60.2±26
	IIв	5256±1835	511±142	2617±1352	525±371	1.6±1.5	6.5±6.2	189±199	38±59	53±35	45±36
	III	3785±1416	377±176	561±411	36±24	4.3±6.8	16.5±32.4	1.7±4.3	0.5±1.1	67±99	33±26
2009	I	2104±983	171±74.5	693±408	42±26	1.3±0.6	7.9±8.6	17.3±22.2	1.1±1.4	36.6±23.2	37.2±24
	IIб	2654±827	232±97.1	886±568	62±37	2.5±1.3	8.6±4.2	48.1±28.3	3.4±1.8	42.2±19.1	38.6±19.6
	IIв	1946±387	185±46.1	440±204	31±12	1.4±1.1	4.7±6.0	14.7±15.2	1.4±1.4	39.6±19.1	39.2±22.2
	III	1676±904	166±94.6	583±460	37±29	0.9±0.8	2.6±2.4	16.5±15.8	1.2±1.2	38.7±24.7	29.6±16
2010	I	4148±1619	317±89.6	1032±1053	71±60	2±1.6	10.5±13	14.7±26.4	2.1±4.2	36.7±23.9	37.6±27.9
	IIб	9483±7556	554±351	1989±1508	157±98	34.4±60	167±302	96±138	15.8±26.7	55±42	53.1±37.4
	IIв	9054±7380	499±281	1277±1068	91.4±74.3	25.2±40.6	104.9±177.4	89±152	11.5±18.6	44.8±36	41.7±32.4
	III	5309±4459	340±209	1255±893	83±59	6.9±10.8	30.4±46.6	26.4±31.6	2.4±2.9	32.6±29.5	28.7±28.7
2011	I	3848±2388	267±139	889±1507	104±211	0.9±0.7	3.8±3	11.8±12.8	1.5±1.3	38.2±19.5	39.3±19.9
	IIа	6693±5702	370±208	597±431	31.2±19.3	34.1±82.6	91±219	40±79	4.2±9.3	62.9±76.6	49.3±45.9
	IIб	8193±2949	473±171	1586±719	92±33	7.5±5.5	33.7±34	50.9±68.3	3.2±3.5	34.3±13.7	35.5±15.1
	IIв	7531±2429	432±133	1237±391	68.5±19	6±6.4	19.3±29.4	40.4±33	3±2.1	26.7±6.6	23.7±6.8
	III	4288±1278	279±118	793±212	37.9±10.7	1.5±1.7	2.7±3.4	6±6.6	1.7±3.1	28.7±16.7	34.9±17.1

Примечание. од — одиночные клетки ≤ 2.5 мкм, д — на дегрите, н — нитевидные, м/к — микроколонии, п — палочковидные.

Таблица 7.2.3. Средние объемы клеток всех морфологических групп бактериопланктона ($V_{\text{общ}}$, мкм^3) и при исключении объемов нитевидных бактерий ($V_{\text{общ}}^*$, мкм^3)

Год	Зона	$V_{\text{общ}}$	$V_{\text{общ}}^*$
2007	I	0.942	0.340
	Пб	1.124	0.375
	Пв	0.897	0.319
	III	0.766	0.340
2009	I	1.307	0.294
	Пб	0.924	0.290
	Пв	0.783	0.306
	III	0.755	0.274
2010	I	1.171	0.353
	Пб	1.440	0.346
	Пв	1.085	0.312
	III	1.328	0.254
2011	I	1.054	0.361
	Па	0.812	0.273
	Пб	1.034	0.347
	Пв	0.736	0.282
	III	0.689	0.402

В обеих зонах устьевой области динамика численности была сходной, но во фронтальной зоне весенний пик характеризовался максимальными величинами. Второй пик развития бактерий наблюдался поздним летом — в августе.

Наибольшая биомасса микроорганизмов в устьевой области притока фиксировалась весной (рис. 7.2.2). И численность, и биомасса в водохранилище изменялись синхронно, создавая три заметных подъема — весенний, летний и позднеосенний, причем весенний, как и на предыдущих участках, был максимальным.

Доминирующей группой в микробном сообществе были свободноживущие клетки (≤ 2.5 мкм) (табл. 7.2.2), они составляли 65.3–83.9% в общей численности и 55.9–83% в общей биомассе. По абсолютным показателям численности и биомассы других морфологических групп бактерий выделялась фронтальная зона устьевой области, где их величины всегда были самыми высокими. Что касается доли, вносимой этими группами в суммарные численность и биомассу сообществ, то основным

конкурентом мелких одиночных клеток были бактерии, ассоциированные с частицами детрита.

По характеру распределения средних объемов клеток 2009 г. оказался аналогичным 2007 г. — от максимальных размеров бактерий в речной зоне до минимальных в водохранилище; впрочем, общий объем бактерий незначительно (в 1.1–1.2 раза) сократился (табл. 7.2.3).

Крайне интенсивным развитием гетеротрофного бактериопланктона выделялся 2010 г., при этом наибольшие значения его численности и биомассы, как и в предыдущие годы, регистрировались во фронтальной зоне устьевой области (табл. 7.2.1). В среднем за вегетационный период общая численность изменялась от 5 (речной участок) до 11.6 млн. кл./мл (фронтальная зона устьевой области), биомасса — от 439 до 965 мг/м³ соответственно. В среднем за сезон, наибольшие объемы клеток микроорганизмов регистрировались во фронтальной зоне и в водохранилище за счет развития крупных нитей, чьи размеры максимально увеличились именно в этот год (табл. 7.2.3).

Сравнение общей численности бактериопланктона в сезонном аспекте показало, что в зоне свободного течения реки максимальные значения наблюдались осенью, минимальные — весной; во всех остальных исследованных зонах пик развития приходился на летний период. При аномально высоких летних температурах во второй половине лета во фронтальной зоне и переходной зоне приемника устьевой области регистрировались рекордные величины численности и биомассы — до 30 млн. кл./мл и 2322 мг/м³. В зоне свободного течения реки эти показатели были ниже в 4–5 раз, в водохранилище — в 2–3 раза.

В 2010 г. устьевая область характеризовалась максимальными численностью и биомассой всех морфологических групп бактерий, а также наибольшей долей в общей биомассе нитевидных форм и клеток, ассоциированных в микроколонии (табл. 7.2.2). В 2011 г. величины плотности и биомассы планктонных бактерий оставались достаточно высокими: различия максимальной и минимальной численности по сравнению с данными 2010 г. составили 1.1–1.2 раза, биомассы — 1.2–1.5 раза (табл. 7.2.2).

Средние объемы клеток в 2010 и 2011 гг. также были сходными (табл. 7.2.3). Чтобы сравнить объемы тех бактериальных клеток, которые в большинстве случаев составляют основную часть планктонного микробного сообщества, средние объемы были посчитаны без бактериальных нитей, обладающих самыми крупными и часто сильно варьирующими размерами, но имеющими невысокую численность. В итоге оказалось, что усреднённые объемы микроорганизмов близки по значению и не подвержены сильным флуктуациям на разных участках и в разные годы (табл. 7.2.3).

Существенная разница заключалась в сезонном развитии бактерий. В зоне свободного течения реки и в ее устьевой области самые высокие величины численности и биомассы бактериопланктона регистрировались весной. В устьевой области зафиксированы также летние пики развития микроорганизмов: в переходной зоне притока — в конце июня, во фронтальной и переходной зоне приемника — в середине июля. В водохранилище особенно заметных колебаний численности не выявлено, но хорошо была выражена высокая биомасса весной.

Основным компонентом микробного сообщества в 2011 г. оставались свободноживущие клетки (вклад в общую численность варьировал от 67 до 95%, биомассу — от 46 до 89%); вторыми по значимости оставались бактерии, развивающиеся на детритных частицах (табл. 7.2.2). Наибольшая доля бактерий, связанных с детритом, в общей численности и биомассе сообщества весной наблюдалась на речном участке, в летний период — близкие значения регистрировались в переходной зоне приемника и в водохранилище, осенью — во фронтальной зоне. Максимального развития одиночные свободноживущие клетки и нитевидные бактерии достигали в переходной зоне притока; там же и в других зонах устьевой области развивались бактерии, ассоциированные в микроколонии. Крупные палочки равномерно распределялись во всех исследованных зонах.

При оценке интенсивности бактериальных процессов в водных экосистемах особый интерес представляют функциональные показатели бактериопланктона, в частности, удельная скорость роста и бактериальная продукция. Согласно полученным результатам, максимальные скорости роста отмечены на

речном участке и в переходной зоне притока устьевой области, минимальные — во фронтальной и переходной зоне приемника (табл. 7.2.4).

Таблица 7.2.4. Удельная скорость роста (μ , час⁻¹), время генерации (g , час) и продукция (P_N , тыс. кл./($\text{мл} \times \text{сут}$); P_C , мг С/($\text{м}^3 \times \text{сут}$)) бактериопланктона зон устьевой области и граничащих систем 2009–2011 гг.*

Зона	μ	g	P_N	P_C
I	$\frac{0.0087 - 0.0305}{0.0165 \pm 0.0079}$	$\frac{23 - 80}{50.0 \pm 19.7}$	$\frac{395 - 3007}{1318.4 \pm 898.9}$	$\frac{6.5 - 47.5}{24.0 \pm 15.0}$
Па	$\frac{0.0134 - 0.0176}{0.0160 \pm 0.0023}$	$\frac{39 - 52}{44.0 \pm 7.0}$	$\frac{1166 - 4055}{2710.3 \pm 1454.8}$	$\frac{22 - 63}{41.3 \pm 20.6}$
Пб	$\frac{0.0087 - 0.0164}{0.0118 \pm 0.0023}$	$\frac{42 - 80}{60.7 \pm 11.7}$	$\frac{522 - 3479}{1870.7 \pm 1229.0}$	$\frac{10.5 - 50}{30.5 \pm 16.6}$
Пв	$\frac{0.0085 - 0.0138}{0.0115 \pm 0.0017}$	$\frac{50 - 81}{62.0 \pm 10.1}$	$\frac{346 - 3163}{1630.1 \pm 1197.2}$	$\frac{7 - 44.5}{26.2 \pm 16.7}$
III	$\frac{0.0100 - 0.0288}{0.0137 \pm 0.0058}$	$\frac{24 - 69}{55.2 \pm 13.1}$	$\frac{203 - 2870}{1160.0 \pm 970.0}$	$\frac{5 - 70}{22.4 \pm 20.6}$

* над чертой — минимальное – максимальное значения; под чертой — среднее значение.

Время генерации соответственно варьировало от 44 (переходная зона притока) до 62 (переходная зона приемника) часов. Несмотря на более низкую бактериальную активность в двух областях устьевой зоны, за счет высокой численности здесь создавалась основная часть бактериальной продукции. В течение исследованных лет это соотношение сохранялось и в сезонном аспекте: в 2009 г. высокие величины продукции регистрировались в зоне свободного течения реки и во фронтальной зоне устьевой области в весенне-летний период; в 2010 г. летом и осенью максимальные величины фиксировались в устьевой области, а весной 2011 г. был замечен рост бактериальной продукции на всех изучаемых участках, а также в устьевой области в летний сезон (рис. 7.2.3).

Большое количество органических и биогенных веществ, приносимых рекой, способствовало богатому количественному развитию бактериопланктона в ее нижнем течении, что особенно ярко проявлялось в послепаводковый период, когда

наибольшее значение играет аллохтонное органическое вещество (см. главу 3).

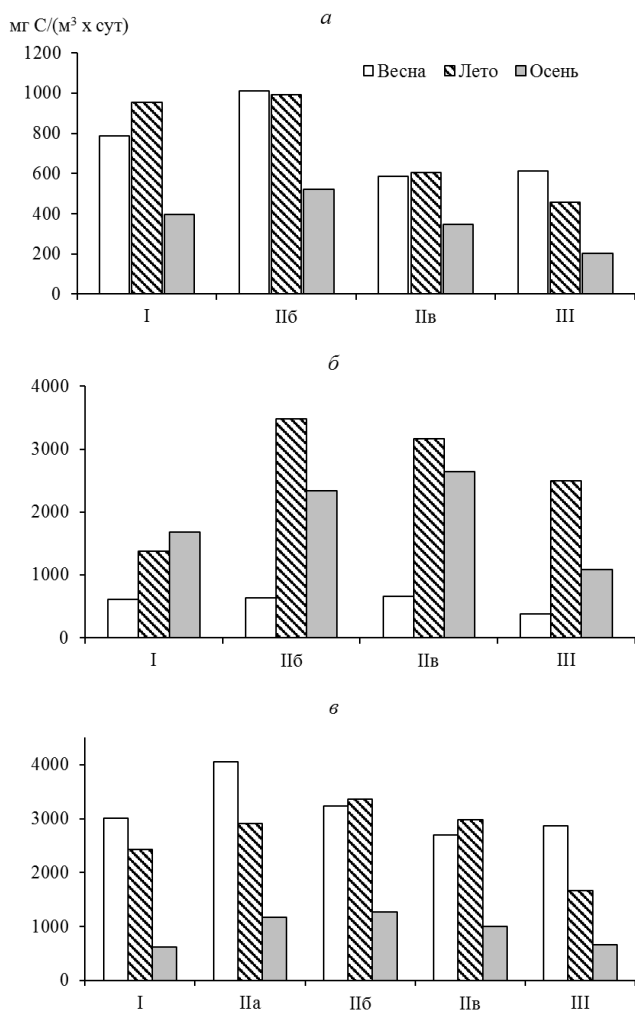


Рис. 7.2.3. Продукция бактериопланктона исследованных зон устьевой области р. Ильдь и граничащих систем 2009 (а), 2010 (б) и 2011 (в) гг.

Данные корреляционного анализа подтвердили зависимость количества бактерий от количества органического вещества в весенний и раннелетний период. Так, коэффициенты корреляции общей численности и биомассы бактерий с величиной перманганатной окисляемости в это время были равны 0.89 и 0.80 ($P = 0.05$) (2009 г.) и 0.73 и 0.63 ($P = 0.05$) (2010 г.) соответственно. Благодаря аккумуляции питательных веществ уже во второй половине июня 2007 г. численность и биомасса микроорганизмов всех групп были максимальными в устьевой зоне, а в водохранилище были ниже в среднем в 1.4–1.9 и 2.2–2.5 раза соответственно (Крылов и др., 2010).

В летние сезоны 2009 и 2010 гг. наблюдалась сильная зависимость развития микроорганизмов от температуры воды: 0.95 и 0.82 ($P = 0.05$) (2009 г.) и 0.96 и 0.95 ($P = 0.05$) (2010 г.) соответственно (Болотов и др., 2014 а). В летний сезон и ранней осенью, когда в воду поступает дополнительное количество органических веществ за счет разложения отмерших планктонных организмов (см. главу 3), отмечена положительная связь с величиной БПК₅: 0.73 и 0.93 ($P = 0.05$) (2009 г.) и 0.94 и 0.96 ($P = 0.05$) (2010 г.).

По литературным данным (Стройнов и др., 2011), зависимость продукции бактериопланктона от первичной продукции фитопланктона в июле 2008 г. была слабой. Предполагается, что интенсивному развитию гетеротрофных бактерий в р. Ильдь, кроме фитопланктона, способствовало антропогенное и зоогенное поступление органических субстратов, а также выделение растворимых органических веществ макрофитами.

Согласно критериям комплексной экологической классификации поверхностных вод суши (Оксиук и др., 1993), по уровню развития бактериопланктона наибольшая степень органической нагрузки регистрировалась во фронтальной зоне и переходной зоне приемника устьевой области притока. В наибольшей мере это проявилось в условиях аномально жаркого и жаркого вегетационных периодов.

Таким образом, количественные и функциональные изменения бактерий в течение вегетационного периода определяются комплексом биотических и абиотических факторов: температура воды, количество органических и биогенных веществ, био-

тические взаимосвязи компонентов трофической цепи, что неоднократно отмечалось и другими авторами (Матюгина, 2002; Добровольская, 2004; Копылов и др., 2006; Гаретова, 2008; Нанкина, Макаревич, 2011, Максименко, 2012). Кроме этого, по эколого-санитарным показателям экологической классификации качества поверхностных вод суши на высокое содержание органических веществ в водах реки и в ее устьевой области указывают величины численности и биомассы бактериопланктона, а также массовое развитие микроорганизмов на детрите и в микроколониях. Показатели количественного развития микроорганизмов заметно снижаются по мере приближения к акватории водохранилища, благодаря чему можно заключить, что устьевая область выполняет буферную функцию между богатыми органикой речными водами и водохранилищем.

В целом, по ряду характеристик — в первую очередь, по показателям количественного развития и продукции — устьевая область притока характеризуется проявлением краевого эффекта, причем в наибольшей степени он выражен в ее фронтальной зоне. Кроме того, относительно участков граничащих водных объектов бактериопланктон устьевой области отличался особенностями сезонной динамики численности, биомассы и развития морфологических групп бактерий.

7.3. ПЛАНКТОННЫЕ ГЕТЕРОТРОФНЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ (PROTISTA)*

В настоящее время исследования видового разнообразия, структуры сообществ и особенностей пространственного распределения гидробионтов в экотонах разнотипных водных экосистем — одно из перспективных экологических направлений. Экотоны — удобный объект для изучения пространственной гетерогенности биоценозов. Эти уникальные биотопы зачастую характеризуются градиентом абиотических компонентов среды, что позволяет сравнивать серию вариантов сообществ, формирующихся на фоне постепенного изменения ограниченного числа факторов.

Исследования населения экотонов связаны с фундаментальной научной проблемой механизмов формирования и поддержания биологического разнообразия в сильно флуктуирующей среде. Кроме того, интересны вопросы об особенностях населения гидробионтов в подобных специфических условиях. Каким образом происходит переход одних типов сообществ в другие? Как изменяется видовое разнообразие и структура сообществ в рассматриваемом градиенте? Формируются ли в краевой зоне специфические сообщества (фауна, структура доминирования, динамика)?

К настоящему времени наиболее исследованы экотоны, возникающие при смешении континентальных и морских вод, например, эстуарии. Показано, что разные группы гидробионтов могут иметь различную реакцию на изменения комплекса абиотических факторов и проявлять различные паттерны распределения вдоль эстуария (Бурковский, Мазей, 2001; Сабурова и др., 2001; Столяров и др., 2002; Удалов и др., 2004; Telesh et al., 2008; Tikhonenkov et al., 2006 и др.).

Среди переходных зон разнотипных водных экосистем наименее исследованы пресноводные устьевые области притоков равнинных водохранилищ. При этом известно, что в зонах выклинивания подпора речных вод усиливаются процессы заиления,

*Д. В. Тихоненков

снижаются скорости течения рек. Выявлено, что устьевые участки притоков крупных равнинных водохранилищ характеризуются постепенным переходом речной экосистемы к экосистемам озерного типа с господством замкнутых, автогенных составляющих биотического круговорота (Охапкин, Юлова, 1993). Подобные изменения не могут не сказываться на жизни основных элементов биоты водных экосистем. При этом роль данных процессов в организации сообществ гидробионтов практически не изучена.

В частности, в литературе полностью отсутствуют данные по наименьшим одноклеточным эукариотам устьевых зон малых рек, большинство из которых относится к свободноживущим простейшим — гетеротрофным жгутиконосцам. Гетеротрофные жгутиконосцы — важнейшие члены микробиальных сообществ и, нередко, доминирующие элементы биоты водных экосистем. Они считаются основными потребителями бактерий, находящихся во взвешенном и связанном с субстратом состояниях (Fenchel, 1982; Finlay, Esteban, 1998), а также и служат добычей для Metazoa и катализируют рециркуляцию и реминерализацию питательных веществ (Caron et al., 1988; Jürgens, Güde, 1990; Kirchman, 1994; Pace, Vaque, 1994; Sherr, Sherr, 1988). Некоторые флагеллаты способны усваивать органические вещества в растворенном виде и конкурируют за этот источник углерода и энергии с бактериями (Косолапова, 2005). Жгутиконосцы имеют все основные трофические стратегии, отмеченные у гетеротрофных эукариот. Они являются, главным образом, фаготрофами, однако в некоторых группах присутствуют и осмотрофы. Многие жгутиконосцы — миксотрофы, комбинирующие фотавтотрофию с гетеротрофией (Sanders, 1991).

Высокая скорость размножения, малые размеры, способность формировать покоящиеся стадии и развиваться в широких диапазонах различных экологических факторов позволяет гетеротрофным жгутиконосцам легко завоевывать имеющееся пространство и быстро приспосабливаться к изменяющимся условиям окружающей среды (Fenchel, 1987), что, по-видимому, особенно важно в динамичных условиях обитания в устьевых зонах притоков водохранилищ. Вместе с тем, крайне интересно сопоставить закономерности распределения и организации со-

обществ самых мелких эукариот (каковыми являются гетеротрофные флагеллаты) с гидробионтами более крупного размера.

Нами были проведены исследования видового разнообразия, структуры и количественного обилия сообществ планктонных гетеротрофных жгутиконосцев устьевых областей некоторых малых притоков Рыбинского водохранилища. Основные работы проведены по продольному профилю устьевой области р. Ильдь. Также было исследовано видовое богатство гетеротрофных флагеллат устьевых областей малых рек Реня, Себла, Юхоть, Ламь.

Пробы воды помещали в пластиковые пробирки объемом 50 мл и транспортировали в лабораторию. Каждую пробу просматривали в чашках Петри в четырех повторностях сразу после отбора с целью выявления видового состава и количественного обилия гетеротрофных флагеллат путем просмотра в каждой чашке Петри одинакового фиксированного объема пробы (1/285 часть от общего объема). Для более полного выявления видового состава инициировали гетеротрофную сукцессию изучаемых сообществ: в чашки Петри с пробами добавляли суспензию бактерий *Pseudomonas fluorescens* Migula, 1895 для ускорения размножения гетеротрофных жгутиконосцев. Для уменьшения количества фотосинтезирующих видов и ускорения развития гетеротрофных организмов чашки Петри с пробами выдерживали в термостате при температуре 25°C в темноте. Пробы просматривали на 3-й, 6-й и 9-й дни развития жгутиконосцев (Тихоненков и др., 2008) и исследовали видовой состав.

Для наблюдений использовали микроскопы БИОЛАМ-И (Россия) с фазово-контрастной установкой КФ-5 в проходящем свете и объективом водяной иммерсии. Микроскоп был оборудован аналоговой видеокамерой AVT HORN MC-1009/S. Для более четкой идентификации обнаруженных жгутиконосцев проводили запись видеофильма с использованием видеомэгнитофона Panasonic NV-HS 850 в режимах VHS и S-VHS с последующей оцифровкой изображений и сохранением фрагментов видеофильма в виде файлов формата AVI. В работе принята система эукариот, предложенная международным комитетом (Adl et al., 2012).

В результате исследования выявлено 40 видов и форм гетеротрофных жгутиконосцев (табл. 7.4.1).

Таблица 7.4.1. Видовой состав и относительная встречаемость гетеротрофных жгутиконосцев устьевых областей притоков Рыбинского водохранилища

Виды и формы	Ильдь			Реня	Ламь	Себла	Юхоть
	Па	Пб	Пе				
Choanomonada Kent, 1880							
<i>Codosiga botrytis</i> Kent, 1880	0.37	1	0.88	0.25	0.37	0.37	1
<i>Diploeca angulosa</i> de Saedeleer, 1927	—	0.28	—	—	—	—	—
<i>Diplosiga</i> sp.	—	0.33	—	—	—	—	—
<i>Kentrosiga thienemanni</i> Schiller, 1953	—	0.05	—	—	—	—	—
<i>Lagenoecca rutneri</i> Bourrelly, 1952	—	0.55	0.15	—	—	—	0.12
<i>Monosiga ovata</i> Kent, 1880	—	1	0.91	0.75	1	—	0.75
<i>Salpingoecca amphoridium</i> Clark, 1868	0.19	0.72	0.18	0.12	0.12	0.37	0.25
<i>S. camelopardula</i> Norris, 1965	—	0.05	0.06	—	—	—	—
<i>S. urnula</i> Skuja, 1948	—	0.61	—	—	0.12	—	—
Cercomonadida (Poche, 1913), emend. Vickerman, 1983, emend. Mylnikov, 1986							
<i>Bodomorpha minima</i> Hollande, 1942	—	0.05	0.09	0.25	0.12	—	—
<i>B. reniformis</i> Zhukov, 1978	—	—	0.03	—	—	—	0.12
Cryptophyceae Pascher 1913, emend. Schoenichen 1925, emend. Adl et al. 2012							
<i>Cryptomonas curvata</i> Ehrenberg 1831	—	0.11	—	—	—	—	—
<i>Cryptomonas</i> sp.	—	0.17	0.18	—	0.12	—	0.12
<i>Goniomonas truncata</i> (Fresenius) Stein, 1887	0.37	0.78	0.53	0.37	0.50	0.75	0.50
<i>Kathablepharis ovalis</i> Skuja, 1948	0.12	0.11	0.21	0.12	0.12	—	—
Stramenopiles Patterson, 1989, emend. Adl et al., 2005							
<i>Anthophysa vegetans</i> (O.F. Mueller, 1773) Stein, 1878	—	0.83	0.15	—	—	0.12	0.12
<i>Bicosoecca conica</i> Lemmermann, 1914	—	0.5	—	—	—	—	—
<i>B. cylindrica</i> (Lackey, 1939) Bourrelly, 1951	—	0.28	—	—	—	0.12	—
<i>B. lacustris</i> Skuja, 1948	0.62	0.94	0.70	0.62	0.62	0.50	0.75
<i>B. tubiformis</i> Skuja, 1956	—	0.05	0.06	—	—	—	—
<i>B. urceolata</i> Fott, 1941	—	0.22	—	0.12	—	0.12	—
<i>Ciliophrys</i> sp.	0.12	0.05	0.18	—	0.12	—	—
<i>Cyathobodo</i> sp.	0.19	—	0.18	—	—	—	0.25
<i>Paraphysomonas</i> sp.	1	1	1	1	1	1	1
<i>Pseudodendromonas vlkii</i> (Vlk, 1938) Bourrelly, 1953	—	0.17	0.06	—	—	0.12	—
<i>Pteridomonas pulex</i> Penard, 1890	—	0.28	—	—	—	—	—
<i>Siphomonas fritschii</i> Pringheim, 1946	—	0.33	—	—	—	—	—
<i>Spumella cylindrica</i> Skuja, 1956	—	0.22	—	—	—	—	—
<i>S. (Monas) sochiabilis</i> (Meyer, 1897)	—	0.22	—	0.25	—	—	—
<i>Spumella</i> sp.	1	1	0.94	1	1	1	1
Alveolata Cavalier-Smith, 1991							
<i>Colpodella</i> sp.	—	—	0.03	—	—	—	—
<i>Colpodella angusta</i> (Dujardin, 1841) Alexeieff, 1929	—	—	0.03	—	—	—	—
Euglenida Bütschli, 1884, emend. Simpson, 1997							

Таблица 7.4.1. (продолжение)

Виды и формы	Ильдь			Реня	Ламь	Себла	Юхоть
	Па	Пб	Пв				
<i>Petalomonas minor</i> Larsen and Patterson, 1990	—	0.11	—	—	—	—	0.12
Kinetoplastea Honigberg, 1963							
<i>Bodo saltans</i> Ehrenberg, 1832	—	0.28	0.59	—	0.25	0.25	0.25
<i>Neobodo designis</i> (Skuja, 1948) Moreira, Lopez-Garcia and Vickerman, 2004	1	0.89	0.94	1	0.87	0.75	1
<i>N. saliens</i> (Larsen and Patterson, 1990) Moreira, Lopez-Garcia and Vickerman, 2004	0.06	—	0.03	0.12	—	—	—
<i>Phyllomitus amylophagus</i> Klebs, 1893	0.19	0.11	—	—	0.12	—	—
<i>Rhynchomonas nasuta</i> (Stokes, 1888) Klebs, 1892	—	0.67	0.26	0.25	0.50	0.62	0.50
Jakobida Cavalier-Smith, 1993, emend. Adl et al., 2005							
<i>Reclinomonas americana</i> Flavin and Nerad, 1993	—	0.17	0.06	—	—	—	0.12
Ancyromonadida Cavalier-Smith, 1997							
<i>Ancyromonas sigmoides</i> Kent, 1880	—	0.22	0.38	—	0.25	0.25	0.37

По видовому богатству преобладали страменопилы (15 видов), хоанофлагелляты (9) и кинетопластиды (5). Наибольшим числом видов представлены рода *Bicosoeca*, *Salpingoeca* и *Spumella*. Наиболее часто встречались *Paraphysomonas* sp., *Spumella* sp., *Neobodo designis*, *Bicosoeca lacustris*, *Monosiga ovata*, *Codonosiga botrytis*, *Goniomonas truncata*, *Rhynchomonas nasuta*.

Большинство обнаруженных гетеротрофных жгутиконосцев — бактерио-детритотрофаги. Четыре вида (*Kathablepharis ovalis*, *Colpodella* sp., *Colpodella angusta*, *Phyllomitus amylophagus*) — хищники (эукариотрофами). Флагелляты *Ciliophrys*, *Goniomonas* и *Paraphysomonas* относятся к эврифагам.

Среди выявленных жгутиконосцев ~ 40% видов составляют мобильные организмы с активным поиском и захватом пищи, практически такая же доля видового богатства представлена флагеллятами, перехватывающими пищевые частицы из создаваемого при помощи жгутиков тока жидкости (практически все они относятся к страменопилам). Более 20% видового списка представлено жгутиконосцами фильтраторами, имеющими, в отличие от “перехватчиков”, специальные фильтрующие структуры для просеивания среды и поиска пищевых частиц. Данные виды преимущественно относятся к воротничковым жгутико-

носцам. К видам с диффузным питанием, способным улавливать пищу при помощи клейких псевдоподий, относится *Ciliophrys*.

Среди исследованных водотоков наибольшее видовое богатство отмечается в р. Ильдь. Однако здесь было отобрано значительно большее количество проб, и период исследований был более продолжительным. Население гетеротрофных жгутиконосцев устьевых областей рек Реня, Ламь, Себла и Юхоть слабо различается, однако для данных водотоков необходимы дополнительные и более подробные исследования сообществ флагеллят.

Анализ населения свободноживущих гетеротрофных жгутиконосцев различных зон устьевой области р. Ильдь показал, что общее число видов флагеллят во фронтальной зоне в 3 раза выше, чем в переходной зоне притока и в 1.35 раза выше, чем в переходной зоне приемника (табл. 7.4.2).

Таблица 7.4.2. Видовое разнообразие, количественное обилие и биомасса гетеротрофных жгутиконосцев устьевой области р. Ильдь

Показатель	Зона устьевой области р. Ильдь		
	IIa	IIб	IIв
Общее число видов	12	35	26
Индекс видового богатства Маргалефа	4.42	9.56	7.67
Уровень альфа-разнообразия (среднее число видов в пробе)	5.68±0.38	10.19±0.75	8.82±0.37
Доля бета-компоненты в общем разнообразии, %	52.66	70.88	66.07
Индекс видового разнообразия Шеннона	2.35	2.80	2.45
Выравненность распределения обилий видов по Шеннону	0.77	0.73	0.75
Активное разнообразие видов	6	12	11
Скрытое разнообразие видов	6	23	15
Численность (экз./мл)	1645.5±67.6	2544.2±125.2	1890.4±83.2
Биомасса (мг/м ³)	304.4±19.4	422.6±27.1	352.3±21.5

Данная тенденция отражается и в значениях индекса видового богатства Маргалефа. Фронтальная зона устьевой области характеризуется наибольшими величинами численности и биомас-

сы гетеротрофных жгутиконосцев, значительно превышающими таковые в переходных зонах притока и приемника (табл. 7.4.2).

Видовое разнообразие гетеротрофных флагеллят, выраженное индексом Шеннона, также максимально во фронтальной зоне. При этом выравненность распределения видов по Шеннону отличается слабо, все исследованные зоны устьевой области характеризуются достаточно высокой выравненностью обилий видов жгутиконосцев.

Известно, что в устьевых областях и в зонах подпора происходит аккумуляция органических веществ, приносимых рекой. Имеются ярко выраженные отличия по электропроводности воды и содержанию лабильного органического вещества (Болотов и др., 2012). Во фронтальной зоне устьевой области р. Ильдь были выявлены максимальные значения БПК₅, легкоокисляющегося органического вещества (ПО), ХПК, взвеси (см. главу 3). Нами была показана высокая положительная корреляция величин видового богатства гетеротрофных жгутиконосцев на станциях и показателей БПК₅ (коэффициент корреляции Спирмена $R = 0.99$; $P < 0.05$).

В ходе настоящего исследования пробы анализировали сразу после отбора и далее в ходе гетеротрофной сукцессии на 3-й, 6-й и 9-й дни развития жгутиконосцев в лаборатории. В результате нами была получена информация об “активном сообществе” (образованным конкретным набором видов в конкретных условиях, имеющих достаточно высокую численность на момент отбора проб, чтобы быть учтенными стандартными микроскопическими методами), а также о “скрытом сообществе” (включающем пул малочисленных или находящихся в стадии покоя видов), которое выявлялось путем помещения всех проб в одинаковые благоприятные температурные и пищевые условия (что способствовало развитию этих видов).

Оказалось, что величины активного видового разнообразия в трех различных зонах устьевой области р. Ильдь (6, 12 и 11 видов) отличаются между собой значительно слабее, чем величины скрытого разнообразия в этих же зонах (6, 23 и 15 видов) (табл. 7.4.2). Данное наблюдение свидетельствует о том, что во фронтальной зоне вспышка видового богатства по сравнению с

переходными зонами притока и приемника происходит во многом из-за наличия здесь большого числа “скрытых видов”, которые малочисленны и не учитываются при анализе проб сразу после их отбора, но, тем не менее, присутствуют в сообществе. Накопление видового богатства во фронтальной зоне возможно вследствие наличия здесь благоприятных трофических условий, а также в результате высокой гетерогенности условий обитания, обусловленной активным смешением речных и водохранилищных вод.

Таким образом, фронтальная зона устьевой области реки выступает в роли своеобразного рефугиума видового богатства гетеротрофных жгутиконосцев, из которого могут активно развиваться многие виды при наступлении благоприятных условий.

Нами был проведен анализ соотношения долей альфа-разнообразия (разнообразие внутри сообщества) и бета-разнообразия (разнообразие между сообществами) в общем (гамма-разнообразии) гетеротрофных жгутиконосцев различных зон устьевой области р. Ильд. Альфа-разнообразие выражалось как среднее количество видов в пробе в той или иной зоне, долю бета-компоненты в гамма-разнообразии рассчитывали исходя из представлений об аддитивном разбиении биоразнообразия (additive biodiversity partitioning), $\beta_{ST} = (S_{ST} - S_{SAM})/S_{ST}$, где S_{ST} — общее количество видов на станции, S_{SAM} — среднее количество видов в одной пробе (Crist, Veech, 2006).

Оказалось, что сообщества гетеротрофных жгутиконосцев, формирующиеся во фронтальной зоне и переходной зоне приемника — бета-доминантны (табл. 7.4.2). То есть биоразнообразие этих зон устьевой области формируется главным образом за счет различий между локальными вариантами сообществ. В тоже время доли альфа- и бета-компонент разнообразия жгутиконосцев в переходной зоне притока практически равны, т.е. среднее число видов в каждой из отобранных проб здесь ближе к суммарному видовому богатству данной зоны устьевой области и различия между локальными ценозами не столь велики как во фронтальной зоне и переходной зоне приемника. По-видимому, такая картина соотношения долей альфа- и бета-разнообразия обусловлена

большей гетерогенностью среды обитания вследствие смешения вод при приближении к водохранилищу.

При сравнении полученных данных по устьевой области с опубликованными ранее исследованиями зоны свободного течения реки и Волжского плеса Рыбинского водохранилища (Тихоненков, 2008) оказалось, что видовое богатство гетеротрофных жгутиконосцев водохранилища вблизи впадения реки существенно ниже (15 видов), чем в устьевой области в целом, однако сопоставимо с переходной зоной притока. Видовое богатство гетеротрофных жгутиконосцев в зоне свободного течения реки достаточно высоко (25 видов), однако ниже чем в устьевой области в целом. При этом в составе населения здесь обильно представлены некоторые бодониды, церкомонадиды, эвглениды и коллоделлиды, характерные для стоячих эвтрофных водоемов и не встречающиеся в устьевой области реки и в водохранилище. Присутствие данных видов, по-видимому, определяется влиянием поверхностных стоков расположенных рядом объектов сельскохозяйственной инфраструктуры, а также мелиорацией, приводящей к снижению проточности.

Во всех исследованных речных ценозах (включая устьевую область) разнообразие гетеротрофных жгутиконосцев формируется главным образом за счет различий между локальными вариантами сообществ (т.е. за счет бета-компоненты). Напротив, в видовом разнообразии сообществ Волжского плеса водохранилища вблизи впадения реки преобладает альфа-компонента, т.е. среднее число видов в каждой из отобранных проб близко к суммарному видовому богатству на данной станции и различия между локальными ценозами невелики. Более того, в сообществах водохранилища отмечается максимальная выравненность распределения обилия видов (0.88), в них нет единственного доминанта. В исследованных речных биотопах формируются сообщества с выраженными доминантами.

В устьевой области происходит смешение протистофауны свободного течения реки и водохранилища. Население гетеротрофных жгутиконосцев приобретает иную качественную и количественную структуру, что выражается в увеличении видового разнообразия, повышении численности и биомассы ценозов.

При этом различия гидролого-гидрохимических характеристик в пределах трех выделенных зон устьевой области реки обуславливают различия в населении и структурных показателях сообществ гетеротрофных жгутиконосцев. Наибольшее видовое богатство, видовое разнообразие, численность и биомасса флагеллят наблюдаются во фронтальной зоне, что связано с максимальными значениями БПК₅. Общее видовое разнообразие во фронтальной зоне формируется главным образом за счет различий между локальными вариантами сообществ, при этом здесь присутствует большое число “скрытых видов”, а сама фронтальная зона устьевой области реки, по-видимому, выступает в роли своеобразного рефугиума видового богатства гетеротрофных жгутиконосцев.

7.4. ЗООПЛАНКТОН

7.4.1. Зоопланктон русловых участков*

Зоопланктон, наряду с другими организмами, обитающими в толще воды разнотипных пресноводных экосистем, адекватно отражает их экологическое состояние, анализ его структурно-функциональных показателей позволяет проводить сравнительную оценку условий формирования биологического режима в разные сезоны вегетационного периода на разнородных участках акватории, а также выявлять особенности и причины межгодовых различий (Андроникова, 1980, 1988, 1996; Крюкова, 1987; Лазарева, 2010; Ривьер, 1991, 1993, 1998, 2007 и мн. др.).

Сбор проб зоопланктона в нижнем течении р. Ильдъ, ее устьевой области и в глубоководной части Волжского плеса Рыбинского водохранилища проводили 2–4 раза в месяц со второй половины мая до первой половины октября 2007–2011 гг. на стандартных станциях (см. рис. 3.1). Переходная зона притока была выделена нами лишь в конце 2010 г., в результате чего сборы зоопланктона в ней проведены только в 2011 г. Большинство станций, на которых собран первичный материал, на протяжении всего периода исследований располагалось в пределах какой-либо одной зоны устьевой области. Исключение составляли лишь станции 2 и 3, которые периодически (в периоды конца гидрологической весны до середины гидрологического лета) относились к переходной зоне притока, а позже — к зоне свободного течения реки.

Зоопланктон собирали на медиали: на мелководных участках ведром, на глубоководных — планктобаторометром объемом 5 л в столбе воды от поверхности до дна. Через газ с размером ячеей 64 мкм процеживали 20–50 л воды, пробы фиксировали 4%-ным формалином. Камеральную обработку проб проводили по стандартной методике (Методика изучения ..., 1975). Для таксономической идентификации беспозвоночных планктона

* С. Э. Болотов, А. В. Крылов

использовали ряд определителей (Боруцкий и др., 1991; Кутикова, 1970; Монченко, 1974; Определитель зоопланктона и зообентоса ..., 2010; Определитель пресноводных беспозвоночных ..., 1994, 1995; Рылов, 1948).

Всего собрано, обработано и проанализировано более 500 проб. На основе полученных результатов были созданы две базы данных (Болотов, 2012 *а, б*). Расчеты ансамбля 54-х экологически значимых параметров развития сообществ зоопланктона выполнены с применением комплекса компьютерных программ “*FW-Zooplankton*”, разработанных в Лаборатории экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН (Болотов, 2012 *в, г*). Суточную продукцию рассчитывали физиологическим методом (Определение ..., 2000) с использованием запатентованной авторской программы (Болотов, 2014 *б*).

Для оценки статистической значимости различий количественного развития зоопланктона использовали однофакторный дисперсионный анализ. Однородность дисперсий в дисперсионном комплексе оценивали с помощью теста Левене, проверку на нормальность распределения остатков проводили с применением критерия Колмогорова-Смирнова. В случае если распределение остатков отлично от нормального — данные трансформировали степенным преобразованием Бокса-Кокса. Апостериорные сравнения средних значений в ходе дисперсионного анализа проводили с использованием LSD-теста Снедекора-Фишера. Статистически значимыми считали различия при $P < 0.05$.

Классификация сообществ зоопланктона выполнена путем иерархического кластерного анализа методом Варда, реализующим элементы дисперсионного анализа. Надежность кластерных решений оценивали процедурой бутстрепа: кластеры признавали значимыми при уровне бутстреп-поддержки ≥ 70 (Hillis, Bull, 1993). Статистическую оценку значимости выделенных таким образом кластеров проводили с использованием R -статистики в рамках процедуры анализа группового сходства ANOSIM.

Непрямую многомерную ординацию сообществ осуществляли методами неметрического шкалирования (nMDS). Этот метод позволяет проецировать сообщества в некотором пространстве малой размерности (в нашем случае — двумерном), так, чтобы по-

парные расстояния между ними в этом пространстве как можно меньше отличались от реальных мер близости сообществ. Качество ординации характеризовали на основе нормализованной величины стресса, показывающей меру искажения при проецировании исходной матрицы дистанций между сообществами на плоскость. Адекватными считали результаты шкалирования с функцией стресса <0.1 (10%). Считается, что этот метод дает наиболее адекватные результаты, особенно для больших биогеографических матриц с сильными шумами и не требует от исходных данных никаких априорных предположений о характере статистического распределения (Шитиков и др., 2011).

В качестве формальных показателей сложности таксономической структуры сообществ применяли индексы средней таксономической отличительности L^+ и вариабельности таксономической отличительности L^+ . Первый, характеризующий таксономическое разнообразие, есть средняя длина пути ω , который необходимо преодолеть для того, чтобы достичь таксономического ранга общего для двух видов i и j , вычисленная для всех возможных пар видов в сообществе, сложенном S элементами (видами):

$$L^+ = \left[\sum_{i < j} \omega_{ij} \right] / \left[\frac{S(S-1)}{2} \right], \quad L^+ = \left[\sum_{i \neq j} (\omega_{ij} - \bar{\omega})^2 \right] / [S(S-1)]$$

Второй — L^+ , по существу являет собой дисперсию парных длин связи, и может рассматриваться как индекс сложности иерархического дерева. Значимость рассчитанных индексов L^+ и L^+ оценивали процедурой рандомизации.

Экологическую приуроченность видов для фонового или аномально жаркого периода характеризовали на основе коэффициента индикаторных значений *IndVal*, учитывающего встречаемость и ценотическую роль вида (Dufrêne, Legendre, 1997), а их статистическую значимость оценивали пермутационным тестом Монте-Карло с 4999 перестановками.

Анализ экологической структуры сообществ в градиенте абиотических факторов среды проводили с помощью канонического анализа соответствий (CCA). Метод CCA обеспечивает поиск линейной комбинации экологических параметров среды, дающей максимальные расстояния между видами или место-

обитаниями в ординационном пространстве (Ter Braak, Verdonschot, 1995). Эта техника анализа хорошо работает в случаях оценки влияния на видовую структуру сообществ многих факторов, некоторые из которых могут быть зависимыми друг от друга (Шитиков и др., 2011). Силу связи видовой структуры сообществ с факторами среды оценивали с помощью перестановочного теста Монте-Карло для 999 пермутаций.

В рамках системного анализа и синтеза при исследовании сообществ зоопланктона малого притока водохранилища наряду с методами многомерной статистики нами использованы подходы на основе теории хаоса-самоорганизации. Старшие показатели Ляпунова, указывающие на хаотические режимы функционирования биологических динамических систем, для исследованных зоопланктоценозов рассчитаны с применением программы “*Identity*” (НИИ биофизики и нейрокибернетики Сургутского госуниверситета, проф. В.М. Еськов). Расчеты параметров хаотических аттракторов поведения вектора состояния зоопланктоценозов выполнены с использованием авторского запатентованного компьютерного модуля “Программа идентификации параметров хаотических квазиаттракторов сообществ пресноводного зоопланктона” (Болотов, 2014 г), реализующей идентификацию параметров аттрактора поведения вектора состояния биосистем в m -мерном фазовом пространстве, предназначенной для исследования систем с хаотической организацией. Производили расчет координат граней, их длины (D_i) и объема 23-х мерного параллелепипеда (vX), ограничивающего квазиаттрактор, внутри которого двигался (варьировал) вектор состояния зоопланктоценоза, а также показателя асимметрии между стохастическим и хаотическим центром квазиаттрактора ($гX$).

Матрицы межаттракторных расстояний рассчитывались на основании экологических показателей развития зоопланктона, которые образовывали компартменты диагностических признаков в пределах одной фазовой координаты x_{ic} — из набора всех координат m -мерного фазового пространства. Каждая проба, характеризующая зоопланктонное сообщество, имеет свои компоненты вектора состояния и задается точкой в m -мерном фазовом пространстве состояний, а группа проб образует некоторый ква-

зиаттрактор (облако состояний) зоопланктона с геометрическим (статистическими математическими ожиданиями) и хаотическим центром. Полученные расстояния между геометрическими или хаотическими центрами k -го и f -го квазиаттрактора количественно представляют степень близости (или, наоборот, удаленности) этих сравниваемых квазиаттракторов в фазовом пространстве и служат интегративной мерой оценки изменения состояния сообществ зоопланктона (Болотов, 2014 а).

7.4.1.1. Видовое богатство и оценка таксономического разнообразия

Обобщение оригинальных данных и неопубликованных архивных материалов позволило установить, что зоопланктон водной системы участка нижнего течения р. Ильдь, ее устьевой области и Волжского плеса Рыбинского водохранилища сложен достаточно разнообразным составом и включает 238 видов (с учетом внутривидовых форм — 258), из которых коловраток — 144 (60.5%), ветвистоусых — 65 (27.3%) и веслоногих ракообразных — 29 (12.2%) видов (табл. 7.4.1).

Таблица 7.4.1. Таксономический состав зоопланктона исследованных участков р. Ильдь и Волжского плеса Рыбинского водохранилища

ТАКСОНЫ	I	IIa	IIб	IIв	III
ТИП ROTIFERA Cuvier, 1817					
Класс Eurotatoria De Ridder, 1957					
Подкласс Bdelloidea Hudson, 1884					
<i>Bdelloida</i> spp. (non det.)	+	+	+	+	+
Отряд Philodinida Melone and Ricci, 1995					
Сем. Philodinidae Ehrenberg, 1838					
Род Dissotrocha Bryce, 1910					
<i>Dissotrocha aculeata</i> (Ehrenberg, 1832)	+	-	+	+	-
Род Macrotrachela Milne, 1886					
<i>Macrotrachela crucicornis</i> (Murray, 1905)	-	-	-	-	-
<i>Macrotrachela</i> sp. (non det.)	+	-	-	-	-
Род Philodina Ehrenberg, 1830					
<i>Philodina acuticornis</i> Murray, 1902	-	-	+	-	-
<i>Ph. citrina</i> Ehrenberg, 1832	+	-	+	-	-
Род Rotaria Scopoli, 1777					
<i>Rotaria neptunia</i> (Ehrenberg, 1832)	+	-	+	+	+
<i>R. rotatoria</i> (Pallas, 1766)	+	-	+	+	-

Таблица 7.4.1. (продолжение)

ТАКСОНЫ	I	IIa	IIб	IIв	III
Подкласс Monogononta Plate, 1889					
Надотряд Gnesiotrocha Kutikova, 1970					
Отряд Collothecacea Harring, 1913					
Сем. Collothecidae Harring, 1913					
Род Collotheca Harring, 1913					
<i>Collotheca</i> sp. (non det.)		+	-	+	+
Отряд Flosculariacea Harring, 1913					
Сем. Conochilidae Harring, 1913					
Род Conochiloides Hlava, 1904					
<i>Conochiloides coenobasis</i> Skorikov, 1914		-	-	+	+
<i>C. natans</i> (Seligo, 1900)		-	-	-	-
<i>C. dossuarius</i> (Hudson, 1885)		-	-	+	-
Род Conochilus Ehrenberg, 1834					
<i>Conochilus hippocrepis</i> (Schränk, 1830)		+	+	+	+
<i>C. unicornis</i> Rousselet, 1892		+	-	+	+
Сем. Flosculariidae Ehrenberg, 1838					
Род Floscularia Cuvier, 1798					
<i>Floscularia ringens</i> (Linnaeus, 1758)		-	-	+	-
Сем. Hexarthridae Bartos, 1959					
Род Hexarthra Schmarda, 1854					
<i>Hexarthra mira</i> (Hudson, 1871)		-	-	+	+
Сем. Testudinellidae Harring, 1913					
Род Pompholyx Gosse, 1851					
<i>Pompholyx complanata</i> Gosse, 1851		-	-	-	-
<i>P. sulcata</i> (Hudson, 1885)		+	+	+	+
Род Testudinella Bory de St. Vincent, 1826					
<i>Testudinella mucronata</i> (Gosse, 1886)		-	-	+	-
<i>T. parva</i> (Ternetz, 1892)		+	-	-	-
<i>T. patina intermedia</i> (Anderson, 1889)		+	-	-	-
<i>T. p. patina</i> (Hermann, 1783)		+	+	+	+
Сем. Trochosphaeridae Harring, 1913					
Род Filinia Bory De Saint Vincent, 1824					
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)		+	+	+	+
<i>F. major</i> (Colditz, 1914)		+	-	+	-
<i>F. passa</i> (O.F. Müller, 1786)		-	-	-	-
<i>F. terminalis</i> (Plate, 1886)		-	-	+	+
Надотряд Pseudotrocha Kutikova, 1970					
Отряд Ploima Hudson & Gosse, 1886					
Ord. Ploima (non det.)		+	-	-	-
Сем. Asplanchnidae Eckstein, 1883					
Род Asplanchna Gosse, 1850					
<i>Asplanchna girodi</i> De Geurne, 1888		-	-	+	-
<i>A. henrietta</i> Langhans, 1906		-	-	+	+

Таблица 7.4.1. (продолжение)

ТАКСОНЫ	I	IIa	IIб	IIв	III
<i>A. herricki</i> Guerne, 1888	–	–	+	+	+
<i>A. priodonta</i> Gosse, 1850	+	+	+	+	+
<i>A. sieboldi</i> (Leydig, 1854)	–	–	+	+	–
Сем. Brachionidae Wesenberglund, 1899					
Род Anuraeopsis Lauterborn, 1900					
<i>Anuraeopsis fissa</i> Gosse, 1851	+	–	+	–	–
Род Brachionus Pallas, 1766					
<i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851	+	+	+	+	+
<i>Br. calyciflorus ampiceros</i> (Ehrenberg, 1838)	–	–	+	–	–
<i>Br. c. anuraeformis</i> (Brehm, 1909)	–	–	+	+	–
<i>Br. c. calyciflorus</i> Pallas, 1776	–	–	+	+	+
<i>Br. c. dorcas</i> Gosse, 1851	+	–	+	+	–
<i>Br. c. spinosus</i> Wierzejski, 1891	–	–	+	+	+
<i>Br. diversicornis diversicornis</i> (Daday, 1883)	+	+	+	+	+
<i>Br. d. homoceros</i> (Wierzejski, 1891)	–	–	+	–	–
<i>Br. nilsoni</i> Ahlstrom, 1940	–	–	–	+	–
<i>Br. plicatilis</i> O.F. Müller, 1786	–	–	+	–	–
<i>Br. quadridentatus brevispinus</i> Ehrenberg, 1832	+	–	–	–	–
<i>Br. q. cluniorbicularis</i> (Skorikov, 1894)	+	–	–	–	–
<i>Br. q. quadridentatus</i> Hermann, 1783	+	+	+	+	+
<i>Br. urceus</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	+	+	–
Род Kellicottia Ahlstrom, 1938					
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)	+	–	+	+	+
Род Keratella Bory de St. Vincent, 1822					
<i>Keratella cochlearis cochlearis</i> (Gosse, 1851)	+	+	+	+	+
<i>K. c. hispida</i> (Lauterborn, 1898)	–	–	+	+	–
<i>K. c. robusta</i> (Lauterborn, 1900)	–	–	+	–	–
<i>K. c. tecta</i> (Gosse, 1851)	+	–	+	+	+
<i>K. irregularis</i> (Lauterborn, 1898)	–	–	+	–	–
<i>K. quadrata dispersa</i> Carlin, 1943	–	–	+	–	–
<i>K. q. frenzeli</i> (Eckstein, 1895)	–	–	–	+	+
<i>K. q. quadrata</i> (O.F. Müller, 1786)	+	+	+	+	+
<i>K. serrulata curvicornis</i> (Rylov, 1926)	+	–	–	–	–
<i>K. testudo</i> (Ehrenberg, 1832)	+	–	+	+	–
Род Notholca Gosse, 1886					
<i>Notholca acuminata</i> (Ehrenberg, 1832)	+	–	+	+	+
<i>N. labis</i> Gosse, 1887	+	–	+	+	–
<i>N. squamula</i> (O.F. Müller, 1786)	+	–	–	–	–
Род Platygaster Hanning, 1913					
<i>Platygaster patulus</i> (O.F. Müller, 1786)	+	–	+	+	–
<i>P. quadricornis</i> (Ehrenberg, 1832)	+	–	+	+	+
Сем. Dicranophoridae Hanning, 1913					
Род Aspelma Hanning and Myers, 1928					

Таблица 7.4.1. (продолжение)

ТАКСОНЫ	I	IIa	IIб	IIв	III
<i>Aspelta angusta</i> Harring et Myers, 1928	+	—	—	—	—
Род <i>Encentrum</i> Ehrenberg, 1838					
<i>Encentrum martoides</i> Fott, 1960	+	—	—	—	—
<i>E. sp.</i> (non det.)	+	—	—	—	—
Сем. Euchlanidae Ehrenberg, 1838					
Род <i>Dipleuchlanis</i> De Beauchamp, 1910					
<i>Dipleuchlanis propatula</i> (Gosse, 1886)	—	—	—	+	—
Род <i>Euchlanis</i> Ehrenberg, 1832					
<i>Euchlanis deflexa</i> (Gosse, 1851)	+	—	+	—	—
<i>Eu. dilatata</i> Ehrenberg, 1832	+	+	+	+	+
<i>Eu. incisa</i> Carlin, 1939	+	+	+	+	+
<i>Eu. lucksiana</i> Hauer, 1930	+	—	+	+	+
<i>Eu. lyra</i> Hudson, 1886	+	—	+	+	—
<i>Eu. meneta</i> Myers, 1930	+	+	—	—	—
<i>Eu. triquetra</i> Ehrenberg, 1838	+	—	—	—	—
Сем. Gastropodidae Harring, 1913					
Род <i>Ascomorpha</i> Perty, 1850					
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty, 1850	+	—	+	+	—
<i>A. minima</i> Hofsten, 1909	—	—	+	+	—
Род <i>Gastropus</i> Imhof, 1888					
<i>Gastropus hyptopus</i> (Ehrenberg, 1838)	+	—	+	+	—
<i>G. styliifer</i> Imhof, 1891	—	—	+	+	—
Сем. Lecanidae Remane, 1933					
Род <i>Lecane</i> Nitzsch, 1827					
<i>Lecane arcuata</i> (Bryce, 1891)	+	—	—	—	—
<i>L. brachydactyla</i> (Stenroos, 1898)	+	—	—	—	—
<i>L. bulla</i> (Gosse, 1851)	+	+	+	+	—
<i>L. closterocerca</i> (Schmarda, 1859)	+	+	+	—	—
<i>L. cornuta rotunda</i> (Fadeev, 1927)	+	+	+	—	+
<i>L. crenata</i> (Harring, 1913)	+	—	—	—	+
<i>L. flexilis</i> (Gosse, 1886)	+	—	+	—	—
<i>L. ludwigii</i> (Eckstein, 1883)	—	+	+	—	—
<i>L. luna luna</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+	+	+	—
<i>L. l. presumpta</i> Ahlstrom, 1938	+	—	+	—	—
<i>L. lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	+	+	+	+	+
<i>L. ohioensis</i> (Herrick, 1885)	+	—	—	—	—
<i>L. pyriformis</i> (Daday, 1905)	+	—	—	—	—
<i>L. quadridentata</i> (Ehrenberg, 1832)	+	—	—	—	—
<i>L. stenroosi</i> (Meissner, 1908)	+	—	+	+	+
Сем. Lepadellidae Harring, 1913					
Род <i>Colurella</i> Bory de St. Vincent, 1824					
<i>Colurella colurus</i> (Ehrenberg, 1830)	+	—	—	—	—
<i>C. obtusa</i> (Gosse, 1886)	+	—	+	—	—

Таблица 7.4.1. (продолжение)

ТАКСОНЫ	I	IIa	IIб	IIв	III
<i>C. uncinata bicuspidata</i> (Ehrenberg, 1832)	–	–	+	–	–
<i>C. u. uncinata</i> (O. F. Müller, 1773)	+	–	–	–	–
Род <i>Lepadella</i> Bory de St. Vincent, 1826					
<i>Lepadella ovalis</i> (O.F. Müller, 1786)	+	+	+	–	+
<i>L. patella</i> (O.F. Müller, 1773)	–	–	+	–	–
Сем. <i>Lindiidae</i> Harring and Myers, 1924					
Род <i>Lindia</i> Dujardin, 1841					
<i>Lindia janickii</i> Wiszniewski, 1934	+	–	–	–	–
<i>L. torulosa</i> Dujardin, 1841	+	–	–	–	–
Сем. <i>Mytilinidae</i> Harring, 1913					
Род <i>Lophocharis</i> Ehrenberg, 1838					
<i>Lophocharis naias</i> Wulfert, 1942	+	–	+	+	–
<i>L. salpina</i> (Ehrenberg, 1834)	+	–	+	+	–
Род <i>Mytilina</i> Bory de St. Vincent, 1826					
<i>Mytilina bicarinata</i> (Perty, 1850)	+	–	–	–	–
<i>M. mucronata</i> (O.F. Müller, 1773)	+	–	+	+	–
<i>M. ventralis redunca</i> (Ehrenberg, 1832)	–	–	+	–	+
<i>M. ventralis ventralis</i> (Ehrenberg, 1832)	+	+	+	+	+
Сем. <i>Notommatidae</i> Hudson and Gosse, 1886					
Род <i>Cephalodella</i> Bory de St. Vincent, 1826					
<i>Cephalodella catellina</i> (O. F. Müller, 1786)	+	–	–	–	–
<i>C. forficula</i> (Ehrenberg, 1832)	+	–	–	–	–
<i>C. gibba gibba</i> (Ehrenberg, 1832)	+	+	+	+	+
<i>C. g. microdactyla</i> Koch-Althaus, 1963	+	–	–	–	–
<i>C. incila</i> Wulfert, 1937	+	–	–	–	–
<i>C. tantilla</i> Myers, 1924	+	–	–	–	–
<i>C. ventripes</i> (Dixon-Nuttall, 1901)	+	–	+	–	–
Род <i>Enteroplea</i> Ehrenberg, 1830					
<i>Enteroplea lacustris</i> Ehrenberg, 1830	–	–	+	–	–
Род <i>Eosphora</i> Ehrenberg, 1830					
<i>Eosphora najas</i> Ehrenberg, 1830	–	–	+	+	–
<i>E. sp.</i> (non det.)	+	–	–	–	–
Род <i>Notommata</i> Ehrenberg, 1830					
<i>Notommata aurita</i> (O.F. Müller, 1786)	+	–	–	+	–
<i>N. copeus</i> Ehrenberg, 1934	–	–	+	–	–
Род <i>Pleurotrocha</i> Ehrenberg, 1830					
<i>Pleurotrocha petromyzon</i> Ehrenberg, 1830	+	–	–	–	–
Сем. <i>Proalidae</i> Harring and Myers, 1924					
Род <i>Proales</i> Gosse, 1886					
<i>Proales sigmoidea</i> (Skorikov, 1896)	+	–	–	–	–
Сем. <i>Scaridiidae</i> Manfredi, 1927					
Род <i>Scaridium</i> Ehrenberg, 1830					
<i>Scaridium longicaudum</i> (O.F. Müller, 1786)	+	–	–	–	–

Таблица 7.4.1. (продолжение)

ТАКСОНЫ	I	IIa	IIб	IIв	III
Сем. Synchaetidae Hudson & Gosse, 1886					
Род Ploesoma Herrick, 1885					
<i>Ploesoma hudsoni</i> (Imhof, 1891)	—	+	+	+	+
<i>P. lenticulare</i> (Herrick, 1885)	—	—	—	—	+
<i>P. triacanthum</i> (Bergendal, 1892)	—	—	—	—	+
<i>P. truncatum</i> (Levander, 1894)	—	—	—	+	+
Род Polyarthra Ehrenberg, 1834					
<i>Polyarthra dolichoptera</i> (Idelson, 1925)	+	+	+	+	+
<i>P. euryptera</i> (Wierzejski, 1891)	+	—	+	+	+
<i>P. longiremis</i> Carlin, 1943	+	+	+	+	+
<i>P. luminosa</i> Kutikova, 1962	+	+	+	+	+
<i>P. major</i> Burckhardt, 1900	+	+	+	+	+
<i>P. minor</i> Voigt, 1904	—	—	—	—	+
<i>P. vulgaris</i> Carlin, 1943	+	—	+	+	—
Род Synchaeta Ehrenberg, 1832					
<i>Synchaeta grandis</i> Zacharias, 1893	—	—	+	+	—
<i>S. kitina</i> Rousselet, 1902	—	—	+	+	+
<i>S. oblonga</i> Ehrenberg, 1831	—	—	+	—	—
<i>S. pectinata</i> Ehrenberg, 1832	+	—	+	+	+
<i>S. stylata</i> Wierzejski, 1893	—	—	—	+	+
<i>S. tremula</i> (O.F. Müller, 1786)	+	+	+	+	+
Сем. Trichocercidae Harring, 1913					
Род Trichocerca Lamarck, 1801					
<i>Trichocerca</i> (D.) <i>brachyura</i> (Gosse, 1851)	+	—	—	+	—
<i>T. (D.) inermis</i> (Linder, 1904)	—	—	+	—	—
<i>T. (D.) intermedia</i> (Stenroos, 1898)	+	—	+	+	+
<i>T. (D.) parvula</i> Carlin, 1939	—	—	+	—	+
<i>T. (D.) porcellus</i> (Gosse, 1886)	—	—	+	+	+
<i>T. (D.) rousseleti</i> (Voigt, 1901)	+	—	+	+	+
<i>T. (D.) ruttneri</i> Donner, 1953	—	—	+	—	—
<i>T. (D.) similis</i> (Wierzejski, 1893)	+	+	+	+	+
<i>T. (D.) tenuior</i> (Gosse, 1886)	—	—	+	+	+
<i>T. (D.) weberi</i> (Jennings, 1903)	—	—	+	—	—
<i>T. bicristata</i> (Gosse, 1887)	+	—	—	—	—
<i>T. capucina</i> (Wierzejski & Zacharias, 1893)	+	+	+	+	+
<i>T. cylindrica</i> (Imhof, 1891)	+	+	+	+	+
<i>T. elongata</i> (Gosse, 1886)	+	—	+	—	+
<i>T. longiseta</i> (Schrank, 1802)	+	+	—	+	—
<i>T. multicrinis</i> (Kellicott, 1897)	—	—	—	+	—
<i>T. pusilla</i> (Lauterborn, 1898)	+	+	+	+	+
<i>T. rattus carinata</i> (Ehrenberg, 1830)	+	—	+	+	—
<i>T. rattus minor</i> Fedeev, 1925	+	—	+	—	—
<i>T. rattus rattus</i> (O.F. Müller, 1776)	+	—	+	+	—

Таблица 7.4.1. (продолжение)

ТАКСОНЫ	I	IIa	IIб	IIв	III
<i>T. stylata</i> (Gosse, 1851)	–	–	+	+	+
Сем. Trichotriidae Harring, 1913					
Род Trichotria Bory de St. Vincent, 1827					
<i>Trichotria pocillum bergi</i> (Meissner, 1908)	+	–	+	–	–
<i>T. pocillum pocillum</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+	+	+	+
<i>T. truncata</i> (Whitelegge, 1889)	+	–	+	+	+
Род Wolga Skorikov, 1903					
<i>Wolga spinifera</i> (Western, 1903)	–	+	–	–	–
ТИП ARTHROPODA Latreille, 1829					
ПОДТИП CRUSTACEA Brünnich, 1772					
Класс Branchiopoda Latreille, 1817					
Подкласс Phyllopoda Preuss, 1951					
Отряд Diplostraca Gerstaecker, 1866					
Подотряд Cladocera Latreille, 1829					
Инфраотряд Anomopoda Sars, 1865					
Сем. Bosminidae Sars, 1865					
Род Bosmina Baird, 1845					
<i>Bosmina (Bosmina) longirostris</i> (O.F. Müller, 1785)	+	+	+	+	+
<i>B. (Eubosmina) coregoni</i> Baird, 1857	+	–	+	+	+
<i>B. (Eu.) crassicornis</i> Lilljeborg, 1887	+	–	+	+	+
<i>B. (Eu.) longispina</i> Leydig, 1860	+	–	+	+	+
Сем. Chydoridae Dybowski et Grochowski, 1894					
Подсем. Aloninae Frey, 1967					
Род Acroperus Baird, 1843					
<i>Acroperus angustatus</i> (Sars, 1863)	+	+	–	–	–
<i>A. harpae</i> (Baird, 1834)	+	+	+	+	–
Род Alona Baird, 1843					
<i>Alona affinis</i> (Leydig, 1860)	+	–	+	+	+
<i>A. costata</i> Sars, 1862	+	+	+	+	–
<i>A. guttata</i> Sars, 1862	+	+	+	+	–
<i>A. intermedia</i> Sars, 1862	+	–	–	+	–
<i>A. quadrangularis</i> (O.F. Müller, 1776)	+	–	+	+	+
<i>A. rectangula</i> Sars, 1862	+	+	+	+	+
Род Camptocercus Baird, 1843					
<i>Camptocercus rectirostris</i> Sars, 1862	+	–	–	–	–
Род Graptoleberis Sars, 1862					
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, 1851)	+	+	+	–	–
Род Leydigia Kurz, 1875					
<i>Leydigia acanthocercoides</i> (Fischer, 1854)	–	–	+	–	–
<i>L. leydigi</i> (Schoedler, 1863)	–	–	+	+	+
Род Monospilus Sars, 1862					
<i>Monospilus dispar</i> Sars, 1862	+	–	–	–	+
Род Rhynchotalona Norman, 1903					

Таблица 7.4.1. (продолжение)

ТАКСОНЫ	I	IIa	IIб	IIв	III
<i>Rhynchotalona falcata</i> (Sars, 1862)	–	–	+	–	+
Подсем. Chydorinae Dybowski et Grochowski, 1894					
Род Alonella Sars, 1862					
<i>Alonella excisa</i> (Fischer, 1854)	+	–	–	–	–
<i>A. nana</i> (Baird, 1850)	–	–	+	+	–
Род Chydorus Leach, 1816					
<i>Chydorus gibbus</i> Sars, 1891	–	–	+	+	–
<i>Ch. ovalis</i> Kurz, 1875	+	–	+	–	–
<i>Ch. sphaericus</i> (O.F. Müller, 1785)	+	+	+	+	+
Род Disparalona Fryer, 1968					
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch, 1841)	+	+	+	+	+
Род Picripleuroxus Baird, 1843					
<i>Picripleuroxus laevis</i> (Sars, 1862)	+	+	–	–	–
<i>P. striatus</i> (Schoedler, 1863)	+	–	–	+	–
Род Pleuroxus Baird, 1843					
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine, 1820)	+	+	+	+	–
<i>P. trigonellus</i> (O.F. Müller, 1776)	+	–	+	+	–
<i>P. truncatus</i> (O.F. Müller, 1785)	+	+	–	–	–
<i>P. uncinatus</i> Baird, 1850	–	–	–	+	–
Сем. Daphniidae Straus, 1820					
Род Scapholeberis Schoedler, 1858					
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+	+	+	+
Род Daphnia O.F. Müller, 1785					
<i>Daphnia (Daphnia) cristata</i> Sars, 1862	+	–	+	+	+
<i>D. (D.) cucullata</i> Sars, 1862	+	–	+	+	+
<i>D. (D.) curvirostris</i> Eylmann, 1887	–	–	–	+	–
<i>D. (D.) galeata</i> Sars, 1864	+	–	+	+	+
<i>D. (D.) hyalina</i> Leydig, 1860	–	–	–	+	–
<i>D. (D.) longiremis</i> Sars, 1862	+	–	+	+	+
<i>D. (D.) longispina</i> (O.F. Müller, 1785)	+	–	+	+	+
<i>D. (D.) pulex</i> Leydig, 1860	+	–	–	–	–
Род Ceriodaphnia Dana, 1853					
<i>Ceriodaphnia laticaudata</i> O.F. Müller, 1867	–	–	–	+	–
<i>C. megops</i> Sars, 1862	+	–	+	–	–
<i>C. pulchella</i> Sars, 1862	+	+	+	+	+
<i>C. quadrangula</i> (O.F. Müller, 1785)	+	+	+	+	+
<i>C. reticulata</i> (Jurine, 1820)	–	+	+	+	–
<i>C. rotunda</i> Sars, 1862	–	–	+	+	–
Род Simocephalus Schoedler, 1858					
<i>Simocephalus expinosus</i> (De Geer, 1778)	–	+	+	–	–
<i>S. serrulatus</i> (Koch, 1841)	–	–	+	–	–
<i>S. vetulus</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+	+	+	–
Сем. Euryercidae Kurz, 1875 sensu Dumont & Silva-Briano, 1998					

Таблица 7.4.1. (продолжение)

ТАКСОНЫ	I	IIa	IIб	IIв	III
Род <i>Eurycercus</i> Baird, 1843					
<i>Eurycercus (Eurycercus) lamellatus</i> (O. F. Müller, 1776)	+	-	+	+	-
<i>E. (Teretifrons) glacialis</i> Lilljeborg, 1887	-	-	+	-	-
Сем. Ilyocryptidae Smirnov, 1992					
Род <i>Ilyocryptus</i> Sars, 1862					
<i>Ilyocryptus sordidus</i> (Liévin, 1848)	+	+	+	-	-
Сем. Macrothricidae Norman et Brady, 1867					
Род <i>Bunops</i> Birge, 1893					
<i>Bunops serricaudata</i> (Daday, 1888)	+	-	-	-	-
Род <i>Drepanothrix</i> Sars, 1862					
<i>Drepanothrix dentata</i> (Euren, 1861)	-	-	-	+	-
Род <i>Macrothrix</i> Baird, 1843					
<i>Macrothrix laticornis</i> (Jurine, 1820)	+	-	-	-	-
<i>M. rosea</i> (Lievin, 1848)	-	-	+	-	-
<i>M. spinosa</i> King, 1853	-	-	-	+	-
Сем. Moinidae Goulden, 1968					
Род <i>Moina</i> Baird, 1850					
<i>Moina macrocopa</i> (Straus, 1820)	+	-	+	-	-
<i>M. micrura</i> Kurz, 1874	-	+	+	+	-
Инфраотряд Ctenopoda Sars, 1865					
Сем. Sididae Baird, 1850					
Род <i>Sida</i> Straus, 1820					
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+	+	+	+
Род <i>Limnosida</i> Sars, 1862					
<i>Limnosida frontosa</i> Sars, 1862	-	-	+	+	+
Род <i>Diaphanosoma</i> Fisher, 1850					
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Liévin, 1848)	+	+	+	+	+
<i>D. orghidani</i> Negrea, 1982	-	+	+	+	+
Инфраотряд Harplopoda Sars, 1865					
Сем. Leptodoridae Lilljeborg, 1861					
Род <i>Leptodora</i> Lilljeborg, 1861					
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	-	-	+	+	+
Инфраотряд Onychopoda Sars, 1865					
Сем. Cercopagididae Mordukhai-Boltovskoi, 1968					
Род <i>Bythotrephes</i> Leydig, 1860					
<i>Bythotrephes longimanus</i> Leydig, 1860	-	-	-	+	+
Сем. Polyphemidae Baird, 1845					
Род <i>Polyphemus</i> O.F. Müller, 1785					
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	+	+	+
Класс Maxillopoda Dahl, 1956					
Подкласс Copepoda Milne-Edwards, 1840					
Отряд Calanoida Sars, 1903					
Сем. Diaptomidae Sars, 1903					

Таблица 7.4.1. (продолжение)

ТАКСОНЫ	I	IIa	IIб	IIв	III
Подсем. Diaptominae Sars, 1903					
Род Eudiaptomus Kiefer, 1932					
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)	—	+	+	+	+
<i>E. graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)	—	—	+	+	+
Сем. Temoridae Sars, 1902					
Род Eurytemora Giesbrecht, 1881					
<i>Eurytemora affinis</i> (Poppe, 1880)	—	—	+	+	—
<i>E. lacustris</i> (Poppe, 1887)	—	—	—	—	+
<i>E. velox</i> (Lilljeborg, 1853)	—	+	+	+	+
Род Hetercope G. O. Sars, 1862					
<i>Hetercope appendiculata</i> Sars, 1863	—	—	+	+	+
Отряд Cyclopoida Burmeister, 1834					
Сем. Cyclopidae Dana, 1846					
Подсем. Eucyclopinae					
Род Eucyclops Claus, 1893					
<i>Eucyclops macruroides</i> (Lilljeborg 1901)	+	+	+	+	—
<i>Eu. macrurus</i> (Sars, 1863)	—	—	+	+	+
<i>Eu. serrulatus</i> (Fischer, 1851)	+	+	+	+	—
Род Macrocyclus Claus, 1893					
<i>Macrocyclus albidus</i> (Jurine, 1820)	+	—	+	—	—
<i>M. distinctus</i> (Richard, 1887)	+	—	—	—	—
Род Paracyclops Claus, 1893					
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	+	—	+	+	+
Подсем. Cyclopinae					
Род Acanthocyclops Kiefer, 1927					
<i>Acanthocyclops americanus</i> (Marsh, 1892)	—	+	+	+	+
<i>A. robustus</i> (Sars, 1863)	—	—	+	+	+
<i>A. vernalis</i> (Fischer, 1853)	—	—	+	+	+
Род Cyclops O.F. Müller, 1776					
<i>Cyclops abyssorum</i> Sars, 1863	—	—	—	+	—
<i>C. kolensis</i> Lilljeborg, 1901	—	—	+	+	+
<i>C. scutifer</i> Sars, 1863	+	—	—	+	+
<i>C. strenuus</i> Fischer, 1851	—	—	+	+	+
<i>C. vicinus</i> Uljanin, 1875	—	—	+	+	+
Род Diacyclops Kiefer, 1927					
<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus, 1857)	—	—	+	+	+
<i>D. bisetosus</i> (Rehberg, 1880)	+	—	—	—	—
<i>D. languidoides</i> (Lilljeborg, 1901)	—	—	+	+	+
<i>D. nanus</i> (Sars, 1863)	—	—	+	+	—
Род Megacyclops Kiefer, 1927					
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)	—	—	+	+	+
Род Mesocyclops Sars, 1913					
<i>Mesocyclops leucarti</i> (Claus, 1857)	+	+	+	+	+

Таблица 7.4.1. (продолжение)

ТАКСОНЫ	I	IIa	IIб	IIв	III
Род <i>Thermocyclops</i> Kiefer, 1927					
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer, 1853)	+	+	+	+	+
<i>Th. dybowskii</i> (Lande, 1890)	–	–	–	+	–
<i>Th. oithonoides</i> (Sars, 1863)	+	+	+	+	+

Среди коловраток отмечены представители 24 семейств, из них наибольшим богатством отличаются сем. Brachionidae — 31 вид и формы, сем. Trichocercidae — 21 вид и формы, сем. Synchaetidae — 17 видов, сем. Lecanidae — 15 видов и форм, и сем. Notommatidae — 13 видов и форм. Ветвистоусые ракообразные представлены 11 семействами. Таксономическое богатство Cladocera формируют главным образом представители семейств Chydoridae (26 видов) и Daphniidae (18 видов); в меньшей степени — семейств Macrothricidae (5 видов), Bosminidae (4 вида) и Sididae (4 вида). Фауну веслоногих ракообразных составляют представители подсемейств Cyclopinae (17 видов) и Eucyclopinae (6 видов), семейств Temoridae (4 вид) и Diaptomidae (2 вида).

Полнота выявленного видового богатства оценивается степенью насыщения кумулятивной кривой изменения обнаруженного числа видов в зависимости от количества просмотренных проб. Полученная для изученной водной системы оценка полноты выявленного видового богатства зоопланктона может быть аппроксимирована логарифмической функцией с асимптотическим насыщением при 210 видах (рис. 7.4.1).

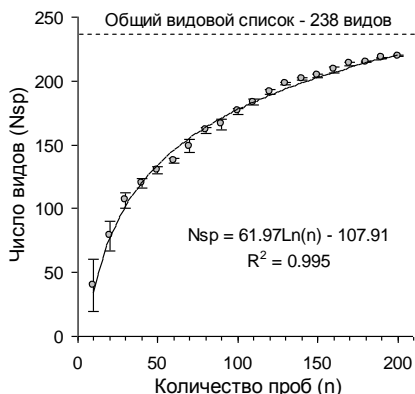


Рис. 7.4.1. Кривая зависимости числа обнаруженных видов зоопланктона в фаунистическом списке от объема наблюдений (по материалам интегральных проб за 2009–2011 гг.).

Учитывая, что общий список фауны зоопланктона водной системы притока и приемника включает 238 видов, а зона плато “кривой сборщика” устанавливается на 210 видах, можно говорить о том, что видовой состав зоопланктона выявлен достаточно полно, и значительного расширения фаунистического списка в ходе последующих исследований ожидать не следует.

Минимальные значения таксономического богатства и систематического разнообразия фауны зоопланктона наблюдали в Волжском плесе Рыбинского водохранилища (табл. 7.4.2). Более высокими, по сравнению с водохранилищем, значениями параметров фауны зоопланктона характеризуется зона свободного течения притока, отличающаяся значительным разнообразием речных биотопов (наличие зарослей, различия в интенсивности водообмена, температуры воды и др.) и видимым стоковым течением (0.1–0.7 м/с), обуславливающим обогащение фауны за счет дрейфа планктона. Максимальное фаунистическое богатство и систематическое разнообразие формируется в устьевой области притока, и, главным образом, в ее фронтальной зоне, где происходит контакт разнотипных водных масс реки и водохранилища, и которую по совокупности признаков (проявление краевого эффекта) мы определяем как экотон (Болотов и др., 2010, 2011, 2012 *а, б*; Крылов и др., 2010).

Таблица 7.4.2. Показатели таксономического богатства, систематического разнообразия и таксономической сложности фауны зоопланктона гидроэкологических зон водной системы притока и приемника

Показатель		I	IIa	IIб	IIв	III
Число видов		153	67	171	155	107
Число родов		69	41	72	65	52
Число семейств		32	24	32	30	27
Среднее число	видов в семействе	4.78	2.79	5.34	5.17	3.96
	родов в семействе	2.16	1.71	2.25	2.17	1.93
	видов в роде	2.22	1.63	2.38	2.38	2.06
AvTD Δ^+		77.67	80.90	80.77	81.40	81.12
VarTD (Λ^+)		557.19	525.94	505.51	505.34	520.11

Оценки таксономического разнообразия (AvTD) сообществ гидроэкологических зон близки к среднеожидаемым значениям

(рис. 7.4.2). Наибольший уровень таксономического разнообразия регистрировали в устьевой области притока и, главным образом, переходной зоне приемника, где значения ΔvTD превышали статистически ожидаемые. Сравнительно низким разнообразием отличалось сообщество зоны свободного течения притока, зоопланктон которой характеризуется сильной неравномерностью таксономической структуры и преобладанием в иерархическом древе планктонного таксоценоза моно- и олиговидовых ветвей. При этом величина таксономического разнообразия зоопланктона проточного участка реки лежит за пределами нижней кривой 95%-го доверительного интервала для исследованной водной системы притока и водоема-приемника.

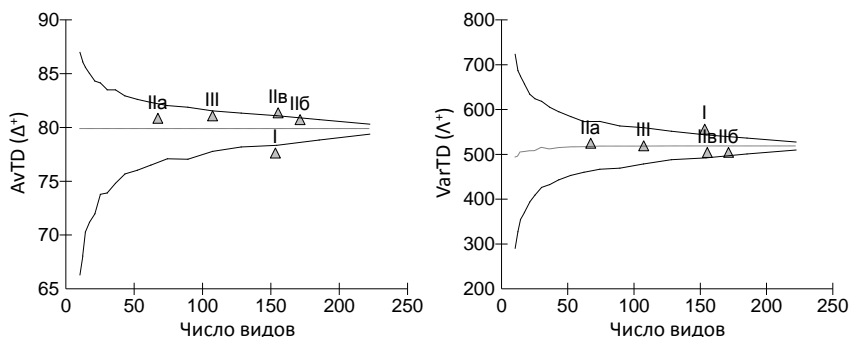


Рис. 7.4.2. Показатели таксономической сложности зоопланктона устьевой области притока, устьевой области и приемника и 95%-ные вероятностные воронки распределения индексов.

Значения индекса VarTD , рассчитанные для исследованных сообществ, свидетельствуют о более высокой вариабельности иерархического дерева для таксоценоза реки ($\Delta+ = 557.19$) и минимальной — для ее устьевой области ($\Delta+ = 505.43$). При этом сами индексы таксономического разнообразия связаны обратной зависимостью ($r = -0.82$, $P < 0.001$): чем выше таксономическое разнообразие сообщества, тем более выровненное таксономическое древо ему соответствует.

Показатель $\Delta+$ значимо коррелирует с параметром Фруда, характеризующим уровень гидрологической нестабильности районированных зон ($r = 0.90$, $P < 0.05$), содержанием растворенного

кислорода ($r = -0.78$, $P < 0.05$) и коэффициентом трофности Мяэметса ($r = -0.49$, $P < 0.05$). Показатель $\Lambda+$ согласованно варьирует с температурой ($r = -0.63$, $P < 0.05$) и прозрачностью воды ($r = 0.90$, $P < 0.05$), коэффициентом трофности ($r = 0.48$, $P < 0.05$), концентрацией растворенного кислорода ($r = 0.85$, $P < 0.05$) и величиной БПК₅ ($r = -0.76$, $P < 0.05$).

Сравнительный анализ видового состава зоопланктона показывает, что из 238 обнаруженных видов общими для выделенных гидроэкологических зон были только 39. Это преимущественно эврибионтные, а также некоторые зарослевые и прибрежные виды с широким ареалом распространения. Основную их долю составляют коловратки (26 видов), в меньшей степени — ракообразные (Cladocera — 10, Copepoda — 3 вида). К общим для всех гидроэкологических зон видам относятся коловратки *Asplanchna priodonta*, Bdelloida spp. (non det.), *Brachionus angularis*, *Br. diversicornis*, *Br. quadridentatus*, *Cephalodella gibba*, *Conochilus hippocrepsis*, *Euchlanis dilatata*, *Eu. incisa*, *Filinia longiseta*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Lecane lunaris*, *Mytilina ventralis*, *Polyarthra dolichoptera*, *P. longiremis*, *P. luminosa*, *P. major*, *Pompholyx sulcata*, *Synchaeta tremula*, *Testudinella patina*, *Trichocerca (D.) similis*, *T. capucina*, *T. cylindrica*, *T. pusilla*, *Trichotria pocillum*, ветвистоусые рачки — *Alona rectangula*, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia pulchella*, *C. quadrangula*, *Chydorus sphaericus*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Disparalona rostrata*, *Polyphemus pediculus*, *Scapholeberis mucronata*, *Sida crystallina*, и веслоногие ракообразные — *Mesocyclops leucarti*, *Thermocyclops crassus*, *Th. oithonoides*.

Видовое богатство и оценка таксономического разнообразия зоопланктона зоны свободного течения притока

В зоопланктоне зоны свободного течения притока в 2009–2011 гг. обнаружено 137 видов, из которых коловраток — 90, ветвистоусых ракообразных — 37, веслоногих — 10 видов. Основу фауны составляли планктонные, в меньшей степени — мейобентосные (главным образом представители Bdelloida, родов *Dissotrocha*, *Rotaria*, *Alona*, *Eucyclops*, *Macrocyclops*, *Paracyclops* и др.) и зарослевые (представители родов *Cephalodella*, *Eosphora*, *Euchlanis*, *Lindia*, *Lophocharis*, *Notommata* и др.) виды.

В зоне свободного течения наиболее часто встречалась *Euchlanis dilatata* ($P = 75\%$), реже (50–58%) — *Bdelloida* sp., *Testudinella patina*, *Trichotria pocillum* и копеподиты Cyclopoida.

По сравнению с годом, близким по метеорологическим условиям к среднемноголетним значениям, в жаркие годы снижается видовое богатство и встречаемость ракообразных. Так, в фоновом 2009 г. в зоне свободного течения притока отмечено 30 видов ракообразных, а в условиях жарких лет — 23–24 (табл. 7.4.3). При этом встречаемость ветвистоусого рачка *Bosmina longirostris* в жаркие годы снизилась с 64 до 18%, *B. coregoni*, *B. longispina*, *Daphnia cristata* исчезли совсем, а представитель копепод — *Thermocyclops oithonoides* — замещен близкородственным видом *T. crassus*.

Таблица 7.4.3. Видовое богатство зоопланктона зоны свободного течения притока

Год	Rotifera	Cladocera	Copepoda	Всего
2009	58	23	7	88
2010	62	22	2	86
2011	39	19	4	62

В фауне зоопланктона зоны свободного течения притока обнаружено 28 “уникальных” видов, не представленных в других гидроэкологических зонах исследованной водной системы (табл. 7.4.1.). Наибольшее их количество составляли коловратки (20 видов), в значительно меньшей степени — ветвистоусые (5 видов) и веслоногие (3 вида) ракообразные.

Анализ межсезонной структуры сходства видового состава зоопланктона зоны свободного течения позволяет выделить три основных видовых комплекса: 1 — зоопланктон фонового периода, 2 — зоопланктон, подверженный влиянию погодной термической аномалии, 3 — зоопланктон в условиях нарушающего воздействия весеннего половодья (рис. 7.4.3).

Видовой состав зоопланктона фонового и жарких лет отличался низким уровнем сходства: значение индекса сходства Жаккара с аномально жарким 2010 г. составил 39.2%, а с жарким 2011 г. — 28.2%. При этом жаркие годы обособляются от фонового периода специфичным фаунистическим кластером с

высоким уровнем бутструп-поддержки (87) и мерой общности видового состава зоопланктона равной 46.5%.

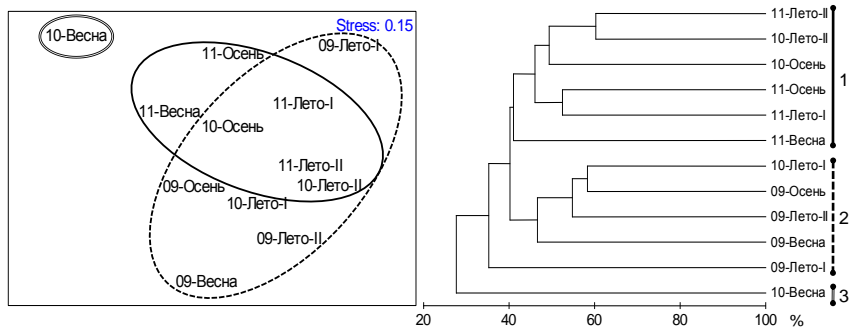


Рис. 7.4.3. Структура фаунистического сходства зоопланктона (по Брею-Кёртису) зоны свободного течения притока в 2009–2011 гг. Обозначения: 1 — период воздействия аномальной жары, 2 — фоновый период, 3 — период весеннего половодья.

Видовое богатство и оценка таксономического разнообразия зоопланктона переходной зоны притока устьевой области

В составе зоопланктона этой зоны в течение 2011 г. отмечено 67 видов, из которых коловраток — 34, ветвистоусых — 25 и веслоногих ракообразных — 8 видов. Высокой встречаемостью ($P = 75\text{--}100\%$) характеризуются коловратки *Bdelloida* ssp., *Euchlanis dilatata*, *Lecane lunaris*, *Testudinella patina*, *Trichotria pocillum*, а также ракообразные *Thermocyclops oithonoides*, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Chydorus sphaericus*, являющиеся индикаторами мезо- и эвтрофных вод (Мяэметс, 1980). Наибольшее видовое богатство зоопланктона этой зоны отмечалось в начале лета, минимальное — осенью (табл. 7.4.4).

По уровню сходства видового состава зоопланктона этой зоны можно выделить три основных кластера (рис. 7.4.4). Первый кластер (бутструп-поддержка — 81) соответствует сообществам, подверженным влиянию аномального прогрева воды в июне и июле 2011 г. В этот период зоопланктон отличался более высокой долей ракообразных в общем видовом богатстве (47.4–72.0%), присутствием теплолюбивых форм (*Ceriodaphnia quadrangula*, *C. reticulata*, *Diaphanosoma orghidani*, *Scapholeberis mucronata*, *Eurytemora velox*, *Mesocyclops leucarti*) и видов-

индикаторов мезо- и эвтрофных вод (*Brachionus quadridentatus*, *Moina micrura*, *Trichocerca cylindrica*, *T. longiseta*, *T. pusilla*).

Таблица 7.4.4. Число видов таксономических групп зоопланктона переходной зоны притока в вегетационный период 2011 г.

Месяц	Rotifera	Cladocera	Copepoda	Всего
Май	14	5	2	21
Июнь	20	14	4	38
Июль	7	12	6	25
Август	17	10	1	28
Сентябрь	12	3	0	15

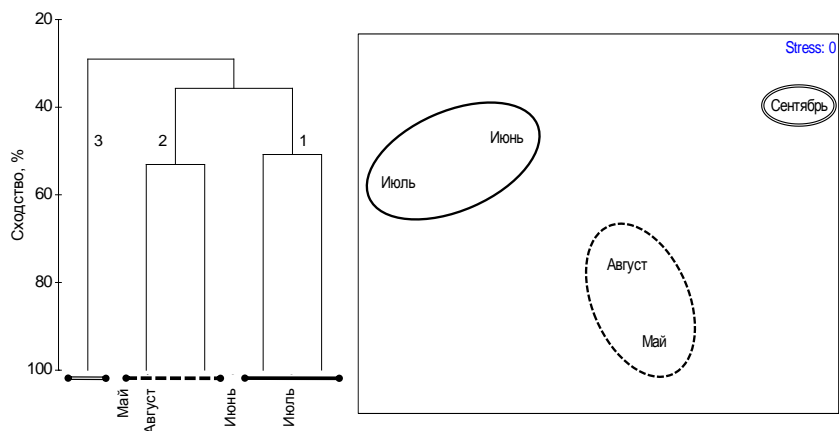


Рис. 7.4.4. Сходство видового состава зоопланктона (по Брею-Кёртису) переходной зоны притока в вегетационный период 2011 г. Обозначения: 1 — период воздействия аномальной жары, 2 — период, не подверженный влиянию волн аномальной жары, 3 — осенний период.

Второй кластер (бутстреп-поддержка — 71) объединяет сообщества, не затронутые волнами аномальной жары. В этот период встречались коловратки *Bipalpus hudsoni*, *Conochilus hippocrepis*, *Lecane ludvigii*, *Polyarthra dolychoptera*, *P. longiremis*, *Synchaeta tremula*, *Wolga spinifera*, а также ветвистоусые ракообразные *Ilyocryptus sordidus*, *Picripleuroxus laevis* и *Pleuroxus truncatus*. Третий кластер (бутстреп-поддержка — 100), выделяет обедненный в видовом отношении осенний зоо-

планктоценоз. Осенью в переходной зоне притока обнаружены виды *Euchlanis meneta*, *Alona rectangula* и *Pleuroxus aduncus*, присутствие которых не отмечено ранее для этой зоны.

Видовое богатство и оценка таксономического разнообразия зоопланктона фронтальной зоны устьевой области

В видовом составе зоопланктона этой зоны в 2009–2011 гг. зарегистрировано 156 видов планктонных беспозвоночных, в том числе представителей Rotifera — 98, Cladocera — 40, Copepoda — 18 видов.

В сообществе зоопланктона фронтальной зоны наиболее часто ($P = 80\text{--}95\%$) встречались *Trichocerca capucina*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina coregoni*, *Mesocyclops leucarti*, *Thermocyclops oithonoides*; высока встречаемость ($> 70\%$) видов-индикаторов мезо- и эвтрофных вод: *Filinia longiseta*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Polyarthra euryptera*, *Pompholyx sulcata*, *Bosmina longirostris* и *Daphnia cucullata*.

Относительного фонового по метеорологическим условиям периода, в аномально жарком 2010 г. возросла представленность коловраток (до 66% от списка видов), увеличилось общее видовое богатство зоопланктона (табл. 7.4.5).

Таблица 7.4.5. Видовое богатство зоопланктона фронтальной зоны

Год	Rotifera	Cladocera	Copepoda	Всего
2009	54	24	12	90
2010	83	29	13	125
2011	51	28	12	91

Анализ сходства видового состава зоопланктона фронтальной зоны позволяет выделить два основных видовых комплекса, соответствующих фоновому и жаркому периоду (рис. 7.4.5). Первый кластер (бутстреп-поддержка — 73) объединяет сообщества с наибольшей встречаемостью ($> 80\%$) *Conochilus unicornis*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Polyarthra vulgaris*, *Synchaeta pectinata*, *Trichocerca capucina*, *Daphnia cucullata* и *Thermocyclops oithonoides*. Второй кластер, также отличающийся высокой бутстреп-поддержкой — 78, объединяет сообщества,

подверженные влиянию сильного прогрева воды в условиях термической аномалии жарких лет.

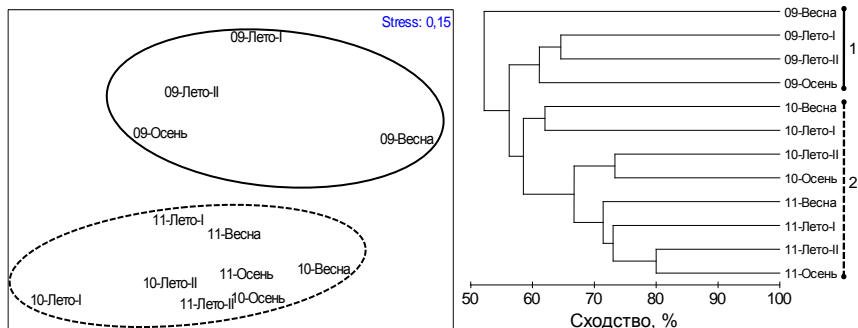


Рис. 7.4.5. Сходство видового состава зоопланктона (по Брею-Кёртису) фронтальной зоны притока в 2009–2011 гг. Обозначения: 1 — фоновый период, 2 — аномально жаркий период.

По сравнению с фоновым 2009 г. в аномально жаркий 2010 г. и жаркий 2011 г. во фронтальной зоне на 20–50% снижалась встречаемость коловраток *Euchlanis lucksiana*, *Filinia major*, *Polyarthra vulgaris*, *Trichocerca rousseleti* и ветвистоусого рачка *Daphnia galeata*; из состава сообщества выпали коловратки *Brachionus urceus*, *Colurella obtusa*, *Floscularia ringens*, *Lecane ludvigii*, *Macrotrachela crucicornis*, *Trichocerca* (D.) *inermis*, *T. (D.) porcellus*, *T. (D.) ruttneri*, *T. elongata* и ракообразные *Alona affinis*, *Alonella nana*, *Leydigia acanthocercoides*, *Acanthocyclops robustus* и *Diacyclops nanus*. В жаркие годы существенно (на 30–60%) увеличилась встречаемость мейобентосных коловраток *Rotaria neptunia* (до 52%) и других Bdelloidea (до 72%), теплолюбивых рачков *Diaphanosoma brachyurum* (до 93%), *D. orghidani* (до 86%), *Leptodora kindtii* (до 86%), *Limnosedra frontosa* (на 64%) и *Mesocyclops leucarti* (до 100%). Только в жаркие годы зарегистрированы коловратки *Ascomorpha ecaudis* (P = 20–43%), *Brachionus diversicornis* (20–43%), *Colotheca* sp. (28–57%), *Polyarthra longiremis* (60–64%) и *P. luminosa* (20–93%).

В целом, зоопланктон фоновый и жаркого периода отличается низким уровнем сходства. Так, значение индекса сходства Жаккара с аномально жарким 2010 г. составляет 46.2%, а с жар-

ким 2011 г. — 50.8%. Сходство видового состава зоопланктона между жаркими 2010 и 2011 гг. составляет только 52.1%. Это говорит о значительной динамичности изменений состава планктонного сообщества фронтальной зоны в условиях аномальных условий.

Видовое богатство и оценка таксономического разнообразия зоопланктона переходной зоны приемника устьевой области

Зоопланктон переходной зоны приемника в 2009–2011 гг. представлен 145 видами беспозвоночных (84 — коловраток, 38 — ветвистоусых и 23 — веслоногих ракообразных). К наиболее часто встречающимся ($P = 75\text{--}100\%$) видам зоопланктона этой зоны относятся *Polyarthra major*, *Bosmina coregoni*, *Mesocyclops leucarti*, *Thermocyclops oithonoides*, а также характерные для мезо- и эвтрофных вод *Brachionus angularis*, *Filinia longiseta*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia cucullata* и *Thermocyclops crassus*.

Основную долю видового состава (47.5%) зоопланктона составляют коловратки, представленность которых в списке видов в жаркие годы возрастала до 58–63% (табл. 7.4.6).

Таблица 7.4.6. Видовое богатство зоопланктона переходной зоны приемника

Год	Rotifera	Cladocera	Copepoda	Всего
2009	38	25	17	80
2010	68	26	14	108
2011	58	24	18	100

Сообщества планктонных беспозвоночных этой зоны характеризовался формированием трех основных видовых комплексов (рис. 7.4.6). Первый кластер (бутстреп-поддержка — 55) объединяет сообщества гидрологической весны, характеризующейся развитием половодья и сильным промывным режимом. В этот период в составе сообществ помимо истинно планктонных видов была высока доля мейобентосных форм (бделлоидные коловратки, *Diacyclops bicuspidatus*, *Eucyclops macrurus*, *Megacyclops viridis*, *Paracyclops fimbriatus* и др.), очевидно, приносимых полыми водами с расположенных выше участков реки.

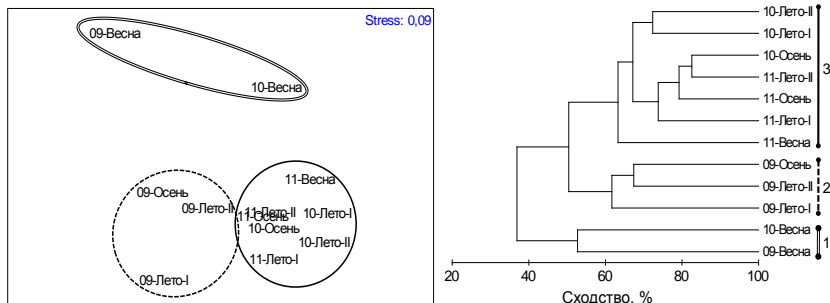


Рис. 7.4.6. Сходство видового состава зоопланктона (по Брею-Кёртису) переходной зоны приемника в 2009–2011 гг. Обозначения: 1 — период весеннего половодья, 2 — фоновый период, 3 — аномально жаркий период.

Второй кластер (бутстреп-поддержка — 95) группирует сообщества фоновой периода, отличающиеся умеренным видовым богатством — 42–47 видов.

Третий и наиболее многочисленный по количеству описаний кластер (бутстреп-поддержка — 90) объединяет насыщенные видами (50–73 вида) сообщества в аномальный по термическим условиям период 2010–2011 гг.

В жаркие годы в переходной зоне приемника обнаружено 25 видов, не отмеченных в фоновый по метеорологическим условиям период. Из них наиболее значительной встречаемости достигали *Ascomorpha ecaudis* ($P = 67\%$) *Brachionus diversicornis* (100%), *Colotheca* sp. (87%), *Polyarthra longiremis* (93%), *P. luminosa* (93%), *Trichocerca pusilla* (60%), *Diaphanosoma orghidani* (60%) и *Heterocope appendiculata* (47%). Относительно фоновой периода в жаркие годы существенно (до 80–100%) увеличилась встречаемость *Bdelloidea*, *Euchlanis dilatata*, *Synchaeta tremula*, *Bosmina coregoni*, *Daphnia galeata*, *Diaphanosoma brachyurum*, и особенно видов-индикаторов мезо- и эвтрофных вод: *Brachionus angularis*, *Filinia longiseta*, *Pompholyx sulcata*, видов р. *Trichocerca*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Chydorus sphaericus*, *Thermocyclops crassus*.

Вместе с тем, в жаркие годы снизилась встречаемость обычных для фоновой периода видов — *Synchaeta pectinata* и *Cyclops kolensis*, а большинство редких ($P = 10\text{--}25\%$) видов ис-

чезли совсем, например, коловратки *Polyarthra vulgaris*, *Pompholyx complanata*, *Synchaeta grandis*, *Synchaeta stylata*, *Trichotria truncata*, кладоцеры *Acroperus harpae*, *Alona guttata*, *Daphnia longiremis*, *Drepanothrix dentata* и копеподы *Acanthocyclops vernalis*, *Diacyclops languidoides*, *D. nanus*, *Eucyclops macrurus* и *Paracyclops fimbriatus*.

Сходство видового состава зоопланктона переходной зоны приемника, оцененное по индексу Жаккара, в фоновом 2009 г. по сравнению с аномально жарким 2010 г. составляет только 42.4%, а с жарким 2011 г. — 48.8%. Сходство видового состава зоопланктона в аномально жаркие года достигает 60%.

Видовое богатство и оценка таксономического разнообразия зоопланктона глубоководного участка водохранилища

В исследованные вегетационные периоды 2009–2011 гг. в планктоне приемника обнаружено 97 видов беспозвоночных, среди которых 58 — коловраток, 23 — ветвистоусых и 16 — веслоногих ракообразных.

Высокой встречаемостью ($P = 70\text{--}90\%$) отличались *Polyarthra major*, *Synchaeta pectinata*, *S. tremula*, *Bosmina coregoni*, *Mesocyclops leucarti* и *Thermocyclops oithonoides*, а также индикаторы мезо-эвтрофных вод — *Keratella quadrata*, *Chydorus sphaericus* и *Bosmina longirostris*.

По числу обнаруженных видов в зоопланктоне водохранилища устойчиво преобладали коловратки; на долю ракообразных приходилось около 40% видового богатства (табл. 7.4.7).

Таблица 7.4.7. Видовое богатство зоопланктона глубоководного участка водохранилища

Год	Rotifera	Cladocera	Copepoda	Всего
2009	29	13	7	49
2010	47	17	13	77
2011	37	16	10	63

В годы аномального прогрева воды видовое богатство зоопланктона увеличивалось в 1.3–1.5 раза. Так, в жаркие годы отмечено 48 видов, не обнаруженных в фоновый период. Большинство из них — 36 видов — редки ($P = 9\text{--}40\%$); чаще ($P = 40\text{--}$

60%) встречаются коловратки *Bipalpus hudsoni*, *Conochiloides coenobasis*, *Trichocerca* (D.) *similis*, *T. (D.) tenuior*, *T. pusilla*, ракообразные *Ceriodaphnia pulchella*, *Daphnia cristata*, *Limnospila frontosa*, *Heterocope appendiculata*. Некоторые виды, отмеченные только в жаркие годы, встречались сравнительно регулярно ($P = 60\text{--}100\%$): *Brachionus diversicornis*, *Colotheca* sp., *Polyarthra luminosa*, *Pompholyx sulcata*, *Thermocyclops crassus*. В жаркие годы значительно увеличивалась (с 25–50 до 80–100%) встречаемость *Synchaeta tremula*, *Daphnia galeata*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Leptodora kindtii*, *Eudiaptomus graciloides*, а также видов-индикаторов мезо-эвтрофных вод: *Brachionus angularis*, *Filinia longiseta*, *Keratella cochlearis*, *Trichocerca capucina*, *T. cylindrica* и *Daphnia cucullata*.

Между тем, ряд видов, относительно часто ($P = 25\text{--}50\%$) регистрируемых в фоновом периоде наблюдений, в жаркие годы элиминируются из состава планктонного сообщества. К таким относятся коловратки *Lecane crenata*, *L. lunaris*, *Lepadella ovalis*, *Ploesoma lenticulare*, *Synchaeta stylata*, *Trichotria truncata*, ветвистоусые рачки *Alona affinis*, *A. rectangula*, *Monospilus dispar*, *Sida cristallina*, веслоногие рачки *Cyclops kolensis*, *Eucyclops macrurus*. Существенно (с 40–50 до 10–15%) снизилась встречаемость коловраток *Brachionus quadridentatus*, *Euchlanis lucksiana*, *Mytilina ventralis*, *Notholca acuminata* и *Ploesoma truncatum*.

В сообществе зоопланктона водохранилища выделяются два основных кластера описаний, обособляющих видовые комплексы фоновый (бутстреп-поддержка — 84) и жаркого периода (80) (рис. 7.4.7). При этом неоднородная (“перемешанная”) кластерная структура видового состава зоопланктона в жаркие годы может свидетельствовать о сложных перестройках таксоцены водохранилища под влиянием локальных гидроэкологических и региональных метеорологических факторов.

Сходство видового состава зоопланктона водохранилища, характеризующее по индексу Жаккара, в фоновый период по сравнению с жаркими годами сравнительно невелико и составляет 40.0%. Вместе с тем, мера общности видового состава зоопланктона в жаркие годы соответствует 64.7%.

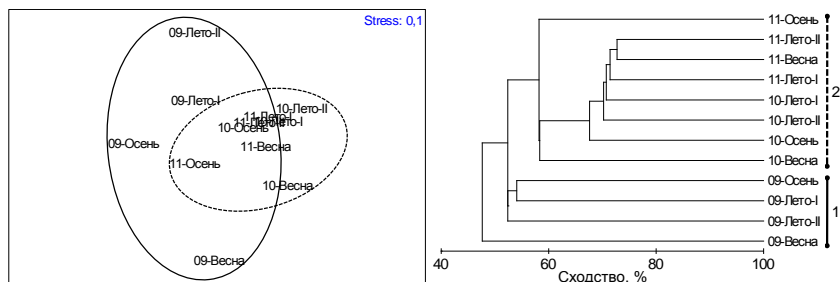


Рис. 7.4.7. Сходство видового состава зоопланктона (по Брею-Кёртису) глубоководного участка водохранилища в 2009–2011 гг. Обозначения: 1 — фоновый период, 2 — аномально жаркий период.

Общие закономерности изменений видового состава зоопланктона в условиях метеорологических аномалий

Представленный материал, а также ранее опубликованные данные (Болотов и др., 2010, 2012 *а, б*, 2014 *а, г*; Крылов и др., 2010), свидетельствуют, что наибольшее фаунистическое богатство и систематическое разнообразие формируется в устьевой области притока, и, главным образом, в ее фронтальной зоне. Причем, необходимо отметить, что данное явление было характерно как для фоновых периодов, так и аномальных по метеорологическим условиям.

Однако в аномальных метеорологических условиях изменялся видовой состав организмов. Так, в 2010 и 2011 гг. зоопланктон исследованной водной системы характеризовался своеобразным видовым составом, резко отличным от вегетационного периода 2009 г. (рис. 7.4.8). Но и при этом устьевая область притока устойчиво обособляется отдельным фаунистическим кластером.

По видовому составу локальные сообщества зоопланктона фонового 2009 г. разделяются в соответствии с принадлежностью к районированным гидроэкологическим зонам (рис. 7.4.9). Так, выделяется статистически значимый (значение бутстреп-поддержки — 100) кластер станций зоны свободного течения притока, фронтальной зоны (80) и смешанный кластер (80), объединяющий сообщества переходной зоны приемника и сходное с ними сообщество зоопланктона водохранилища.

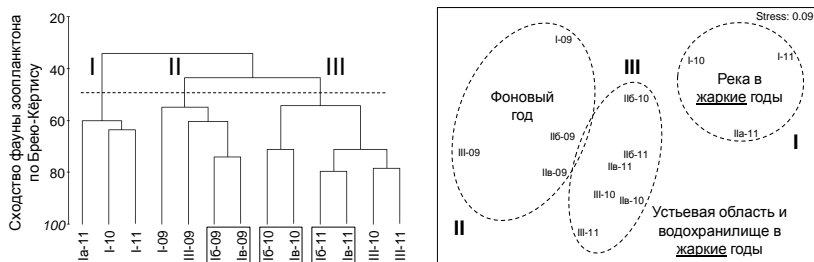


Рис. 7.4.8. Дендрограмма сходства видового состава и nMDS-ординация сообществ зоопланктона гидроэкологических зон водной системы малого притока и приемника.

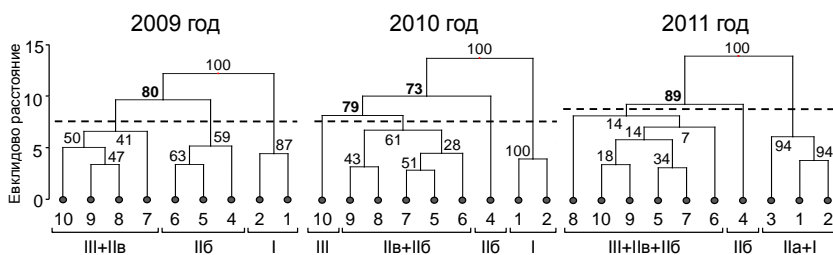


Рис. 7.4.9. Структура фаунистического сходства зоопланктона притока, его устьевой области и водохранилища в фоновом (2009) и жарких (2010, 2011) гг.

Под влиянием сильного прогрева воды в жаркие годы по сравнению с фоновым периодом происходят изменения кластерной структуры фаунистического сходства сообществ устьевой области притока. В результате, в аномально жарком 2010 г. отдельными кластерами (значение бутстреп-поддержки кластеров — 79) обособляется сообщество зоопланктона водохранилища и смешанный кластер сообществ переходной зоны приемника и фронтальной зоны. Прогрессирующая погодная аномалия жаркого 2011 г. ведет к стиранию фаунистических различий зоопланктона водохранилища, фронтальной и переходной зоны приемника (бутстреп-поддержка кластера — 89). Значимость выделенных фаунистических кластеров для фонового и жаркого периода подтверждается также процедурой анализа группового сходства

ANOSIM: $R_{2009} = 0.712$, $P = 0.001$; $R_{2010} = 0.982$, $P = 0.001$; $R_{2011} = 0.854$, $P = 0.002$.

Следовательно, в условиях продолжительной термической аномалии жарких лет нарушается фоновая структура сходства сообществ гидроэкологических зон, а их фаунистическое своеобразие стирается — происходит процесс биотической гомогенизации видового состава зоопланктона (Болотов и др., 2014 а).

Снижение водности реки и сокращение дрифта планктонных беспозвоночных определяет развитие в зоне свободного течения притока процесса, обратного процессу гомогенизации фауны зоопланктона, а именно — ее дифференциации (рис. 7.4.10). Так, изменение среднего уровня фаунистического сходства (ΔJ) станций проточного участка реки в жаркие годы по сравнению с фоновым периодом составило в среднем +1.0% в 2010 г. и 8.0% — в 2011 г.

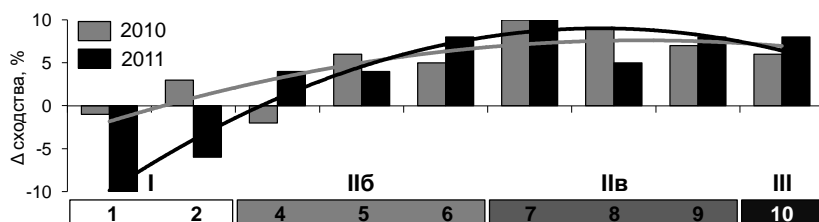


Рис. 7.4.10. Изменение средних значений сходства фауны (по индексу Жаккара) зоопланктона реки, ее устьевой области и участка водохранилища в anomalously жаркие годы по сравнению с фоновым периодом.

В устьевой области притока процесс биотической гомогенизации фауны зоопланктона наиболее выражен в переходной зоне приемника ($\Delta J_{2010} = +8.7\%$, $\Delta J_{2011} = +7.7\%$), сообщества которой взаимно обогащаются видами, равномерно расселяющихся из сопредельных зон — фронтальной и водохранилища. Для устьевой области в целом при аномальных температурных условиях процесс биотической гомогенизации фауны зоопланктона прогрессирует ($\Delta J_{2010} = +5.8\%$, $\Delta J_{2011} = +6.5\%$), а сходство между видовыми комплексами зоопланктона возрастает.

7.4.1.2. Удельное число видов

Минимальное число видов зоопланктона, обнаруженных в среднем за одну съемку, устойчиво регистрировалось в зоне свободного течения реки (в среднем 13.1 ± 1.2). Наибольшее удельное видовое богатство обнаруживалось, как правило, в устьевой области притока (32.8 ± 0.9): в 2007–2010 гг. — во фронтальной зоне (в среднем от 8.7 ± 2.6 в 2007 г. до 22.6 ± 1.7 в 2010 г.), а в 2011 г. — в переходной зоне приемника (25.4 ± 1.5) (табл. 7.4.8). Основу видового богатства проб формируют коловратки, доля которых составляет от $48.5 \pm 2.5\%$ в водохранилище до $62.9 \pm 2.3\%$ в зоне свободного течения реки. По сравнению с фоновым 2009 г. в жаркие 2010–2011 гг. в устьевой области притока статистически значимо (ANOVA: $F_{[3;184]} = 9.2$, $P = 0.00001$) в 1.4–1.6 раза повышалось удельное видовое богатство зоопланктона. При этом соотношение основных таксономических групп зоопланктона ($S_{\text{Rot}}:S_{\text{Cl}}:S_{\text{Cop}}$) существенно не изменялось и составляло в долях соответственно 0.57:0.28:0.15 и 0.60:0.26:0.14.

Весной в пробах зоопланктона насчитывалось в среднем 18.9 ± 2.6 вида. Минимальное удельное видовое богатство (8.2 ± 2.2 вида) отмечено в зоне свободного течения реки, подверженной сильному промывному режиму в период весеннего половодья; наибольшее — во фронтальной зоне (19.2 ± 5.3), максимальное — в водохранилище (22.4 ± 5.7) или переходной зоне приемника (25.4 ± 5.7 вида).

Летом удельное число видов зоопланктеров достигало 27–32 для фоновых и 44–45 видов для жарких лет. В первой половине лета повышенным разнообразием отличался зоопланктон переходной зоны приемника (25–29 видов), а в жаркие годы — фронтальной зоны (44–48 видов). Для второй половины лета наибольшее число видов отмечалось, как правило, в переходной зоне приемника (26–45 видов), и лишь единожды в водохранилище (2008 г. — 27 видов) или фронтальной зоне устьевой области притока (2010 г. — 36 видов). В целом, в летний период для зоопланктона устьевой области притока и водохранилища характерно сокращение в пробах зоопланктона доли видов Rotifera и увеличение представленности ракообразных (до $62.1 \pm 2.5\%$ всего видового богатства проб) и, особенно, Cladocera.

Таблица 7.4.8. Среднее число видов таксономических групп зоопланктона в зонах устьевой области притока и участков граничащих систем

Период наблюдения	Зона	S _{контент}					S _{супердент}					S _{хлорофит}				
		2007	2008	2009	2010	2011	2007	2008	2009	2010	2011	2007	2008	2009	2010	2011
Весна (В)	I	5	4	6	2	12	1	1	1	1	1	0	1	3	0	3
	IIa	–	–	–	–	14	–	–	–	–	2	–	–	–	–	5
	IIб	9	10	8	8	23	3	3	2	2	5	3	4	2	2	12
	IIс	10	10	10	12	32	5	5	4	5	6	6	5	3	4	10
Первая половина лета (Л1)	III	13	10	11	3	25	7	5	2	2	4	8	5	3	2	12
	I	6	7	6	6	12	1	1	2	1	1	3	3	6	6	6
	IIa	–	–	–	–	7	–	–	–	–	6	–	–	–	–	12
	IIб	6	10	13	28	21	5	5	3	4	6	10	7	10	12	11
Вторая половина лета (Л2)	IIс	8	8	12	22	17	6	7	4	7	7	11	11	13	11	11
	III	7	10	10	13	13	8	6	7	6	6	12	9	12	11	8
	I	5	8	14	9	14	1	1	2	1	1	3	7	7	4	3
	IIa	–	–	–	–	18	–	–	–	–	1	–	–	–	–	9
Осень (О)	IIб	11	6	20	23	25	5	4	3	3	4	13	10	8	10	10
	IIс	8	7	13	20	27	8	7	5	3	6	16	10	8	11	12
	III	10	8	10	18	21	4	7	3	4	5	10	12	9	9	10
	I	9	5	14	10	9	1	1	1	1	1	7	1	6	4	4
М≠m	IIa	–	–	–	–	12	–	–	–	–	1	–	–	–	–	3
	IIб	12	11	17	24	22	3	3	4	2	4	11	6	8	8	8
	IIс	9	8	13	23	22	5	2	3	4	6	11	6	7	9	10
	III	7	8	8	16	13	3	3	2	4	2	4	4	5	8	6
	I	5.9±2.0	5.8±1.8	12.4±1.6	9.5±1.3	10.8±0.8	0.9±0.2	0.8±0.2	1.5±0.2	1.0±0.1	1.1±0.1	2.9±2.4	3.1±1.8	4.3±0.6	3.0±0.5	4.0±0.6
	IIa	–	–	–	–	14.2±2.3	–	–	–	–	2.8±1.0	–	–	–	–	8.6±2.1
	IIб	8.7±2.6	9.6±1.4	15.9±1.1	22.6±1.7	22.9±1.0	4.2±1.1	3.4±0.8	3.2±0.3	3.6±0.3	5.0±0.4	9.8±3.7	6.2±1.3	7.0±0.8	8.1±0.7	11.0±0.9
	IIс	7.9±1.5	8.5±0.8	11.1±0.8	19.2±0.8	25.4±1.5	5.9±1.4	5.0±0.9	4.3±0.3	5.0±0.3	6.5±0.5	11.2±4.7	7.7±1.4	7.2±0.8	9.3±0.5	11.4±0.6
	III	8.7±3.2	8.3±2.7	10.2±1.1	13.5±1.4	19.4±2.7	6.6±3.3	4.8±2.0	2.8±0.4	4.8±0.6	4.4±0.7	9.6±3.7	7.3±4.3	6.0±1.1	8.0±0.9	9.8±1.3

Однако этого не наблюдалось в аномально жаркие годы, когда состав теплолюбивых коловраток определял $56.4 \pm 1.9\%$ видового богатства проб зоопланктона.

Осенью наибольшее удельное видовое богатство наблюдалось в устьевой области притока: в фоновые по метеорологическим условиям годы — в ее фронтальной (25.0 ± 2.6 вида) зоне, в жаркие годы — в хорошо прогретой переходной зоне приемника (37.0 ± 1.0 вида). Аналогичные закономерности пространственной изменчивости удельного числа видов планктонных беспозвоночных были характерны и для других малых притоков Рыбинского водохранилища (табл. 7.4.9).

Таблица 7.4.9. Среднее число видов таксономических групп зоопланктона в разных зонах некоторых малых притоков Рыбинского водохранилища

Показатель	Весна				Лето				Осень			
	I	Пб	Пв	III	I	Пб	Пв	III	I	Пб	Пв	III
Rotifera												
Сёбла	2	6	21	19	16	19	26	24	16	18	17	18
Ламь	13	26	18	15	17	22	32	28	16	17	11	10
Реня	18	28	23	19	27	30	35	26	—	—	—	—
Юхоть	23	17	15	15	5	25	22	18	—	—	—	—
Copepoda												
Сёбла	1	3	4	7	4	3	3	6	1	2	2	4
Ламь	1	5	4	3	1	4	3	6	1	4	3	4
Реня	2	6	2	3	3	4	3	3	—	—	—	—
Юхоть	1	2	6	8	1	4	11	7	—	—	—	—
Cladocera												
Сёбла	1	1	5	12	5	10	10	12	2	4	6	6
Ламь	2	6	12	7	4	12	13	11	1	2	4	4
Реня	4	7	3	8	8	11	8	13	—	—	—	—
Юхоть	5	3	10	14	3	12	13	13	—	—	—	—
Всего												
Сёбла	4	10	30	38	25	32	39	42	19	24	25	28
Ламь	16	37	34	25	22	38	48	45	18	23	18	18
Реня	24	41	28	30	38	45	46	42	—	—	—	—
Юхоть	29	22	31	37	9	41	46	38	—	—	—	—

В частности, исследования, выполненные на четырех притоках Рыбинского водохранилища, показывают, что минимальное число видов, обнаруженных в среднем за одну съемку, неизменно регистрируется в зоне свободного течения рек (20.4 ± 3.1 вида). Несколько бóльшим удельным видовым богатством характеризуется зоопланктон водохранилища (32.9 ± 2.3 вида), максимальным — устьевой области притоков (34.3 ± 2.7 вида). Основную долю (41–89%) числа видов в пробе зоопланктона изученных рек, их устьевых областей и водохранилища составляли коловратки.

В пределах устьевой области рек наибольшее число видов, обнаруженных в одной пробе весной и осенью, отмечали во фронтальной зоне (соответственно 37–40 и 23 вида). Летом повышенным богатством отличался зоопланктон переходной зоны приемника, где в пробе находили в среднем 46–48 видов животных.

Таким образом, минимальное удельное число видов зоопланктона устойчиво регистрировалось в зоне свободного течения рек, максимальное — в зонах их устьевых областей, обеспечивающих комплекс благоприятных гидроэкологических условий (аккумуляция лабильного органического вещества, многообразие экологических ниш, термическая инерционность водной массы) и выступающих в роли рефугиума биологического разнообразия планктонных животных.

7.4.1.3. Численность и биомасса

Устьевая область притока равнинного водохранилища представляет собой сложную, внутренне неоднородную и динамичную гидроэкосистему, в которой происходит дифференциация сообществ зоопланктона не только на уровне фауны и удельного видового богатства, но и показателей его количественного развития. В этой связи подробнее рассмотрим особенности количественного развития сообществ устьевой области притока и участков граничных водных объектов.

Зоопланктон **зоны свободного течения реки** характеризуется крайне низкими значениями количественных показателей развития (табл. 7.4.10, 7.4.11, рис. 7.4.11).

Таблица 7.4.10. Общая численность (N , тыс. экз./м³) зоопланктона и соотношение таксономических групп (%) в общей численности в зонах устьевой области притока и участков граничащих систем в течение вегетационных периодов 2007–2011 гг.

Период	Зона	N					Rotifera					Copepoda					Cladocera				
		2007	2008	2009	2010	2011	2007	2008	2009	2010	2011	2007	2008	2009	2010	2011	2007	2008	2009	2010	2011
В	I	18.3	0.6	1.3	0.2	27.0	98.3	73.2	42.9	55.6	98.4	1.7	21.6	46.0	44.4	1.0	0.0	5.2	11.1	0.0	0.6
	IIa	–	–	–	–	1114.3	–	–	–	–	72.3	–	–	–	–	24.9	–	–	–	–	2.8
	IIб	365.4	1177.8	9.1	10.8	1912.2	64.5	64.7	50.8	18.3	68.5	22.1	19.0	47.5	75.6	13.4	13.4	16.3	1.7	6.1	18.1
	IIв	305.4	327.2	304.6	25.5	1089.7	55.8	64.7	72.7	25.1	77.3	12.5	20.7	25.7	73.1	7.7	31.8	14.6	1.6	1.8	15.0
Л1	III	41.7	5.3	45.0	1.3	349.7	19.3	41.5	52.7	6.8	77.3	35.4	34.4	42.1	81.8	7.0	45.3	24.1	5.2	11.4	15.6
	I	6.3	1.5	1.0	2.3	2.8	71.7	46.8	35.3	36.0	77.2	18.0	4.4	36.3	30.1	8.4	10.3	48.8	28.4	33.8	14.4
	IIa	–	–	–	–	863.7	–	–	–	–	0.6	–	–	–	–	51.8	–	–	–	–	47.6
	IIб	646.9	623.8	440.9	650.1	963.1	29.1	30.3	14.7	29.4	35.6	54.7	23.3	72.2	61.2	46.0	16.3	46.4	13.1	9.4	18.5
Л2	IIв	373.8	232.3	490.8	413.3	518.6	31.2	39.2	26.3	36.8	32.3	51.6	27.7	48.9	43.2	41.8	17.2	31.1	24.8	20.0	25.9
	III	38.9	16.9	46.9	109.8	239.2	18.3	50.0	9.7	30.6	36.3	46.6	25.2	43.6	59.4	43.1	35.1	24.9	46.7	10.0	20.7
	I	0.7	2.5	2.0	1.4	3.4	78.8	58.2	63.4	65.4	87.1	11.4	4.8	19.3	19.9	7.0	9.8	37.0	17.4	14.7	5.8
	IIa	–	–	–	–	7.5	–	–	–	–	76.6	–	–	–	–	12.7	–	–	–	–	10.7
О	IIб	1196.1	457.2	1043.2	1140.8	2820.6	47.7	14.5	47.5	27.4	85.0	40.5	67.7	38.1	61.3	11.4	11.8	17.8	14.4	11.2	3.6
	IIв	595.1	242.8	298.8	1041.5	861.4	26.9	11.2	27.1	34.5	68.7	58.2	60.7	52.1	55.6	21.7	14.9	28.1	20.8	9.9	9.6
	III	23.2	65.2	58.5	589.3	261.9	18.5	20.0	10.1	9.7	73.0	66.6	55.4	41.4	63.8	21.5	15.0	31.3	48.5	26.5	5.5
	I	1.5	4.0	4.2	1.8	3.1	57.3	87.9	78.4	47.5	80.5	18.9	10.0	5.0	47.2	12.0	23.8	2.2	16.6	5.3	7.5
О	IIa	–	–	–	–	2.0	–	–	–	–	84.7	–	–	–	–	10.2	–	–	–	–	5.1
	IIб	966.7	697.3	1044.6	565.7	520.8	46.0	76.4	64.2	38.2	70.4	40.9	17.6	25.5	52.0	17.8	13.1	6.0	10.3	9.8	11.8
	IIв	258.0	99.4	126.3	401.7	494.6	32.2	65.5	39.9	32.3	61.3	59.9	32.4	33.3	53.7	15.2	7.9	11.1	26.9	14.0	23.5
	III	6.9	2.6	7.4	61.9	77.3	6.0	20.7	46.7	21.0	26.3	81.4	70.6	39.2	70.0	25.6	12.5	8.7	14.1	9.0	48.1

Таблица 7.4.11. Общая биомасса (B , г/м³) зоопланктона и соотношение таксономических групп (%) в общей биомассе в зонах устьевой области притока и участков ограниченных систем в течение вегетационных периодов 2007–2011 гг.

Период	Зона	В						Rotifera						Copepoda						Cladocera					
		2007	2008	2009	2010	2011	2007	2008	2009	2010	2011	2007	2008	2009	2010	2011	2007	2008	2009	2010	2011				
В	I	0.028	0.0007	0.002	0.0002	0.042	91.9	50.6	27.2	61.1	95.5	8.1	36.5	10.3	38.9	1.4	0.0	14.6	62.5	0.0	3.1				
	IIa	—	—	—	—	1.419	—	—	—	39.3	—	—	—	—	51.5	—	—	—	—	9.1					
	IIб	2.230	7.314	0.025	0.041	10.851	49.2	56.4	68.6	5.8	78.7	31.8	22.7	24.4	88.4	6.4	18.9	20.9	7.0	5.7					
	IIв	1.550	1.575	1.017	0.088	7.164	32.4	44.8	73.5	15.1	84.8	11.3	31.6	20.6	81.4	1.4	56.3	23.6	5.9	3.5					
	III	0.750	0.032	0.095	0.003	1.415	6.7	23.7	70.3	8.1	57.7	53.7	58.9	20.2	69.9	9.4	39.7	17.5	9.5	22.0					
Л1	I	0.025	0.010	0.005	0.009	0.013	25.3	10.3	11.2	15.0	11.4	42.3	6.7	35.7	8.2	1.5	32.4	83.0	53.1	76.8					
	IIa	—	—	—	—	3.088	—	—	—	0.1	—	—	—	—	46.3	—	—	—	—	53.6					
	IIб	3.297	4.866	2.644	2.300	2.716	13.4	12.5	2.3	5.0	9.1	54.8	27.0	33.5	39.7	30.8	31.7	60.5	64.2	55.3					
	IIв	2.587	2.088	1.948	3.190	1.993	7.5	9.3	11.6	9.4	12.3	39.7	23.3	13.9	19.5	23.3	52.8	67.4	74.5	71.1					
	III	1.003	0.120	0.779	0.815	0.724	0.4	42.6	0.6	6.0	18.8	18.8	31.0	6.5	34.1	19.0	80.8	26.4	92.9	59.9					
Л2	I	0.004	0.022	0.005	0.004	0.005	52.1	11.3	28.7	13.6	35.1	20.0	7.3	21.4	6.5	4.9	28.0	81.5	49.9	79.8					
	IIa	—	—	—	—	0.012	—	—	—	27.3	—	—	—	—	4.5	—	—	—	—	68.1					
	IIб	3.990	3.190	4.715	4.303	5.508	13.2	1.0	5.8	11.8	73.7	57.2	46.4	31.9	54.5	12.0	29.7	52.6	62.2	33.7					
	IIв	3.250	3.144	1.446	3.689	2.008	5.5	0.6	3.9	13.0	31.1	54.8	28.6	34.3	40.0	19.1	39.8	65.0	61.8	46.9					
	III	0.180	1.328	0.457	4.239	0.417	3.6	0.7	1.5	1.1	48.1	51.9	17.3	18.9	30.7	15.8	44.6	82.0	79.6	68.2					
О	I	0.013	0.006	0.017	0.003	0.012	4.6	84.4	26.0	30.2	28.2	24.4	10.4	57.7	18.2	17.9	71.0	5.1	16.3	51.6					
	IIa	—	—	—	—	0.003	—	—	—	56.2	—	—	—	—	10.7	—	—	—	—	33.1					
	IIб	3.930	1.427	2.616	1.363	0.970	45.1	57.6	57.3	26.0	44.2	36.4	21.9	21.0	34.7	21.6	18.5	20.6	21.7	39.3					
	IIв	0.770	0.469	0.575	1.292	1.462	15.6	39.1	56.0	24.9	22.7	37.8	37.5	11.6	29.5	15.7	46.6	23.5	32.4	45.6					
	III	0.030	0.009	0.019	0.152	0.223	1.6	5.1	60.1	7.6	8.4	80.8	68.0	10.1	35.3	17.5	17.6	26.0	29.8	57.1					

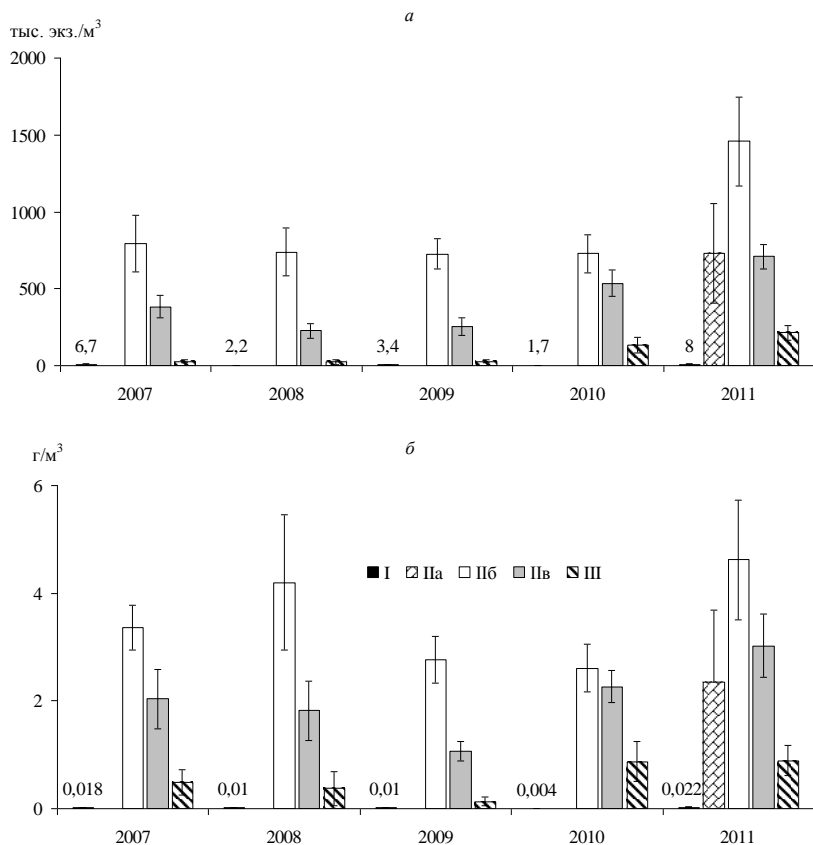


Рис. 7.4.11. Средняя ($M \pm m$) за вегетационный период численность (*a*) и биомасса (*б*) зоопланктона исследованных зон устьевой области р. Ильдь и участков граничащих водных объектов.

Численность и биомасса сообщества колебались в пределах от 0.2 до 27.0 тыс. экз./м³ и от 0.0002 до 0.042 г/м³, составляя в среднем соответственно 4.3 ± 1.5 тыс. экз./м³ и 0.011 ± 0.002 г/м³. Минимальные значения показателей обилия — 1.7 ± 0.4 тыс. экз./м³ и 0.004 ± 0.001 г/м³ — наблюдали в аномально жарком 2010 г., когда в результате спада водности реки произошло сокращение дрефта планктонных беспозвоночных с расположенных выше участков.

Более высокое обилие планктона (в среднем 7.9 ± 3.4 тыс. экз./м³ и 0.018 ± 0.005 г/м³) отмечено в 2007 и 2011 гг., которые характеризовались благоприятными стартовыми условиями развития, а именно, малоинтенсивным половодьем и достаточным прогревом воды. Сезонные максимумы численности и биомассы зоопланктона в эти годы наблюдали весной. В иные годы максимумы количественных показателей развития сообщества отмечали в первой половине лета (2010 г.) и осенью (2009 г.) или во второй половине лета по биомассе, осенью — по численности (2008 г.).

Основу численности зоопланктона реки в течение всего вегетационного периода составляли преимущественно коловратки (*Euchlanis dilatata*, *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Bdelloidea* и *Lecane luna*) при редком содоминировании ветвистоусых или веслоногих ракообразных (табл. 7.4.10). По биомассе весной преобладали главным образом коловратки (*Euchlanis dilatata* и *Encentrum* sp.), формирующие 51–96% биомассы; летом и осенью — ракообразные (*Acroperus harpae*, *Scapholeberis mucronata*, *Alona affinis*, *Eurycercus lamellatus*, *Macrocylops distinctus* и некоторые другие), совокупно образующие 42–87% общей биомассы (табл. 7.4.11).

Сведения о количественном развитии зоопланктона **переходной зоны притока** немногочисленны и ограничены данными, полученными в 2011 г. В среднем за этот вегетационный период численность зоопланктона здесь составляла 728.8 ± 322.2 тыс. экз./м³, биомасса — 2.3 ± 1.3 г/м³ (рис. 7.4.11). Наибольшие значения показателей обилия сообщества регистрировали весной и первой половине лета (860–1110 тыс. экз./м³ и 1.4 – 3.1 г/м³) (табл. 7.4.10, 7.4.11). Вероятно, это связано с притоком аллохтонного органического вещества с водосбора в период весеннего половодья, высоким прогревом воды (21.1 – 26.2°C). С уменьшением водности реки и отступлением верхней границы водохранилищных вод в результате сработки уровня водохранилища значения численности и биомассы сообщества становились сопоставимыми с таковыми для зоны свободного течения реки — 2.0 – 7.5 тыс. экз./м³ и 0.003 – 0.012 г/м³.

Основу численности зоопланктона (72–85%), как правило, составляли коловратки (главным образом *Conochilus hippocrepis*, *Euchlanis dilatata*, *Filinia longiseta*, *Keratella quadrata*, *Polyarthra*

major и *Trichocerca capricina*), и только в первой половине лета — в равной доле ветвистоусые и веслоногие ракообразные (преимущественно *Bosmina longirostris* и копеподиты Cyclopoida) (табл. 7.4.10). Доминирующие группы зоопланктона по биомассе менялись в течение вегетационного периода. Весной преобладали Copepoda (в основном *Thermocyclops oithonoides*, копеподиты Cyclopoida), наряду с которыми в первой половине лета в равной доле лидировали Cladocera (табл. 7.4.11) — главным образом *Bosmina longirostris*, достигающая 1.6 г/м³ или около 50% биомассы сообщества. Во второй половине лета за счет теплолюбивых *Ceriodaphnia pulchella* и *Polyphemus pediculus*, образующих около 40% биомассы всего сообщества, доминантами стали ветвистоусые ракообразные, а осенью их заменили коловратки за счет *Euchlanis dilatata*.

Зоопланктон **фронтальной зоны** характеризуется максимальными в пределах устьевой области притока значениями показателей обилия (табл. 7.4.10, 7.4.11, рис. 7.4.11). За период изучения в 2007–2011 гг. численность сообщества составляла в среднем 862.7 ± 142.7 тыс. экз./м³, биомасса — 3.4 ± 0.6 г/м³. В весенний период обилие зоопланктона было, как правило, не велико ($9.1\text{--}365.4$ тыс. экз./м³ и $0.03\text{--}2.23$ г/м³), но в отдельные годы, при благоприятных стартовых условиях развития, сообщества достигали значительных величин: 1.2 млн. экз./м³ и 7.3 г/м³ в 2008 г., 1.9 млн. экз./м³ и 10.9 г/м³ — в 2011 г.

Весной преимущественно преобладали коловратки (16–35% численности составляли *Filinia longiseta*, *Synchaeta pectinata*; > 65% биомассы — *Asplanchna priodonta* и *Synchaeta pectinata*), только в 2010 г. — веслоногие рачки (> 60% численности и биомассы приходилось на *Thermocyclops oithonoides*, ювенильных и неполовозрелых Cyclopoida) (табл. 7.4.10, 7.4.11). Летом происходило постепенное нарастание обилия зоопланктона с максимальными значениями в августе, когда численность планктонных животных достигала 1.0–2.8 млн. экз./м³, а биомасса 4.0–5.5 г/м³. Доминирующими группами в первой половине лета по численности выступали веслоногие (науплиусы и неполовозрелые циклопы, *Th. oithonoides*), а по биомассе — ветвистоусые ракообразные (*Daphnia cucullata*, а также *D. cristata* в 2009 г., *Diaphanosoma orghidani* — в 2010 г. и *Chydorus sphaericus* — в 2011 г.). Во вто-

рой половине лета в зоопланктоне фронтальной зоны в разные годы наблюдений доминировали разные группы беспозвоночных. Так, в 2009 и 2011 гг. по численности преобладали коловратки (*Keratella quadrata*, *Pompholyx sulcata*, представители р. *Brachionus*), а в аномально жарком 2010 г. — веслоногие рачки (науплиальные и копепоидитные стадии циклопов, *Thermocyclops crassus*); по биомассе в 2009 г. лидировали Cladocera (в основном *Daphnia cucullata*), в 2010 г. — Copepoda (*Thermocyclops crassus* и неполовозрелые циклопы), а в 2011 г. — Rotifera (*Asplanchna priodonta*). Осенью численность зоопланктона снижалась до 0.5–1.0 млн. экз./м³, биомасса — до 0.9–3.9 г/м³. Доминирующими группами, как правило, выступали коловратки (*Keratella cochlearis*, *Conochilus unicornis* и *Polyarthra luminosa*), составляющие 30–50% численности или в равной доле коловратки и кладоцеры — *Asplanchna priodonta*, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Thermocyclops oithonoides* формирующие 45–50% биомассы сообщества.

Сообщества зоопланктона **переходной зоны приемника** отличались сравнительно высокими значениями показателей обилия (табл. 7.4.10, 7.4.11, рис. 7.4.11). Численность и биомасса зоопланктона этой зоны составляли в среднем 425.0±64.3 тыс. экз./м³ и 2.1±0.6 г/м³.

Весной, в зависимости от сложившихся условий среды, численность и биомасса сообщества варьировала в широких пределах — от 25.5 тыс. экз./м³ и 0.1 г/м³ после мощного весеннего половодья до 1090 тыс. экз./м³ и 7.4. г/м³ в период благоприятных стартовых условий развития планктонных животных. В первом случае в зоопланктоне, находящемся в угнетенном состоянии, преобладали веслоногие ракообразные (в основном *Thermocyclops oithonoides*), которые формировали >70% общей численности и 80% биомассы (табл. 7.4.10, 7.4.11). Во втором случае превалировали коловратки — *Asplanchna priodonta*, *Filinia longiseta* и *Keratella cochlearis*, составлявшие >50% численности и около 80% биомассы зоопланктона.

Летом в планктоне доминировали представители Crustacea, при этом основу (50–60%) численности сообщества составляли науплиусы и копепоидиты циклопов, а биомассы — ветвистые рачки *Daphnia cucullata*, *D. cristata* и *Chydorus sphaericus*.

Осенью фоновых по метеорологическим условиям лет количественные показатели сообщества были ниже (до 161 ± 49 тыс. экз./м³ и 0.6 ± 0.1 г/м³), а в жаркие годы при температуре воды 14–16°C — выше (448 ± 46 тыс. экз./м³ и 1.4 ± 0.1 г/м³). Основу численности в разные годы составляли копеподы, представленные в основном (15–45%) неполовозрелыми циклопами, либо коловратки (35–50%) (в основном *Polyarthra luminosa*, *Keratella cochlearis*, *Conochilus unicornis*. В зависимости от года и предшествующей сукцессионной динамики сообщества, по биомассе осенью лидировали или коловратки, или ветвистоусые рачки: в 2009 г. — *Asplanchna priodonta* (48.2% общей биомассы), в 2010–2011 гг. — *Daphnia cucullata* (15–25% биомассы).

Уровень количественного развития зоопланктона **глубоководного участка водохранилища** сравнительно не велик. Численность и биомасса зоопланктона обычно не превышали 350 тыс. экз./м³ и 1.5 г/м³ и в среднем составляли 102.4 ± 33.4 тыс. экз./м³ и 0.6 ± 0.2 г/м³ (табл. 7.4.10, 7.4.11, рис. 7.4.11). Относительно фоновых по метеорологическим условиям лет, в жаркие годы статистически значимо (ANOVA, N: $F_{[1;61]} = 6.4$, $P = 0.01$, B: $F_{[1;61]} = 7.1$, $P = 0.01$) обилие зоопланктона возрастало в 2–2.5 раза.

Весной обилие сообщества зависело от благоприятности стартовых условий его развития и колебалось от 1.3 тыс. экз./м³ и 0.003 г/м³ в 2010 г. до 350 тыс. экз./м³ и 1.4 г/м³ — в 2011 г. Доминантами как по численности, так и по биомассе в этот период выступали коловратки (*Synchaeta tremula* и *S. pectinata*, *Asplanchna priodonta*, *Brachionus calyciflorus*, *Keratella quadrata*), единожды — веслоногие рачки (2010 г.: науплиусы и копеподиты циклопов, *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops oithonoides*). Максимальные значения численности (60–600 тыс. экз./м³) и биомассы (0.7 – 4.2 г/м³) зоопланктона в водохранилище регистрировали в летний период. Исключение — 2011 г., когда сезонные пики обилия наблюдали весной, что обусловлено отложенным эффектом влияния, предшествующего аномально жаркого 2010 г.

Летом в зоопланктоне доминировали ракообразные: по численности — веслоногие и ветвистоусые (науплиусы и копеподиты циклопов, *Daphnia cucullata*, *D. galeata*, *Chydorus sphaericus* и *Mesocyclops leuckarti*), а по биомассе — ветвистоусые рачки (*Daphnia cucullata*, *D. galeata*, *Chydorus sphaericus*,

Bosmina longispina и *Bythotrephes longimanus*). Осенью 2007–2009 гг. численность и биомасса зоопланктона в водохранилище не превышали 7 тыс. экз./м³ и 0.03 г/м³, в жаркие 2010 и 2011 гг. значения этих показателей увеличились в 10–14 раз. Основную долю в общей численности сообщества составляли главным образом Copepoda (науплиусы и неполовозрелые циклопы), но в отдельные годы — Rotifera (2009 г. — *Synchaeta pectinata*) или Cladocera (2011 г. — *Bosmina longirostris*). Главную роль в формировании биомассы сообщества в фоновые годы играли коловратки или веслоногие рачки, в жаркие годы преобладали ветвистоусые ракообразные (*Bosmina longirostris* и *B. coregoni*).

Подобное распределение зоопланктона характерно и для других исследованных малых притоков Рыбинского водохранилища (табл. 7.4.12). Так, весной численность и биомасса зоопланктона зон свободного течения этих притоков не превышало 7 тыс. экз./м³ и 0.01 г/м³, в устьевой области они в среднем составляли 266±126 тыс. экз./м³ и 1.3±0.6 г/м³ (Пб — 354±246 и 2.1±1.2, Пв — 178±93, 0.5±0.2), а в водохранилище — 134±56 тыс. экз./м³ и 0.6±0.3 г/м³. Основу численности и биомассы сообществ в этот период составляли коловратки (главным образом, *Conochilus unicornis*, *Filinia longiseta* и *Synchaeta pectinata*, а в некоторых случаях — *Asplanchna priodonta*, *Euchlanis dilatata*, *Keratella quadrata*, *Polyarthra vulgaris*, *Synchaeta tremula*) или науплиусы и неполовозрелые циклопы.

Летом обилие зоопланктона в зоне свободного течения реки возрастало в среднем до 232±143 тыс. экз./м³ и 0.7±0.4 г/м³. По численности доминировали коловратки (реки Ламь, Реня: *Euchlanis dilatata*, *Synchaeta pectinata*) или ракообразные (р. Сёбла — *Bosmina longirostris*, р. Юхоть — науплии и копеподиты Cysclopoida), по биомассе преобладали ракообразные (в реках Сёбла, Ламь и Юхоть — кладоцеры *B. longirostris*, *Acroperus harpae* и *Diaphanosoma orghidani*, в р. Реня — веслоногий рачок *Thermocyclops oithonoides*).

Максимального количественного развития в летний сезон достигали сообщества устьевых участков малых притоков (в среднем 1320±264 тыс. экз./м³, 5.2±1.1 г/м³). В ряду исследованных малых рек по численности летом лидировали фронтальные зоны, а по биомассе — переходные зоны приемника.

Таблица 7.4.12. Общая численность (*N*) и биомасса (*B*) зоопланктона, а также соотношение таксономических групп (%) по показателям обилия в разных зонах некоторых малых притоков Рыбинского водохранилища

Сезон	Зона	Сёбля	Ламь	Рения	Юхоть	Сёбля	Ламь	Рения	Юхоть	Сёбля	Ламь	Рения	Юхоть	N _{Cladocera} %		
		N, тыс. экз./м ³				N _{Rotifera} %				N _{Copepoda} %				N _{Cladocera} %		
Весна	I	0.3	7.2	2.0	6.5	23.1	55.4	52.0	79.4	69.2	2.4	38.7	9.8	7.7	42.2	9.3
	IIб	0.5	1044.4	368.3	3.3	43.0	71.2	92.3	64.1	46.0	9.3	7.2	24.8	11.0	19.5	0.5
	IIв	8.1	436.5	85.7	184.5	41.5	67.6	68.8	16.9	46.1	20.6	28.4	13.6	12.4	11.7	2.8
	III	289.2	137.0	28.4	81.7	75.3	66.5	42.3	29.5	11.8	21.9	24.2	53.3	12.9	11.6	33.5
Лето	I	594.7	2.7	328.9	2.5	8.4	64.7	51.8	40.0	39.5	21.6	40.8	50.0	52.1	13.7	7.4
	IIб	1687.4	2486.4	606.9	555.5	46.9	42.1	34.9	41.7	44.5	41.3	36.1	53.6	8.6	16.6	29.0
	IIв	1544.1	2103.8	1041.0	557.8	33.1	43.3	44.9	25.3	59.1	53.5	30.2	38.2	7.8	3.2	24.9
	III	128.4	289.6	345.1	732.4	31.7	23.9	23.1	48.3	54.9	63.0	72.5	40.2	13.4	13.1	4.4
Осень	I	26.7	2.4	—	—	88.3	86.7	—	—	9.5	11.1	—	—	2.2	2.2	—
	IIб	431.6	23.6	—	—	80.5	56.8	—	—	12.0	24.4	—	—	7.5	18.8	—
	IIв	207.0	36.4	—	—	83.5	51.4	—	—	12.6	27.1	—	—	3.9	21.5	—
	III	43.2	57.2	—	—	66.5	42.0	—	—	16.2	31.6	—	—	17.3	26.4	—
Сезон	Зона	B, г/м ³				B _{Rotifera} %				B _{Copepoda} %				B _{Cladocera} %		
		Сёбля	Ламь	Рения	Юхоть	Сёбля	Ламь	Рения	Юхоть	Сёбля	Ламь	Рения	Юхоть	B _{Cladocera} %		
Весна	I	0.001	0.014	0.006	0.014	21.1	26.8	17.8	50.7	62.0	2.7	61.6	2.9	16.9	70.5	20.6
	IIб	0.004	4.718	3.587	0.006	9.9	82.3	98.7	64.1	88.2	3.9	1.1	9.2	1.9	13.8	0.2
	IIв	0.028	0.845	0.279	0.699	28.7	38.8	89.8	27.1	49.5	30.4	7.9	9.1	21.8	30.8	2.3
	III	1.421	0.349	0.233	0.544	54.7	32.1	11.5	12.5	19.0	18.3	12.0	35.5	26.3	49.6	76.5
Лето	I	1.900	0.006	0.905	0.007	0.6	34.0	34.7	9.8	46.7	14.3	48.5	41.5	52.7	51.7	16.8
	IIб	3.948	10.462	2.873	1.458	15.3	50.6	13.9	14.0	49.8	35.1	36.0	61.0	34.9	14.3	50.1
	IIв	5.902	8.682	3.901	4.391	5.0	54.3	32.2	1.6	71.9	40.0	22.7	14.6	23.1	5.7	45.1
	III	0.838	2.163	2.366	2.663	1.7	1.7	1.0	5.3	31.6	57.0	64.6	44.0	66.7	41.3	34.4
Осень	I	0.078	0.003	—	—	94.9	88.5	—	—	2.5	6.1	—	—	2.6	5.4	—
	IIб	1.810	0.065	—	—	87.5	57.7	—	—	6.8	20.0	—	—	5.7	22.3	—
	IIв	0.738	0.108	—	—	85.8	50.9	—	—	9.2	22.2	—	—	5.0	26.9	—
	III	0.127	0.237	—	—	49.9	33.0	—	—	21.7	43.9	—	—	28.4	23.1	—

Доминантами по численности во фронтальных зонах выступали коловратки (в основном *Brachionus diversicornis*, *Keratella cochlearis* и *Pompholyx sulcata*) или веслоногие рачки (науплиусы циклопов), в переходных зонах приемника преобладали главным образом неполовозрелые циклопы и их науплиальные стадии. Основу биомассы сообществ устьевых областей рек Сёбла, Реня и Юхоть формировали ракообразные (*Bosmina longirostris*, *Daphnia cristata*, *D. cucullata*, *Diaphanosoma orghidani*, *Thermocyclops crassus* и *Th. oithonoides*), в р. Ламь превалировали коловратки, в основном *Asplanchna priodonta*, составляя 45–50% от общей биомассы.

Численность и биомасса зоопланктона глубоководных участков водохранилища в летний период составляли в среднем 374 ± 128 тыс. экз./м³ и 2.0 ± 0.4 г/м³. Ведущую роль в формировании численности играли веслоногие рачки (*Mesocyclops leuckarti*, науплиусы и копеподиты Cyclopoida), биомассы — *Mesocyclops leuckarti*, либо кладоцеры — *Daphnia galeata*, *D. cucullata* и *Diaphanosoma brachyurum*.

Осенью численность и биомасса зоопланктона на участках свободного течения притоков составляли 2–27 тыс. экз./м³ и 0.003–0.078 г/м³. Уровень количественного развития сообществ в пределах устьевой области притоков зависел от прогресса водных масс. Так, максимумы обилия зоопланктона отмечали в более прогретых участках устьевых областей: для р. Сёблы — во фронтальной (430 тыс. экз./м³ и 1.8 г/м³ при 7°C), а для р. Ламь — переходной зоне приемника (36 тыс. экз./м³ и 0.1 г/м³ при 5.5°C). Величины численности и биомассы сообществ глубоководных участков водохранилища были сходными и варьировали в пределах 43–57 тыс. экз./м³ и 0.1–0.2 г/м³. Основу численности и биомассы зоопланктона зон свободного течения притоков, их устьевых областей и принимающих глубоководных участков водохранилища в осенний период составляли коловратки (по численности — *Synchaeta tremula*, *S. pectinata* и *Keratella cochlearis*, а по биомассе наряду с ними — *Asplanchna priodonta*).

7.4.1.4. Суточная продукция зоопланктона

Интегративной мерой эффективности функционирования водной экосистемы, выражаемой интенсивностью трансформации энергии и биотического круговорота вещества, может выступать величина продукции популяций и сообществ гидробионтов (Методические рекомендации, 1982). Роль планктона во внутриводоемных продукционных процессах существенна, поскольку основной поток вещества и энергии обеспечивается именно через это трофическое звено (Sommer, 1994). Между тем сведения о продукции зоопланктона, ее структуре и сезонной динамике для равнинных водохранилищ весьма ограничены (Лазарева, 2010), а в случае их малых притоков – практически отсутствуют.

Минимальные величины продукции зоопланктона изученной водной системы малого притока водохранилища — р. Ильдь — регистрировали в зоне свободного течения реки, где эти значения обычно не превышали 1.6 ± 0.9 кал/(м³×сут) (табл. 7.4.13). Более высокой продукцией отличался зоопланктон глубоководного участка водохранилища: в 2009 г. — 14.7 ± 7.3 , а в 2010–11 гг. — в среднем 46.2 ± 14.5 кал/(м³×сут). Наибольшие, в пределах изученной водной системы, величины продукции зоопланктона наблюдали в устьевой области притока, где они изменялись в среднем от 112.6 ± 20.9 кал/(м³×сут) в 2009 г. до 179.3 ± 21.6 кал/(м³×сут) в 2010 г. При этом неодинаковые условия среды в пределах устьевой области определяли различия в продуктивности сообществ зоопланктона гидроэкологических зон. Так, максимальные значения продукции обычно наблюдали во фронтальной зоне устьевой области притока ($150–200$ кал/(м³×сут)), где происходит контакт разнотипных водных масс реки и водохранилища, формируются благоприятные температурные и трофические условия развития планктонных животных.

Основной вклад в продукцию зоопланктона зоны свободного течения реки весной и осенью вносили коловратки группы плавающих хватателей и ползающе-плавающих вертикаторов. Это в основном *Euchlanis dilatata*, *Gastropus hyptopus*, *Synchaeta*

pectinata, *S. tremula* и *Trichotria pocillum*, совокупно формирующие 55–90% продукции сообщества.

Таблица 7.4.13. Суточная продукция (кал/(м³×сут)) зоопланктона в разных зонах исследованной водной системы притока в 2009–2011 гг.

Сезон	Зона	2009	2010	2011
Весна (В)	I	1.4	0.1	6.3
	IIa	–	–	195.1
	IIб	13.4	80.8	35.0
	IIв	75.8	28.2	-28.2*
	III	6.5	3.5	48.7
Первая половина лета (Л1)	I	0.4	0.3	0.3
	IIa	–	–	454.6
	IIб	243.9	189.7	219.0
	IIв	157.4	130.5	181.4
	III	52.3	12.7	77.1
Вторая половина лета (Л2)	I	0.7	0.4	0.5
	IIa	–	–	1.0
	IIб	281.5	388.7	239.6
	IIв	77.4	343.1	152.6
	III	15.7	130.6	46.0
Осень (О)	I	0.9	0.5	0.8
	IIa	–	–	0.4
	IIб	45.5	88.2	46.5
	IIв	16.9	64.5	97.0
	III	3.2	9.4	21.0
<i>M±m</i>	I	0.9±0.2	0.3±0.1	1.6±0.9
	IIa	–	–	221.1±113.4
	IIб	148.9±35.5	207.7±36.3	147.0±30.9
	IIв	71.5±14.8	157.9±26.0	116.8±25.2
	III	14.7±7.3	42.6±20.9	54.0±10.9

* артефактное значение, связанное с разовой вспышкой обилия хищников и переоценкой их доли в сообществе при определении суточной продукции зоопланктона физиологическим методом.

В летний период значительную часть продукции (30–70% от всего зоопланктона) формировали клadoцеры и коловратки: в первую половину лета преобладали фильтраторы *Acroperus harpae*, *Bosmina longirostris*, *Scapholeberis mucronata* и хищник

Polyphemus pediculus, а во вторую половину лета — плавающие и плавающе-ползающие вертикаторы *Keratella quadrata* и *Euchlanis lucksiana*. При этом аномально жаркий 2010 г. примечателен тем, что на протяжении всего летнего периода большую часть продукции сообщества формировали исключительно ветвистоусые рачки *Acroperus harpae* и *Scapholeberis mucronata*.

Как и в зоне свободного течения, в устьевой области притока весной и осенью основную долю (50–90%) продукции зоопланктона главным образом составляли коловратки: *Filinia longiseta* (весной) и *Euchlanis dilatata* (осенью) в переходной зоне притока, и устойчиво *Asplanchna priodonta* — во фронтальной зоне и переходной зоне приемника. В первую половину лета 45–65% продукции зоопланктона устьевой области составляли ветвистоусые рачки-фильтраторы. Так, в переходной зоне притока значительную часть продукции обеспечивала *Bosmina longirostris*, во фронтальной — *Daphnia cristata*, а в переходной зоне приемника — *D. cucullata*. Во второй половине лета в разных участках устьевой области основу продукции создавали разные группы зоопланктона: в переходной зоне притока — в равной мере коловратки и клadoцеры, во фронтальной — копеподы (2009–2010 гг.) или коловратки (2011 г.), переходной приемника — клadoцеры (2009 г.), копеподы (2010 г.) или в равной доле коловратки и клadoцеры (2011 г.). В частности, к видам, создающим основную долю продукции зоопланктона переходной зоны притока во вторую половину лета относятся прикрепленный вертикатор *Conochilus hippocrepis*, плавающий вертикатор *Keratella quadrata* и фильтратор *Ceriodaphnia pulchella*. Для фронтальной зоны существенную долю продукции во вторую половину лета обеспечивали *Thermocyclops oithonoides*, *Th. crassus* и неполовозрелые циклопы, а в жарком 2011 г. — *Asplanchna priodonta*. Большая часть продукции зоопланктона переходной зоны приемника во второй половине лета создавалась за счет теплолюбивых видов-индикаторов мезоэвтрофных вод — *Daphnia cucullata*, *Thermocyclops crassus* и *Chydorus sphaericus*, а в 2011 г. еще и при участии *Asplanchna priodonta*.

Наибольший вклад в продукцию зоопланктона глубоководного участка водохранилища весной вносили коловратки (до 65% продукции сообщества), летом — ветвистоусые (44–87%), а

осенью — веслоногие (43–65%) ракообразные. Среди видов, обеспечивающих основу продукции сообщества водохранилища весной можно отметить коловраток *Synchaeta pectinata* и *S. tremula*, *Conochilus unicornis* и *Asplanchna priodonta*. В летний период значительную часть продукции формировали виды-первичные фильтраторы рода *Daphnia*, главным образом — *D. cucullata*. К видам, определяющим продукцию сообщества водохранилища осенью, относились копеподы (в 2009 и 2010 гг. — науплиальные и неполовозрелые циклопы, *Thermocyclops oithonoides* и *Mesocyclops leuckarti*) или кладоцеры (в 2011 г. — *Bosmina longirostris*).

Сезонная динамика продукции зоопланктона в первом приближении отражает картину сезонных изменений численности и биомассы сообщества. Весной максимальной продуктивностью отличалось сообщество устьевой области притока: в 2009 и 2011 гг. — переходной зоны приемника (76 кал/(м³×сут) и 195 кал/(м³×сут) соответственно), в 2010 г. — фронтальной (81 кал/(м³×сут)). В 2011 г. это связано с отсроченным эффектом воздействия аномальной жары 2010 г., что в сочетании с благоприятными стартовыми условиями обеспечило высокий уровень количественного развития зоопланктона и его продукции. Важно отметить, что весной 2011 г. в переходной зоне приемника отмечена вспышка обилия хищной коловратки *Asplanchna priodonta*. Эта разовая вспышка привела к переоценке в этот период доли хищников и определила “артефактное” отрицательное значение суточной продукции сообщества при расчете физиологическим методом. Летом максимум продукции зоопланктона наблюдали, как правило, во фронтальной зоне (190–390 кал/(м³×сут)), и только в первой половине лета 2011 г. — в переходной зоне притока (> 450 кал/(м³×сут)), сообщество которой отличалось повышенной продуктивностью вследствие успешного количественного развития в начале вегетационного периода. Максимальные за вегетационный период значения продукции зоопланктона фронтальной зоны (240–390 кал/(м³×сут)) устойчиво отмечали в августе. Сезонные максимумы продуктивности сообществ переходной зоны приемника и водохранилища устанавливались обычно в конце июня — начале июля, а в аномально жарком 2010 г. формировались с за-

паздыванием и приходились на конец августа. Осенью максимумы продукции зоопланктона также регистрировали во фронтальной (46 и 88 кал/(м³×сут) в 2009 и 2010 г. соответственно) или переходной зоне приемника (2011 г. — 97 кал/(м³×сут)).

Таким образом, наибольшими величинами продукции характеризовался зоопланктон устьевой области притока, преимущественно ее фронтальной зоны. Сезонные максимумы продукции сообщества устанавливались во второй (фронтальная зона) или в первой половине лета (переходная зона приемника), а в условиях аномального прогрева воды сдвигались к концу лета.

7.4.1.5. Сравнительный анализ сообществ зоопланктона зон устьевой области притока и участков граничащих водных объектов (на примере р. Ильдь)

Наибольший уровень количественного развития сообществ планктонных животных устойчиво отмечался в устьевой области реки. Экстремумы численности (от 0.6 до 1.5 млн. экз./м³) формировались, как правило, во фронтальной зоне, иногда (весной) регистрировались в переходной зоне притока (табл. 7.4.10). В среднем за вегетационный период во фронтальной зоне численность зоопланктона была статистически значимо выше, чем в реке (в 70–825 раз) и в водохранилище (1.9–142 раза) (рис. 7.4.11 а). При этом количество зоопланктона во фронтальной зоне было значимо больше (в 1.5–4 раза), чем в переходной зоне притока и приемника.

Наибольшая биомасса зоопланктона также чаще наблюдалась во фронтальной зоне устьевой области, реже — в переходной зоне приемника, единожды — в переходной зоне притока с максимальными средними значениями 4.5–9.3 г/м³ (табл. 7.4.11, рис. 7.4.11 б). Это превышало биомассу зоопланктона в зоне свободного течения реки в 155–1150 раз, и водохранилища — в 1.1–137 раз. В целом, биомасса сообщества во фронтальной зоне была выше, чем в переходной зоне притока (в 7.6–440 раз) и приемника (1.5–5 раз).

Весной и в первой половине лета как по численности, так и по биомассе лидировал зоопланктон переходной зоны приемника, а во второй половине лета и осенью — фронтальной зоны. Ука-

занная картина сезонной динамики зоопланктона устьевой области может нарушаться под влиянием метеорологических аномалий. В частности, высокое обилие планктона в конце вегетационного периода аномально жаркого 2010 г. и значительный прогрев воды весной жаркого 2011 г. создавали благоприятные стартовые условия для развития сообщества во фронтальной зоне и его количественного преобладания практически на протяжении всего вегетационного периода в 2011 г. В целом, уровень количественного развития зоопланктона устьевой области притока в жарком 2011 г. в 1.5–2 раза превышал величины, зарегистрированные в фоновый 2009 и аномально жаркий 2010 гг. (Болотов, 2014 а; Болотов и др., 2014 з).

На основании результатов дисперсионного анализа показано, что ключевым фактором, определяющим различия основных показателей развития зоопланктона исследованной водной системы, выступает гидроэкологическая специфика выделенных зон (табл. 7.4.14).

Таблица 7.4.14. Результаты сравнения межгодовой динамики основных показателей развития зоопланктона гидроэкологических зон в ходе дисперсионного анализа

Показатель	Источник изменчивости	Сумма квадратов	Степени свободы	Средний квадрат	F-критерий	Оценка значимости <i>P</i>
Главные эффекты						
N	Зона	36.45	3	12.15	49.05	<0.0001
	Год	2.05	2	1.02	4.14	0.0180
B	Зона	464.64	3	154.88	40.37	<0.0001
	Год	22.75	2	11.37	2.96	0.0548
S	Зона	30745.43	3	10248.48	13.95	<0.0001
	Год	8137.71	2	4068.85	5.54	0.0048
P	Зона	1023985.96	3	341328.65	28.96	<0.0001
	Год	180281.94	2	90140.97	7.65	0.0007
Двухфакторные взаимодействия						
N	Зона × год	5.89	6	0.98	3.96	0.0011
B		66.02	6	11.00	2.87	0.0115
S		4698.62	6	783.10	1.07	0.3860
P		24578.11	6	4096.35	0.35	0.9103

Примечание. Здесь и далее жирным шрифтом выделены статистически значимые эффекты ($P \leq 0.05$).

Статистические эффекты влияния типа гидроэкологической зоны как экологического фактора развития сообществ сильны и высоко значимы. Меньшее, но статистически значимое влияние на экологическую динамику зоопланктона оказывает межгодовая погоднo-климатическая изменчивость. При этом сила влияния фактора, описывающего гидроэкологическую специфику выделенных зон, существенно выше, и превышает силу влияния межгодовой метеорологической изменчивости для численности в 11.8, биомассы — в 13.6, удельного числа видов — в 2.5 и суточной продукции — в 3.8 раза.

Значительная сезонная и межгодовая вариабельность динамики показателей развития зоопланктона затрудняет оценку количественных различий сообществ устьевой области как между собой, так и относительно проточного участка реки и водохранилища. Для статистической оценки значимости различий показателей обилия зоопланктона устьевой области в рамках исследования дисперсионного комплекса применен апостериорный (post-hoc) тест множественного сравнения средних на основе критерия Снедекора-Фишера.

Полученные оценки межгрупповых различий приведены в табл. 7.4.15, из которой видно, что зоопланктон устьевой области притока как по численности, так и по биомассе статистически значимо отличается от граничных систем реки и водохранилища. Значимые отличия проявляются также внутри устьевой области — между сообществами фронтальной и переходной зоны приемника. Однако, в условиях сильного прогрева воды в аномально жарком 2010 г. эти различия выравниваются и оказываются статистически не значимыми.

Данные многомерного неметрического шкалирования сообществ по видовой структуре (биомасса) показывают, что зоопланктоценозы гидроэкологических зон устьевой области значительно различаются как между собой, так и в сравнении с граничными системами реки и водохранилища (рис. 7.4.12).

Под влиянием сильного прогрева воды в жаркие годы стираются биоценотические различия зоопланктона устьевой области, в частности между фронтальной и переходной зоной приемника. При этом зоопланктон жаркого 2011 г. характеризуется своеобразной биоценотической структурой, значимо отличной от предшествующих лет.

Таблица 7.4.15. Апостериорные сравнения средних значений численности (над диагональю) и биомассы (под диагональю) в ходе дисперсионного анализа с использованием LSD-теста Фишера

Год / зо- на	2009					2010					2011				
	I	IIб	IIв	III	I	IIб	IIв	III	I	IIб	IIв	III	I	IIб	IIв
2009	I	-	≤0.001	н/д	н/д	н/д	≤0.001	н/д	н/д	н/д	≤0.001	н/д	н/д	≤0.001	н/д
	IIб	≤0.001	-	<0.05	н/д	н/д	н/д	<0.01	н/д	н/д	н/д	<0.01	н/д	≤0.001	<0.05
	IIв	н/д	<0.05	-	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	≤0.001	н/д
	III	н/д	<0.01	н/д	-	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	≤0.001	н/д
2010	I	н/д	≤0.001	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	≤0.001	н/д
	IIб	≤0.001	н/д	<0.05	<0.01	н/д	н/д	<0.01	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	≤0.001	<0.05
	IIв	≤0.001	н/д	н/д	<0.05	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	≤0.001	н/д
	III	н/д	<0.05	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	≤0.001	н/д
2011	I	н/д	≤0.001	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	≤0.001	н/д
	IIб	≤0.001	<0.01	≤0.001	≤0.001	<0.01	≤0.001	≤0.001	≤0.001	≤0.001	≤0.001	≤0.001	≤0.001	≤0.001	≤0.001
	IIв	≤0.001	н/д	<0.01	≤0.001	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	≤0.001	н/д
	III	н/д	н/д	<0.01	≤0.001	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	≤0.001	н/д

Примечание. Приведены значения P для оценки статистической значимости межгрупповых различий — жирным выделены статистически значимые эффекты ($P < 0.05$), н/д — межгрупповые различия статистически не значимы ($P > 0.05$).

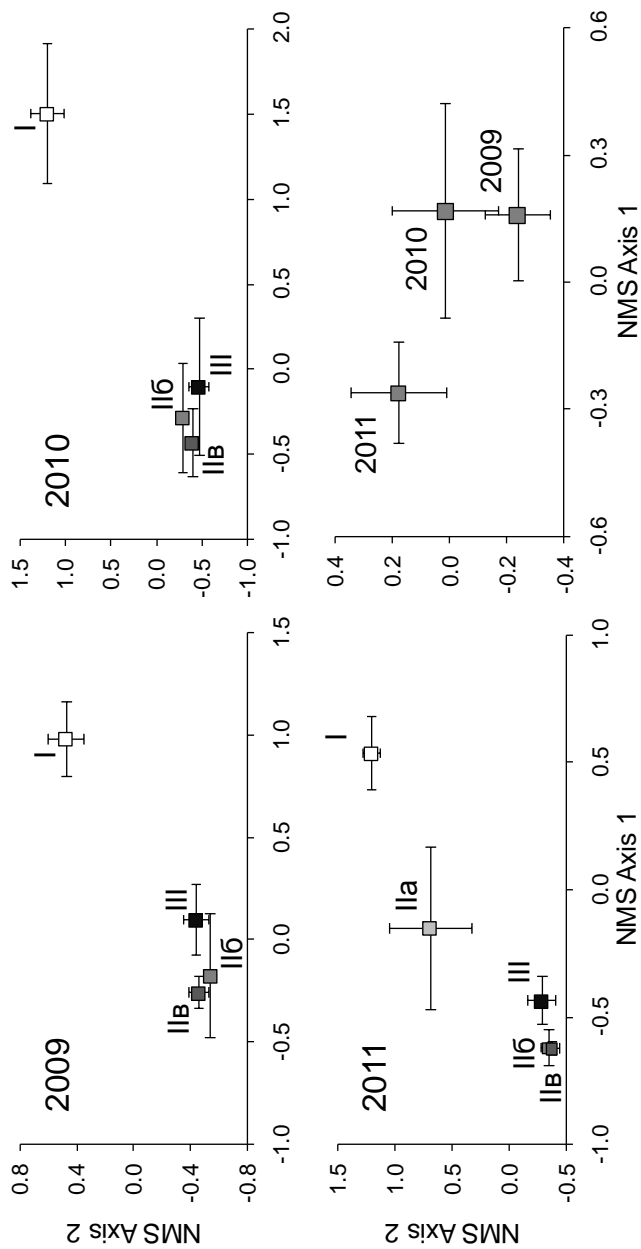


Рис. 7.4.12. Декомпозиция результатов неметрического шкалирования сообществ зоопланктона гидроэкологических зон по видовой структуре.

На основе показателя индикаторной значимости *IndVal*, учитывающего встречаемость и ценотическую роль вида, нами выполнена статистическая оценка экологической приуроченности видов планктонных беспозвоночных к районированным зонам. К видам характерным для зоны свободного течения притока относятся *Acroperus harpae* (*IndVal* = 76.0, $P < 0.05$) и *Lindia torulosa* (40). К переходной зоне притока приурочены коловратки *Lecane luna* (*IndVal* = 74.7), *Testudinella patina* (64.2), *Bdelloidea* (62.2). Среди видов, тяготеющих к фронтальной зоне устьевой области, выделяются коловратки *Polyarthra euryptera* (*IndVal* = 68.5), *Brachionus diversicornis* (61.9), ракообразные *Leptodora kindtii* (55.8), *Acanthocyclops americanus* (50.4) и *Diaphanosoma orghidani* (46.8). К видам зоопланктона, свойственным переходной зоне приемника, относятся *Daphnia galeata* (*IndVal* = 55.4), *Bosmina coregoni* (47.1), *Trichocerca* (*D.*) *tenuior* (45.4), *Daphnia cucullata* (43.9), *Trichocerca cylindrica* (43.9), *Conochilus unicornis* (42.4). Виды *Bosmina longirostris* (*IndVal* = 52.8) и *Synchaeta tremula* (45) приурочены к водохранилищу.

Для зоопланктона устьевой области притока в фоновый по погодно-климатическим условиям период были свойственны такие виды как *Synchaeta pectinata* (*IndVal* = 52.0, $P < 0.05$), *Conochilus unicornis* Rousslet (50.9), *Bosmina longispina* (48.2), *Polyarthra vulgaris* (47.1), *Alona affinis* (40.9), *Euchlanis lucksiana* (35.1), науплиусы *Calanoida* (34.4), *Alona rectangula* (33.7), *Filinia major* (23.1). К видам характерным для жарких лет относятся преимущественно теплолюбивые формы — индикаторы мезо- и эвтрофных вод, а именно: *Chydorus sphaericus* (*IndVal* = 68.8, $P < 0.05$), *Bdelloidea* (65.8), *Polyarthra luminosa* (61.1), *P. longiremis* (58.3), *Brachionus diversicornis* (58.3), *Thermocyclops crassus* (57.8), *Ceriodaphnia pulchella* (56.0), *Brachionus angularis* (49.1), *Trichocerca cylindrica* (48.8), *Colotheca* sp. (41.7), *Trichotria pocillum* (37.6), *Lecane bulla* (27.8), *Platytas quadricornis* (27.8) и *Anuraeopsis fissa* (27.8).

В устьевой области притока экстремально высокий прогрев воды во второй половине лета аномально жаркого 2010 г. оказывает наиболее сильное влияние на зоопланктон переходной зоны приемника, где отмечалось увеличение его видового разнообразия и выравненности, повышение обилия коловраток,

увеличение встречаемости и обилия мезо- и эвтрофных видов, а плотность и биомасса сообществ возрастала в 2–3 раза, продукция зоопланктона — в 4–5 раз (табл. 7.4.16).

Таблица 7.4.16. Кратность изменений (раз) численности, биомассы и продукции зоопланктона притока, его устьевой области и водохранилища в аномально жарком 2010 г. по сравнению фоновым 2009 г.

Показатели	Весна				Лето-I*				Лето-II*				Осень			
	I	II	III	III	I	II	III	III	I	II	III	III	I	II	III	III
<i>N</i>	-8.0	+1.2	-12	-34	+2.2	+1.5	-1.2	+2.3	-1.4	+1.1	+3.5	+10	-2.4	-1.8	+3.2	+8.4
<i>B</i>	-14	+1.6	-12	-35	+2.0	-1.3	+1.6	-1.0	-1.3	-1.1	+2.5	+9.3	-6.2	-1.9	+2.3	+7.9
<i>P</i>	-9.0	+1.5	-17	-63	+1.2	-1.1	+1.4	-5.1	-1.2	+1.0	+4.6	+8.4	-4.0	+1.2	+5.6	+9.5

Примечание. * — первая половина лета; ** — вторая половина лета.

Аналогичные структурные изменения наблюдались во фронтальной зоне устьевой области, однако интегральные количественные характеристики сообщества — плотность, биомасса и продукция — по сравнению с фоновым годом практически не изменялись (Болотов и др., 2014 г.). Это может свидетельствовать о сильной “забуференности” фронтальной зоны, в результате чего здесь, по сравнению с водохранилищем и переходной зоной приемника, регистрировалась ослабленная реакция зоопланктона на термическое эвтрофирование.

Выделение основных экологических факторов среды, определяющих развитие зоопланктона устьевой области притока, выполняли средствами экологического моделирования сообществ в рамках техник прямого градиентного анализа с помощью канонического анализа соответствий (ССА). Полученная статистическая модель описывает около 16% изменчивости видовой структуры зоопланктона, а обусловленная влиянием факторов среды изменчивость сообществ составляет более 70% (табл. 7.4.17).

Первые две канонические оси не несут значительной нагрузки ($\lambda_{1,2} = 0.368$ при общей инерции 3.799), описывают около 10% видовой структуры зоопланктона и 43% его изменчивости, связанной с влиянием факторов среды.

Тестирование первой канонической оси методом Монте-Карло показывает, что главная каноническая ось не отличается статистически значимым экологическим градиентом: оценка уровня значимости *p* для упрощенной факторной модели составляет

0.053, а для полной модели — 0.122. Напротив, статистическое тестирование всех канонических осей обнаруживает значимый экологический градиент (для упрощенной факторной модели $P = 0.014$, для полной модели — $P = 0.036$). Это свидетельствует об отсутствии выраженного монолимитирования сообществ зоопланктона устьевой области и многофакторном воздействии, обуславливающем его видовую структуру и экологическую динамику.

Таблица 7.4.17. Результаты канонического анализа соответствий для зоопланктона устьевой области притока водохранилища

Показатели	Ось ССА				Общая инерция
	1	2	3	4	
Собственное число	0.220	0.148	0.132	0.099	3.799
Корреляция структуры сообществ с факторами среды	0.905	0.876	0.804	0.919	
Накопленная изменчивость (%):					
- видовой структуры сообществ	5.8	9.7	13.2	15.8	
- видовой структуры, объясненной факторами среды	25.9	43.4	59	70.7	
Сумма собственных значений					3.799
Сумма канонических собственных значений					0.847

Полученная статистическая модель ССА удовлетворительно воспроизводит сопряженность структуры сообществ зоопланктона с параметрами среды его обитания. Интеркорреляция канонических осей, рассчитанных по видовой структуре и переменным среды, сильны и достигают значений $r = 0.80 \div 0.92$. Первая каноническая ось связана главным образом с числом Фруда ($r = 0.657$) — показателем, отражающим гидроэкологическую специфику выделенных зон и их гидрогеоморфологическую нестабильность (табл. 7.4.18).

Вторая ось ординации описывает изменение сообществ и условий среды в градиенте сапробности ($r = 0.365$) и трофии ($r = 0.364$), характеризующей биопродуктивность водной системы, а третья ось в значительной степени связана градиентом температуры воды ($r = 0.510$).

Существенно меньшей вариабельностью, по сравнению с переходной зоной притока, отличается зоопланктон фронтальной и, особенно, переходной зоны приемника. Выделение областей ординационного пространства на основе 95%-го доверительного интервала для выделенных зон позволяет в первом приближении выделить основные экологические факторы, определяющие развитие сообществ. Так, зоопланктон проточного участка реки формируется в условиях повышенной электропроводности воды и высокого содержания растворенного кислорода. Экологическая структура и динамика зоопланктона переходной зоны притока устьевой области преимущественно связана с параметром гидрогеоморфологической неустойчивости Фруда, прозрачностью воды и биопродуктивностью; фронтальной зоны — с повышенной температурой воды и высоким содержанием лабильного органического вещества; переходной зоны приемника — содержанием растворенного кислорода и величиной БПК₅. Основными факторами, описывающими видовую структуру зоопланктона водохранилища, выступают содержание растворенного кислорода и глубина.

Прямой градиентный анализ, выполненный методом ССА, позволяет охарактеризовать также экологические оптимумы конкретных видов животных к учтенным факторам среды. Примером такой ординации, выполненной для планктонных беспозвоночных устьевой области притока, может служить биplot, приведенный на рис. 7.4.14.

На ординационном пространстве биplotа отмечены проекции видов, представляющих собой центры тяжести распределения их обилия. Так, с высокой гидрогеоморфологической неустойчивостью речного тела и прозрачностью воды, свойственными переходной зоне притока, связаны коловратки *Euchlanis meneta*, *Lecane pyriformis*, *Proales decipiens*, *Trichotria pocillum*, *Wolga spinifera*, ветвистоусые — *Picripleuroxus laevis*, *Graptoleberis testudinaria* и веслоногие ракообразные — *Macrocyclus albidus*, *Megacyclus viridis*.

К фронтальной зоне, характеризующейся высокой прогреваемостью и повышенным содержанием лабильного органического вещества, тяготеют коловратки *Ascomorpha ecaudis*, *Platylas quadricornis*, *Polyarthra euryptera*, *Pompholyx sulcata*,

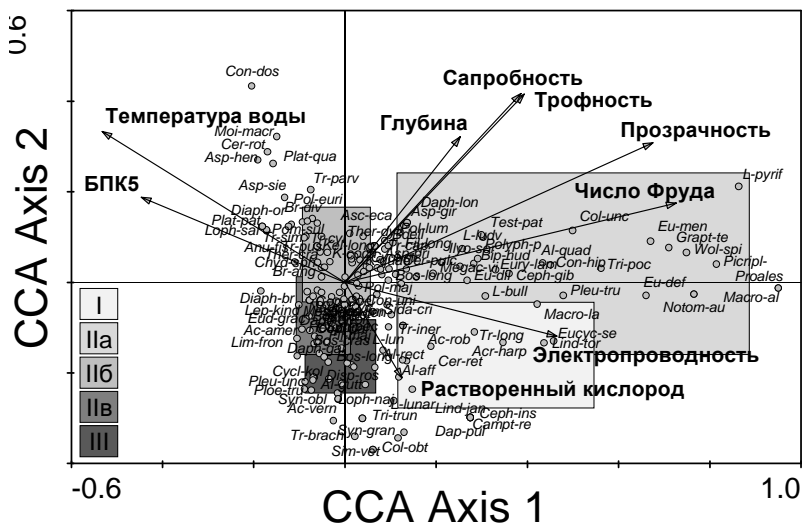


Рис. 7.4.14. Экологическая ординация видов животных зоопланктона реки, ее устьевой области и водохранилища в пространстве основных факторов среды.

Статистический анализ влияния экологических факторов среды показал, что видовая структура сообществ зоопланктона устьевой области притока определяется главным образом уровнем гидрогеоморфологической нестабильности выделенных зон, выражаемой числом Фруда ($\lambda_A = 0.16$, $P = 0.002$, $F = 2.24$) и температурой воды ($\lambda_A = 0.15$, $P = 0.001$, $F = 2.01$); в меньшей степени связана с электропроводностью воды ($\lambda_A = 0.11$, $P = 0.020$, $F = 1.61$) и уровнем сапробности ($\lambda_A = 0.11$, $P = 0.049$, $F = 1.57$) (табл. 7.4.19).

В общей сложности на переменные среды, влияние которых статистически значимо ($P < 0.05$), приходится более 60% учтенной моделью изменчивости структуры сообщества.

Таблица 7.4.19. Результаты пошагового регрессионного анализа объясняющих переменных среды методом Монте-Карло

Параметр среды	λ_A	R^2 , %	F	P
Число Фруда	0.16	18.82	2.24	0.002
Температура воды	0.15	17.65	2.01	0.001
Электропроводность	0.11	12.94	1.61	0.020
Сапробность	0.11	12.94	1.57	0.049
БПК ₅	0.11	12.94	1.64	0.060
Растворенный кислород	0.06	7.06	0.91	0.571
Прозрачность воды	0.07	8.24	0.91	0.530
Глубина	0.04	4.71	0.6	0.899
Коэффициент трофности	0.04	4.70	0.56	0.877

7.4.1.6. Хаотическая динамика сообществ зоопланктона устьевой области и ее изменение в аномально жаркие годы

Хаотичность (по существу — вариабельность) динамики зоопланктона — это его внутреннее и естественное свойство (Beninca et al., 2006), используя которое можно охарактеризовать реализованный адаптационный потенциал сообщества (Eskov et al., 2012) через анализ многообразия его откликов в фоновых или нарушенных условиях (Болотов и др., 2014 б). Вариабельность жизненных параметров зоопланктона устьевой области притока может быть описана хаотическим квазиаттрактором — областью многомерного фазового пространства, в границах которой по каждой из 23 координат, соответствующих конкретным исследованным синэкологическим параметрам, задается облако состояний сообщества.

Для выявления экологических особенностей сообществ зоопланктона устьевой области притока на основе теории хаоса-самоорганизации выполнена идентификация параметров хаотических квазиаттракторов. Предварительно для сообществ зоопланктона выполнили оценку экспоненты Ляпунова, как параметра, указывающего на присутствие в биосистеме динамического хаоса. Полученные оценки показателя Ляпунова робастно положительны (табл. 7.4.20), что может свидетельствовать о хаотической организации зоопланктона водной системы притока и водоема-приемника.

Таблица 7.4.20. Основные параметры хаотических квазиаттракторов сообществ зоопланктона реки, ее устьевой области и водохранилища

Параметр	Зона							
	I		IIa	IIб		IIв		III
	1	2	3	4	5	7	8	10
λ , сут ⁻¹	0.029		0.023	0.031		0.042		0.037
	0.030	0.028		0.032	0.030	0.054	0.030	
rX, у.е.	15 522		267 857	1400658		335507		105 185
	10426	14967		1414506	867412	209126	262997	
vX, у.е.	1.3×10^{39}		1.4×10^{56}	5.2×10^{61}		2.0×10^{58}		1.1×10^{49}
	1.6×10^{28}	8.1×10^{29}		1.0×10^{61}	5.8×10^{58}	1.9×10^{57}	2.1×10^{56}	

Примечание. λ — экспонента Ляпунова; rX — асимметрия между геометрическим и хаотическим центром квазиаттрактора; vX — суммарный объем хаотического квазиаттрактора.

При этом наиболее выраженной хаотической динамикой ($\lambda = 0.042$ сут⁻¹) характеризуется зоопланктон устьевой области, а именно — переходной зоны приемника; в меньшей степени ($\lambda = 0.037$ сут⁻¹) — водохранилища.

Основные параметры квазиаттракторов, а именно величина асимметрии между геометрическим и хаотическим центром квазиаттрактора (rX) и его объем (vX), удовлетворительно согласуются с данными о качественном и количественном развитии локальных сообществ зоопланктона и хорошо отражают различия, обусловленные принадлежностью к выделенным гидроэкологическим зонам. Так, максимальные значения величины асимметрии центров квазиаттракторов и его объем, как правило, регистрируются во фронтальной зоне устьевой области ($rX = 14.0 \times 10^5$, $vX = 5.2 \times 10^{61}$), которую по совокупности признаков (повышенному видовому богатству и развитию краевого эффекта) мы определяем, как зону напряжения — экотон. Минимальные значения параметров хаотических аттракторов наблюдали в зоне свободного течения притока ($rX = 0.2 \times 10^5$, $vX = 1.3 \times 10^{39}$) и водохранилище ($rX = 1.1 \times 10^5$, $vX = 1.1 \times 10^{49}$).

По сравнению с периодом климатической нормы 2009 г. в годы аномально жаркий (2010 г.) и жаркий (2011 г.), когда наблюдали продолжительный (> 1.5 месяца) аномальный прогрев всей водной толщи до 29–33°C, глубокий дефицит растворенного кислорода (< 4 мг/л), гиперцветение синезеленых водо-

рослей и катастрофическое ухудшение качества воды (Лазарева и др., 2012 б), зоопланктон исследованной нами водной системы характеризовался сильнейшими структурными перестройками, необычно высоким уровнем количественного развития и пребывал на грани “функционального срыва”. В этих условиях происходило увеличение значений параметров квазиаттракторов, расширение их границ (табл. 7.4.21). Это свидетельствует о неудовлетворительной адаптации сообществ зоопланктона к термическому эвтрофированию (термин по: Безносов и др., 2002; Веригин, 1977; Сиренко, 1981) и сигнализирует об их переходе в область патологии.

Таблица 7.4.21. Параметры хаотических квазиаттракторов сообществ зоопланктона водной системы малого притока в вегетационные периоды климатической нормы (2009 г.) и аномальной жары (2010–11 гг.).

Год	rX, у.е.					vX, у.е.				
	I	IIa	IIб	IIв	III	I	IIa	IIб	IIв	III
2009	420330					2.8×10⁵⁶				
	508	-	102960	208569	9094	4.1×10 ²⁵	-	7.7×10 ⁵⁴	9.4×10 ⁵⁰	8.2×10 ³⁶
2010	590586					1.0×10⁵⁸				
	959	-	260320	147826	39812	4.8×10 ²¹	-	7.7×10 ⁵⁴	6.6×10 ⁵¹	1.8×10 ⁴³
2011	1758065					1.1×10⁶²				
	10313	267857	593589	121033	21941	3.3×10 ²⁶	1.4×10 ⁵⁶	5.3×10 ⁵⁸	3.9×10 ⁵³	1.6×10 ⁴⁴

Интересно, что интегративный параметр хаотического квазиаттрактора зоопланктоценоза фронтальной зоны устьевой области, а именно его суммарный объем, в аномально жарком 2010 г. по сравнению фоновым 2009 г. практически не изменяется ($vX = 7.7 \times 10^{54}$ у.е.). Это также может свидетельствовать об активизации буферной системы экотона фронтальной зоны в ответ на аномальный прогрев воды.

Анализ фазовых портретов сезонной динамики зоопланктона свидетельствует о более выраженной хаотической динамике экотонного сообщества фронтальной зоны, отличающегося максимальной площадью квазиаттрактора (рис. 7.4.15). Меньший уровень хаотичности наблюдается в сообществе переходной зоны приемника и водохранилища, а минимальный — в зоопланктоценозе проточного участка реки, жестко стабилизированном высокой скоростью течения.

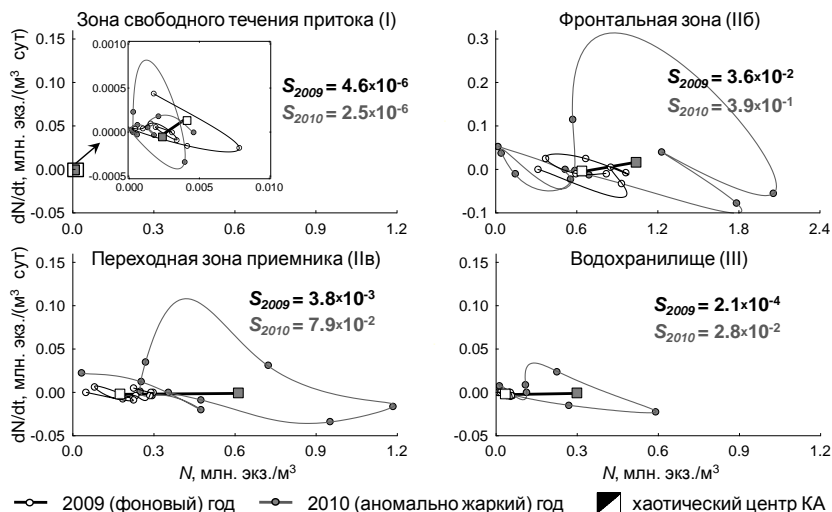


Рис. 7.4.15. Фазовые портреты сезонной динамики обилия зоопланктона гидроэкологических зон в фоновом и аномально жарком годах.

Относительно фоновое периода, в аномально жаркий год повышается вариабельность поведения вектора состояния сообществ, увеличивается площадь их хаотических аттракторов. Наиболее значительные экологические модификации сообществ зоопланктона, выражаемые отклонением хаотических центров аттракторов для фоновое и жаркое года, регистрируются в устьевой области притока (0.402 и 0.436 у.е. для фронтальной и переходной зоны приемника соответственно).

Идентификация межаттракторных расстояний стохастических центров квазиаттракторов, характеризующих различия статистических параметров развития сообществ, свидетельствует о существенных отличиях в показателях количественного развития зоопланктона устьевой области притока по сравнению с граничными водными системами, что удовлетворительно согласуется с данными многомерной статистики (рис. 7.4.16). Однако оценка межаттракторных расстояний хаотических центров аттракторов демонстрирует более выраженную экологическую специфичность зоопланктона устьевой области, и особенно ее фронтальной зоны, обособляющейся отдельным кластером и от-

личающейся более выраженной хаотической динамикой. Это также может свидетельствовать о хаотической организации зоопланктона фронтальной зоны.

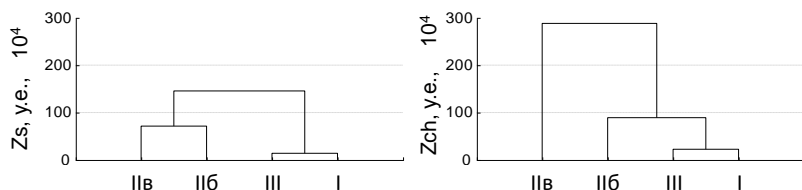


Рис. 7.4.16. Межаттракторные расстояния, рассчитанные между стохастическими (Zs) и хаотическими (Zch) центрами квазиаттракторов сообществ зоопланктона водной системы притока водохранилища.

По сравнению с фоновым периодом, в жаркие годы увеличиваются межаттракторные расстояния, а квазиаттракторы сообществ “разбегаются” друг относительно друга в многомерном фазовом пространстве, что может свидетельствовать об экологической дифференциации сообществ, по-разному реагирующих на аномальные условия (рис. 7.4.17).

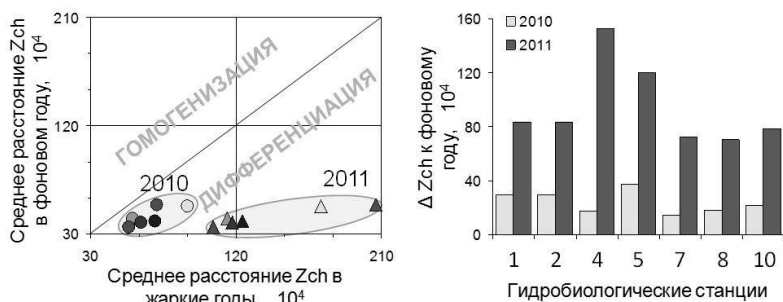


Рис. 7.4.17. Изменение межаттракторных расстояний хаотических квазиаттракторов сообществ зоопланктона в жаркие годы относительно фонового периода.

При этом наиболее сильно от референсных состояний удаляются аттракторы сообществ фронтальной зоны. Таким образом, несмотря на ослабленную реакцию зоопланктона на аномальный прогрев воды в жаркие годы, исследование его хаотической динамики позволяет выявить нарушения в системе гемо-

стаза сообществ гидробионтов фронтальной зоны в изменяющихся условиях среды.

Параметры аттракторов сообществ обусловлены особенностями режима гидроэкологических зон ($rX - F_{[3;9]} = 119.1$, $P < 0.001$; $vX - F_{[3;9]} = 402.1$, $P < 0.001$) и межгодовой погодноклиматической изменчивостью ($rX - F_{[2;9]} = 10.4$, $P < 0.01$; $vX - F_{[2;9]} = 8.7$, $P < 0.01$), обнаруживают тесную ($r > 0.7$) статистическую связь с элементами экологической структуры зоопланктона и приоритетными факторами среды, а именно таксономическим разнообразием и вариабельностью таксономической структуры, биоценотической структурой, числом Фруда, температурой воды, содержанием растворенного кислорода и величиной БПК₅.

7.4.1.7. Вертикальное распределение зоопланктона на участке стратификации во фронтальной зоне устьевой области реки

Как мы отмечали выше (см. главу 3), во фронтальной зоне устьевой области наблюдается вертикальная неоднородность вод (табл. 3.2). В связи с этим представляет интерес, различается ли структура зоопланктона, обитающего в разнотипных слоях воды. Ниже представлены данные, полученные в ходе проведения съемки в августе 2009 г.

Глубина участка стратификации составляла 3.5 м, горизонт 0–1 м был представлен слоем смешанных вод реки (электропроводность вод на участке свободного течения реки 525 мкСм/см) и водохранилища (электропроводность вод водохранилища 175 мкСм/см) (табл. 7.4.22).

Таблица 7.4.22. Вертикальное распределение показателей воды на участке стратификации устьевой области р. Ильдъ в августе 2009 г.

Глубина, м	Eh_{18} , мкСм/см	T , °C	O_2 , мг/л	ρ , кг/м ³
0	314.9	17.9	7.6	998.91
1	319.6	16.4	6.2	999.12
2	418.2	16.1	5.0	999.32
3	475.8	16.1	4.1	999.38

С увеличением глубины снижалась температура воды (разница между поверхностным и придонным слоями составляла 1.8°C) и содержание растворенного кислорода (разница 3.5 мг/л).

Наибольшее число видов, биомасса и продукция зоопланктона отмечены на верхней границе слоя трансформированных речных вод — на глубине 2 м (табл. 7.4.23).

Таблица 7.4.23. Число видов (*S*), биомасса (*B*, г/м³), продукция (*P*, кал/м³×сут) зоопланктона в столбе воды участка стратификации в августе 2009 г.

Показатели	Глубина, м			
	0	1	2	3
<i>S</i>	27	28	29	26
<i>B_{зп}</i>	2.25	3.22	3.44	2.00
<i>P</i>	235.91	224.07	313.64	126.68

В слое трансформированных водохранилищных вод (0–1 м) по биомассе доминировала *Asplanchna priodonta* Gosse, в области расслоения вод (2 м) — *Diaphanosoma orghidani* Negrea, *Eucyclops serrulatus* и *Thermocyclops oithonoides* (Sars), а в слое трансформированных речных вод (3 м) — *Th. oithonoides* (Sars).

Следовательно, полученные данные показали, что на участке стратификации во фронтальной зоне устьевой области притока равнинного водохранилища имеется два расположенных один над другим слоев воды: 1) слоя менее минерализованных смешанных вод реки и водохранилища и 2) слоя более минерализованных трансформированных речных вод. В нижнем слое “речных” вод уменьшается температура воды и содержание растворенного кислорода. Аналогичные результаты были получены и в 2008 г. (Крылов и др., 2009).

Наибольшие показатели количественного развития зоопланктона, как и летом 2008 г. (Крылов и др., 2009), были отмечены на границе двух слоев воды. Вероятная причина их локализации — плотностная стратификация. Как известно, повышение электропроводности происходит при увеличении минерализации воды, что, наряду с меньшими температурами, способствует возрастанию плотности и вязкости воды (Эдельштейн, 1991; Френкель, 1975). В этом случае граница трансформированных вод реки могла служить “вторым дном”, на котором задерживалась часть седимента.

Об этом свидетельствуют данные о взвешенном органическом углероде (ВОУ), полученные Н.В. Лобусом (*Институт океанологии им. П.П. Шириова РАН*). Так, в поверхностном слое концентрация ВОУ составляла 1.85 мг/л, на границе вод — 11.42 мг/л, в придонном слое — 3.38 мг/л. Как известно, ВОУ активно напрямую используется зоопланктоном и в малых водоемах способно обеспечивать от 37 до 73% его пищевых потребностей (Cole et al., 2006). Очевидно, ВОУ повышает кормовую базу зоопланктеров на участке стратификации во фронтальной зоне устьевой области реки.

Как мы указывали выше (см. главу 4), 2011 г. вошел в пять самых теплых лет за период инструментальных наблюдений (Доклад ..., 2011). Очевидно, что высокие температуры воздуха способствуют более сильному прогреванию водных масс, что влечет изменение абиотических параметров воды, которые могут определять развитие и вертикальное распределение гидробионтов.

Метеорологические особенности 2011 г. способствовали более интенсивному, чем в 2009 г., прогреву воды в поверхностных и в придонных слоях, разница между которыми составляла 3.8°C. Кроме того, заметно снижалось содержание кислорода, что особенно ярко проявлялось на границе вод и ниже (разница между поверхностным и придонным слоями составляла 9.5 мг/л), где его количество могло выступать лимитирующим фактором развития зоопланктеров (табл. 7.4.24). При глубине участка стратификации 3.5 м смешанные воды реки и водохранилища занимали слой 0–2 м, а верхняя граница трансформированных вод реки находилась на глубине 3 м.

Таблица 7.4.24. Вертикальное распределение показателей воды на участке стратификации фронтальной зоны устьевой области р. Ильд в 2011 г.

Глубина, м	$Eh_{1/8}$, мкСм/см	T , °C	O_2 , мг/л	ρ , кг/м ³
0	214.1	26.6	10.5	996.83
1	220.4	24.5	6.9	997.38
2	225.7	24.0	4.1	997.51
3	389.0	22.8	1.0	997.95

В этих условиях биомасса и продукция зоопланктона были выше, чем в 2009 г. (табл. 7.4.24, 7.4.25). Максимальное число видов отмечено в придонном слое, а биомасса и продукция — в поверхностном. Во всей толще воды по биомассе преобладала *Asplanchna priodonta*, при содоминировании *A. sieboldi* в слое над границей расслоения вод и *Bosmina longirostris* — в слое трансформированных речных вод.

Таблица 7.4.25. Число видов (*S*), биомасса (*B*, г/м³), продукция (*P*, кал/м³×сут) зоопланктона на разных глубинах участка стратификации фронтальной зоны устьевой области р. Ильдь в 2011 гг.

Показатели	Год	Глубина, м			
		0	1	2	3
<i>S</i>	2011	28	29	29	31
<i>B</i>	2011	11.65	8.31	4.80	1.86
<i>P</i>	2011	818.30	320.34	208.51	169.29

Следовательно, в условиях экстремального повышения температуры воздуха в нижнем слое “речных” вод до экстремальных для гидробионтов значений снижается содержание растворенного кислорода. Высокая температура воды, которая обычно характерна для водоемов-охладителей АЭС, а также в природных водных объектах в аномально жаркие годы (Безносов и др., 2002; Веригин, 1977; Копылов и др., 2012; Сиренко, 1981) справедливо называется “термическим эвтрофированием”. Мы также регистрируем изменения зоопланктона, наблюдаемые при эвтрофировании (Андроникова, 1996): по сравнению с фоновым 2009 г. увеличивались биомасса зоопланктона, возрастала продукция планктонных беспозвоночных (табл. 7.4.25), доля коловраток в общей биомассе (табл. 7.4.26).

Кроме изменений структурных показателей зоопланктона, зарегистрировано нарушение выявленной в 2008 (Крылов и др., 2009) и в 2009 гг. закономерности вертикального распределения зоопланктона — концентрации наиболее богатых в количественном отношении сообществ на верхней границе более плотных трансформированных речных вод. Очевидно, нарушение было вызвано экстремальным снижением содержания кислорода в придонном слое воды, в результате чего наибольшие показа-

тели биомассы и продукции зоопланктона регистрировались в поверхностных слоях (Болотов и др., 2014 в).

Таблица 7.4.26. Доля (%) таксономических групп зоопланктона в общей биомассе на разных глубинах участка стратификации фронтальной зоны устьевой области р. Ильдь

Глубина, м	Rotifera		Copepoda		Cladocera	
	2009	2011	2009	2011	2009	2011
0	14.4	61.7	77.8	20.3	7.7	17.9
1	13.6	71.1	57.4	10.8	29.0	18.1
2	14.7	67.4	45.6	20.2	39.6	12.4
3	5.0	54.7	61.8	26.2	33.2	19.1

Таким образом, на участке стратификации во фронтальной зоне устьевой области притока равнинного водохранилища наблюдается расслоение водной массы, в результате чего верхнее положение занимают менее минерализованные трансформированные воды водохранилища, нижнее — более минерализованные воды притока. На границе более плотных речных вод возникает “второе дно”, на котором максимального развития достигают беспозвоночные планктона. Нарушение эффекта “второго дна” происходит в условиях изменения кислородного режима в периоды наибольшего прогревания воды в аномально жаркие годы.

Заключение

На основании изложенного можно заключить, что зоопланктон водной системы притока, его устьевой области и водохранилища сложен весьма богатым фаунистическим комплексом. Наибольшее видовое богатство, таксономическая сложность и специфическая биоценотическая структура характерны для устьевой области притока и, особенно, ее фронтальной зоны. По сравнению с сообществами граничащих водных объектов — рекой и водохранилищем — устьевая область притока характеризуется наиболее высокими величинами удельного числа видов, численности и биомассы зоопланктона.

Погодные термические аномалии приводят к нарушению фоновой структуры сходства видового состава зоопланктона

гидроэкологических зон устьевой области, снижению их фаунистического своеобразия и биоценотической специфики. Благодаря буферным свойствам экотона во фронтальной зоне устьевой области наблюдается ослабленная, по сравнению переходной зоной приемника и водохранилищем, реакция зоопланктона на аномально высокие температуры воды.

Хаотические аттракторы показательны при описании структурно-функциональной организации сообществ зоопланктона малого притока равнинного водохранилища. Параметры квазиаттракторов достигают максимальных значений в устьевой области притока, и особенно ее фронтальной зоне, зоопланктон которой отличается ярко выраженным хаотическим режимом функционирования, и которую мы определяем как экотон. Параметры хаотических аттракторов сообществ обусловлены особенностями режима гидроэкологических зон и межгодовой метеорологической изменчивостью, и в условиях аномалий жарких лет сигнализируют о серьезных функциональных нарушениях комплексного характера, свидетельствуют о значительных отклонениях от состояния равновесия, нарастании хаотичности зоопланктоценозов и переходе сообществ в область патологии.

На участке стратификации во фронтальной зоне устьевой области притока равнинного водохранилища наблюдается расслоение водной массы. На границе более плотных речных вод возникает “второе дно”, на котором беспозвоночные планктона достигают максимального развития. В условиях изменения кислородного режима в периоды наибольшего прогрева воды в аномально жаркие годы наблюдается нарушение эффекта “второго дна”.

7.4.2. Зоопланктон зарослей макрофитов*

Изучение зарастающих макрофитами прибрежных мелководий, имеет важное значение при проведении гидроэкологических исследований, поскольку биоценозы зарослей образуют своеобразный биофильтр между водным объектом и водосбором (Мережко, 1985). Большую роль в этом играют организмы зоопланктона, населяющие заросшую высшей водной растительностью литоральную зону. Кроме того, беспозвоночные планктона — важные кормовые объекты рыб-планктофагов и молоди многих видов рыб, использующих заросли макрофитов в качестве субстрата при нересте и укрытия при нагуле. На особенность биологического режима заросших мелководий водоемов обращал внимание Ф.Д. Мордухай-Болтовской еще в 70-е гг. прошлого века, указывая на то, что “... зона зарослей высшей водной растительности имеет характер как бы “другого государства”, находящегося в пределах водной экосистемы, но живущего иной жизнью.” (Мордухай-Болтовской, 1974, с. 163).

Сбор проб проводили в разнотипных растительных ассоциациях с преобладанием *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach., *Nuphar lutea* (L.) Smith., *Nymphaea candida* J. Presl., *Sagittaria sagittifolia* L., *Scirpus lacustris* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Polygonum amphibium* L., *Potamogeton pectinatus* L., *P. perfoliatus* L. и *P. lucens* L. Зоопланктон собирали мерным ведром, профильтровывая 30 л воды через планктонную сеть с ячейей 64 мкм, пробы фиксировали 4%-ным формалином, обрабатывали по стандартной методике (Методика изучения..., 1975). При анализе видового богатства использованы данные, полученные в течение вегетационных периодов 2007–2013 гг., а анализ основных количественных показателей зоопланктона основан на данных, полученных в эти же годы в период максимального развития макрофитов — в июле – августе.

Всего за период исследований в пределах изученной акватории обнаружено 143 таксона Rotifera, 21 — Copepoda и 57 — Cladocera (табл. 7.4.27). Видовое богатство зоопланктона в гра-

*В. Н. Столбунова, С. Э. Болотов, А. В. Крылов

ничающих водных объектах и в пределах маргинального участка было разным. Минимальное число видов обнаружено в переходной зоне притока устьевой области (табл. 7.4.27), что объясняется относительно кратким периодом сборов (с 2011 г.) лишь на одной станции с весьма переменчивыми условиями, связанными со сменой гидрологического режима.

Таблица 7.4.27. Видовое богатство зоопланктона в зарослях макрофитов

Таксон	Зона				
	I	IIa	IIб	IIв	III
<i>Veliger Deissena</i>	—	—	—	+	+
ROTIFERA					
<i>Adineta vaga</i> (Bdelloidea) (Davis, 1910)	—	—	—	—	+
<i>Anuraeopsis fissa</i> Gosse, 1851	+	—	—	+	—
<i>Asplanchna henrietta</i> Lang, 1906	—	—	+	+	+
<i>A. herricki</i> Guerne, 1888	—	—	—	+	—
<i>A. girodi</i> Guerne, 1888	—	—	+	+	—
<i>A. priodonta</i> Gosse, 1850	—	—	+	+	+
<i>A. sieboldi</i> (Leydig, 1854)	—	—	+	—	—
<i>Asplanchna</i> sp.	—	—	—	—	+
<i>Atrochus tentaculatus</i> Wierz., 1893	+	—	—	—	—
<i>Bdelloidea</i> sp.	+	+	+	+	+
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof, 1891)	—	—	—	+	+
<i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851	+	+	+	+	+
<i>Br. a. bidens</i> Plate, 1886	—	—	—	+	—
<i>Br. calyciflorus calyciflorus</i> Pall., 1766	+	—	—	+	—
<i>Br. c. amphiceros</i> Ehrb., 1838	—	—	+	+	+
<i>Br. c. anuraeiformis</i> Brehm, 1909	—	—	—	—	+
<i>Br. c. dorcas</i> Gosse, 1851	—	—	+	+	—
<i>Br. c. spinosus</i> (Wierz., 1891)	—	—	—	+	+
<i>Br. diversicornis diversicornis</i> (Dad., 1883)	+	+	+	+	+
<i>Br. d. homoceros</i> (Wierz., 1891)	+	—	+	+	+
<i>Br. quadridentatus quadridentatus</i> Herm., 1783	+	—	—	+	+
<i>Br. q. ancylognathus</i> Schm., 1859	—	—	—	+	+
<i>Br. q. brevispinus</i> Ehrb., 1832	—	—	—	—	+
<i>Br. q. cluniorbicularis</i> Skor., 1894	—	—	—	—	+
<i>Br. q. melheni</i> Barr. et Dad., 1894	—	—	+	—	—
<i>Br. leydigii</i> Cohn, 1862	—	—	—	+	—
<i>Br. l. rotundus</i> Rouss., 1907	—	—	—	—	+
<i>Br. urceus urceus</i> (Linn., 1758)	—	—	—	—	+
<i>Br. nilsoni</i> Ahlst., 1940	—	—	—	+	—
<i>Cephalodella fluviatilis</i> (Zaw., 1926)	—	—	+	—	—
<i>C. hoodi</i> (Gosse, 1886)	—	—	—	+	—

Таблица 7.4.27. (продолжение)

Таксон	Зона				
	I	IIa	IIб	IIв	III
<i>C. gibba</i> (Ehrb., 1882)	+	+	—	+	+
<i>C. megalcephala</i> (Glass., 1893)	—	—	—	—	+
<i>C. ventripes</i> (Dix.-Nut., 1901)	+	—	+	+	—
<i>Conochilus unicornis</i> Rouss., 1892	—	—	+	+	+
<i>Dicranophorus forcipatus</i> (Müll., 1786)	—	—	—	—	+
<i>Dissotrocha aculeata</i> (Ehrb., 1832)	—	—	+	—	—
<i>Eosphora najas</i> Ehrb., 1830	—	—	+	+	—
<i>Epiphanes macroura</i> (Barr. et Dad., 1894)	—	—	+	+	—
<i>Euchlanis deflexa</i> Gosse, 1851	—	+	+	+	+
<i>E. dilatata</i> Ehrb., 1832	+	+	+	+	+
<i>E. d. micrura</i> Ehrb., 1832	+	—	+	—	—
<i>E. incisa</i> Garl., 1939	+	—	+	+	—
<i>E. lyra</i> Huds., 1886	—	—	—	+	—
<i>E. pyriformis</i> Gosse, 1851	+	—	—	+	—
<i>E. triquetra</i> Ehrb., 1838	—	—	+	+	—
<i>Eudactylota eudactylota</i> (Gosse, 1886)	—	—	—	+	—
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrb., 1834)	+	+	+	+	+
<i>F. major</i> (Cold., 1914)	—	+	—	+	—
<i>F. passa</i> (Müll., 1786)	—	—	+	—	—
<i>Gastropus stylifer</i> Imh., 1891	—	—	+	—	—
<i>Kellicottia longispina</i> (Kell., 1879)	—	—	+	+	+
<i>Keratella cochlearis cochlearis</i> (Gosse, 1851)	—	+	+	+	+
<i>K. c. tecta</i> (Gosse, 1854)	—	—	+	+	+
<i>K. quadrata</i> (Müll., 1786)	+	+	+	+	+
<i>K. testudo</i> (Ehrb., 1832)	+	+	—	—	—
<i>Lecane brachydactyla</i> (Stenr., 1898)	—	—	—	—	+
<i>L. bulla</i> (Gosse, 1886)	+	+	+	+	+
<i>L. closterocerca</i> (Schm., 1859)	—	—	+	—	—
<i>L. cornuta</i> (Müll., 1786)	+	+	+	+	+
<i>L. elachis</i> (Harr. et Myers, 1926)	+	—	—	—	—
<i>L. flexilis</i> (Gosse, 1886)	—	—	—	—	+
<i>L. hamata</i> (Stokes, 1896)	—	—	+	—	—
<i>L. hornemmani</i> (Ehrb., 1834)	+	—	—	—	—
<i>L. ligona</i> (Dunlop, 1901)	—	—	+	—	—
<i>L. ludwigii</i> (Eckst., 1883)	+	—	—	—	—
<i>L. luna</i> (Müll., 1776)	+	+	+	+	+
<i>L. l. presumpta</i> Ahlstr., 1938	—	—	—	—	+
<i>L. lunaris</i> (Ehrb., 1832)	—	—	+	+	+
<i>L. obtusa</i> (Murr., 1913)	—	—	+	+	—
<i>L. ohioensis</i> (Herr., 1885)	—	—	+	—	—
<i>L. pusilla</i> Herr. et Myers, 1926	+	—	—	—	—
<i>L. stenroosi</i> (Meissn., 1908)	—	—	+	—	—

Таблица 7.4.27. (продолжение)

Таксон	Зона				
	I	IIa	IIб	IIв	III
<i>L. unguolata</i> (Gosse, 1887)	—	—	+	—	—
<i>Lepadella costata</i> Wulf., 1940	—	—	—	—	+
<i>L. ovalis</i> (Müll., 1786)	—	—	—	+	—
<i>L. patella</i> (Müll., 1773)	—	—	—	+	—
<i>Lophocharis lepadelloides</i> Rodewald, 1935	—	—	+	—	—
<i>Macrotrachela quadricornifera</i> Milne, 1886	—	—	—	+	—
<i>Mytilina bicarinata</i> (Perty, 1850)	—	—	+	—	—
<i>M. trigona</i> (Gosse, 1851)	+	+	+	+	—
<i>M. ventralis ventralis</i> (Ehrb., 1832)		+	+	+	+
<i>M. v. reducta</i> (Ehrb., 1832)	—	—	—	+	+
<i>Notholca acuminata</i> (Ehrb., 1832)	—	—	—	+	—
<i>N. labis</i> Gosse, 1887	—	—	—	+	—
<i>Notommata aurita</i> (Müll., 1786)	—	—	+	+	+
<i>N. falcinella</i> Harr. et Myers, 1922	—	—	—	+	—
<i>N. glyphura</i> Wulf., 1935	—	—	+	—	—
<i>N. pachyura</i> (Gosse, 1886)	—	—	+	—	—
<i>Philodina</i> sp.	+	—	—	+	—
<i>Philodina tridentata</i> Rodew., 1935	—	—	—	+	—
<i>Platyas quadricornis</i> (Ehrb., 1832)	+	—	+	+	+
<i>P. patulus patulus</i> (Müll., 1786)	—	—	—	+	+
<i>Ploesoma leticulare</i> Herr., 1885	—	+	—	—	—
<i>P. truncatum</i> (Lev., 1894)	—	—	—	+	+
<i>Polyarthra euryptera</i> (Wierz., 1891)	—	—	+	+	—
<i>P. dolichoptera</i> Idels. 1925	+	+	—	+	+
<i>P. longiremis</i> Garl., 1943	—	+	+	+	+
<i>P. major</i> Bruckh., 1900	—	+	+	+	+
<i>P. minor</i> Voigt, 1904	—	—	+	—	—
<i>P. remata</i> Skor., 1896	—	—	—	+	—
<i>P. vulgaris</i> Carl., 1943	—	—	+	+	+
<i>Pompholyx complanata</i> Gosse, 1851	—	—	+	+	+
<i>P. sulcata</i> Huds., 1885	—	+	+	+	+
<i>Proales sigmoidea</i> (Skor., 1896)	—	—	+	+	—
<i>Ptygura crystallina</i> (Ehrb., 1834)	—	+	—	—	+
<i>P. rotifer</i> (Stern., 1898)	—	—	—	—	+
<i>Rotaria rotatoria</i> (Pallas, 1766)	—	—	+	—	—
<i>Sinantherina sociales</i> (Linn., 1758)	—	—	—	—	+
<i>S. cylindrica</i> Althaus, 1957	—	—	+	+	—
<i>S. lakowitziana</i> Lucks, 1912	—	—	+	—	—
<i>S. oblonga</i> Ehrb., 1831	+	+	—	+	+
<i>S. pectinata</i> Ehrb., 1832	+	—	+	+	+
<i>S. stylata</i> Wierz., 1893	—	—	—	+	+
<i>Taphrocampa selenura</i> Gosse, 1851	+	—	+	—	—

Таблица 7.4.27. (продолжение)

Таксон	Зона				
	I	IIa	IIб	IIв	III
<i>Testudinella caeca</i> (Pars., 1892)	+	—		—	—
<i>T. incisa</i> (Tern., 1892)	—	—	+	—	—
<i>T. parva</i> (Tern., 1892)	+	+	+	+	+
<i>T. patina</i> (Herm., 1783)	+	—	+	+	—
<i>T. semiparva</i> Hauer, 1938	—	—	+	—	—
<i>Trichocerca agnate</i> Wulf., 1939	—	—	—	—	+
<i>T. bidens</i> (Lucks, 1912)	—	—	—	+	+
<i>T. brachyura</i> (Gosse, 1851)	—	—	—	—	+
<i>T. elongata</i> Gosse, 1886	+	—	+	—	+
<i>T. capucina</i> (Wierz. et Zach. , 1893)	+	+	+	+	+
<i>T. cylindrica</i> (Imhof, 1891)	—	+	+	+	+
<i>T. iernis</i> (Gosse, 1887)	—	—	—	+	—
<i>T. inermis</i> (Lind., 1904)	—	+	+	+	+
<i>T. intermedia</i> (Stern., 1898)	—	—	+	+	+
<i>T. longiseta</i> (Schr., 1802)	+	+	—	—	—
<i>T. mucosa</i> (Stokes, 1896)	—	+	+	+	—
<i>T. porcellus</i> (Gosse, 1886)	+	—	—	+	+
<i>T. pusilla</i> (Laut., 1898)	—	+	+	+	
<i>T. rattus</i> (Müll., 1776)	—	—	+	+	+
<i>T. r. carinata</i> (Ehrb., 1830)	—	—	—	+	—
<i>T. r. minor</i> Fad., 1925	—	—	—	+	+
<i>T. similis</i> (Wierz., 1893)	—	+	+	+	+
<i>T. stylata</i> (Gosse, 1851)	—	+	+	+	—
<i>T. sulcata</i> (Jenn., 1894)	—	—	+	+	+
<i>T. tenuior</i> (Gosse, 1886)	—	+	+	+	+
<i>Trichotria pocillum</i> (Müll., 1776)	+	—	—	+	—
<i>T. tetractis</i> (Ehrb., 1830)	—	—	+	—	—
<i>T. truncata</i> (Whit., 1889)	+	—	+	+	—
COPEPODA					
<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin, 1875	+	—	+	+	+
<i>C. strenuus</i> Fisher, 1851	+	—	—	—	—
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fisher, 1853)	+	+	+	+	+
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fisher, 1851)	+	+	+	+	+
<i>E. macruroides</i> (Lilljeborg, 1901)	+	+	+	+	+
<i>E. macrurus</i> (Sars, 1863)	+	—	+	+	—
<i>Macrocyclus albidus</i> (Jurine, 1820)	+	+	+	+	—
<i>M. fuscus</i> (Jurine, 1820)	+	+	+	+	—
<i>Megacyclos gigas</i> (Claus, 1857)	—	—	+	—	—
<i>M. viridis</i> (Jurine, 1820)	—	+	+	+	+
<i>Mesocyclus leuckarti</i> (Claus, 1857)	+	+	+	+	+
<i>Thermocyclus crassus</i> (Fisher, 1853)	—	+	+	+	+
<i>Th. oithonoides</i> (Sars, 1863)	—	+	+	+	+

Таблица 7.4.27. (продолжение)

Таксон	Зона				
	I	IIa	IIб	IIв	III
<i>Paracyclops affinis</i> (Sars, 1863)	—	—	—	+	—
<i>P. fimbriatus</i> (Fisher, 1853)	+	—	+	+	+
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)	—	+	+	+	+
<i>E. graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)	—	—	—	—	+
<i>Eurytemora lacustris</i> (Poppe, 1880)	—	—	+	+	—
<i>E. velox</i> (Lilljeborg, 1853)	—	+	+	+	+
<i>Harpacticoida</i> sp.	+	—	—	+	—
<i>Heterocope appendiculata</i> Sars, 1863	—	—	+	+	+
CLADOCERA					
<i>Acroperus harpae</i> (Baid., 1837)	+	+	+	+	+
<i>A. angustatus</i> Sars, 1863					
<i>Alona affinis</i> Leydig, 1860	+	+	—	+	+
<i>A. costata</i> Sars, 1862	+	+	+	+	+
<i>A. guttata</i> Sars, 1862	+	+	+	+	+
<i>A. quadrangularis</i> (O.F. Müller, 1785)	+	—	—	+	+
<i>A. intermedia</i> Sars, 1862	—	—	—	+	—
<i>A. rectangula</i> Sars, 1862	+	+	+	+	+
<i>Alonella excisa</i> (Fischer, 1854)	—	—	—	+	—
<i>A. nana</i> (Braid, 1850)	—	—	+	—	+
<i>Anchistropus emarginatus</i> Sars, 1862	—	—	—	—	+
<i>Bosmina coregoni</i> Braid, 1857	—	—	+	+	+
<i>B. crassicornis</i> (P.E. Müller, 1867)	—	—	+	+	+
<i>B. longispina</i> Leydig, 1860	—	—	—	+	+
<i>B. obtusirostris</i> Sars, 1862	—	—	—	+	—
<i>B. longirostris</i> (O.F. Müller, 1785)	+	+	+	+	+
<i>Camptocercus rectirostris</i> Schoedler, 1862	—	—	+	+	+
<i>Ceriodaphnia affinis</i> Lilljeborg, 1900	—	—	+	+	—
<i>C. megalops</i> Sars, 1862	—	—	+	+	—
<i>C. pulchella</i> Sars, 1862	+	+	+	+	+
<i>C. reticulata</i> (Jurine, 1820)	—	—	+	+	—
<i>Chydorus gibbus</i> Lilljeborg, 1900	+	+	+	+	+
<i>Ch. latus</i> Sars, 1862	+	+	+	+	+
<i>Ch. ovalis</i> Kurz, 1874	—	—	—	+	—
<i>Ch. sphaericus</i> (O. F. Müller, 1785)	+	+	+	+	+
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O. F. Müller, 1785)	+	—	+	+	—
<i>Daphnia cristata</i> Sars, 1862	—	—	—	+	+
<i>D. cucullata</i> Sars, 1862	—	—	+	+	+
<i>D. galeata</i> Lilljeborg, 1900	—	—	—	+	+
<i>D. longispina</i> O.F. Müller, 1785	—	—	+	+	+
<i>Diaphanosoma brachium</i> Liévin, 1848	+	+	+	+	+
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, 1848)	—	+	+	+	—
<i>Ilyocryptus acutifrons</i> Sars, 1862	—	—	—	+	—

Таблица 7.4.27. (продолжение)

Таксон		Зона				
		I	IIa	IIб	IIв	III
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)		—	+	+	+	+
<i>Limnospila frontosa</i> Sars, 1862		—	+	+	+	+
<i>Macrothrix hirsuticornis</i> Norman et Bredy, 1867		+	+	+	+	+
<i>M. odiosa</i> Gurney, 1907		—	—	+	—	—
<i>M. rosea</i> (Jurine, 1848)		—	—	—	+	—
<i>Moina micrura</i> Hellich, 1877		—	+	+	—	—
<i>Monospilus dispar</i> Sars, 1862		—	—	—	—	+
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine, 1820)		+	+	+	+	—
<i>P. laevis</i> Sars, 1862		—	—	+	—	—
<i>P. similis</i> (Sars, 1901)		—	—	—	+	—
<i>P. striatus</i> Schoedler, 1863		—	—	+	+	—
<i>P. trigonellus</i> O. F. Müller, 1785		+	—	—	—	—
<i>P. truncatus</i> O. F. Müller, 1785		+	+	—	+	—
<i>P. uncinatus</i> Braid, 1850		—	—	—	+	+
<i>Pseudochydorus globosus</i> Braid, 1850		—	—	+	+	+
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linné, 1778)		+	+	+	+	+
<i>Rynchotalona falcata</i> (Sars, 1862)		—	—	—	—	+
<i>R. rostrata</i> (Koch, 1841)		—	+	—	+	+
<i>Scapholeberis aurita</i> (Fischer, 1849)		+	—	+	—	—
<i>S. mucronata</i> (O.F. Müller, 1785)		+	+	+	+	+
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776)		—	+	+	+	+
<i>Simocephalus serrulatus</i> (Koch, 1841)		+	—	+	—	—
<i>S. vetulus</i> (O.F. Müller, 1776)		+	+	+	+	—
<i>Streblocerus serricaudatus</i> (Fischer, 1849)		+	—	—	—	—
Суммарное число видов	Rotifera	40	33	79	91	70
	Copepoda	11	11	17	18	13
	Cladocera	23	24	37	45	34
	Всего	74	68	133	154	117

Несколько бóльшим видовым богатством отличался зоопланктон зоны свободного течения реки, а максимальное число видов зарегистрировано в устьевой области, в частности в переходной зоне приемника, чуть ниже оно было во фронтальной зоне (табл. 7.4.27).

Коловатки составляли от 48.5 (зона IIa) до 59.8% (III) от общего списка видов, веслоногие — от 11.1 (III) до 16.2% (IIa), ветвистоусые — от 28 (IIб) до 35.3 (IIa). Следовательно, во фронтальной зоне устьевой области притока среди обнаруженных видов минимальной была доля Rotifera и максимальными — Copepoda и Cladocera.

Наименьшее удельное число видов беспозвоночных планктона ежегодно фиксировалось в зоне свободного течения реки, наибольшее — в устьевой области притока: либо во фронтальной зоне, либо в переходной зоне приемника (Столбунова, 2008, 2011, 2012) (рис. 7.4.18). С началом периода жарких лет в устьевой области реки и в водохранилище среднее число видов беспозвоночных в пробе возрастало.

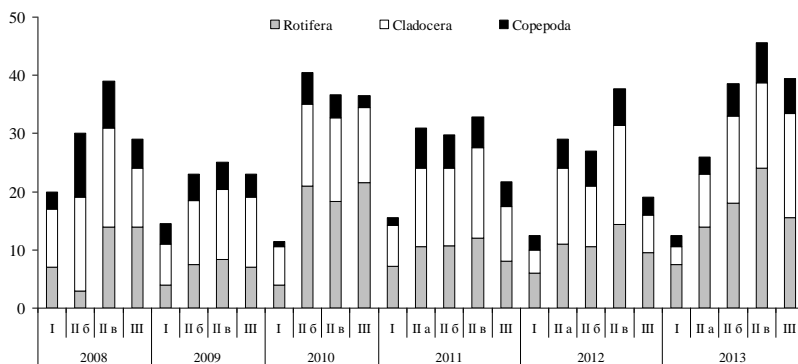


Рис. 7.4.18. Удельное число видов беспозвоночных планктона в зарослях макрофитов в зоне свободного течения р. Ильдь (I), ее устьевой области (IIa — переходная зона притока, IIб — фронтальная зона, IIв — переходная зона приемника) и в водохранилище (III).

В градиенте исследованной акватории обнаружено также неравномерное распределение общей численности зоопланктона, обитающего среди зарослей высших водных растений. Максимальная плотность ежегодно регистрировалась во фронтальной зоне устьевой области реки, причем в условиях аномальной жары и в последующие жаркие годы наблюдалось ее увеличение (рис. 7.4.19).

В других зонах устьевой области плотность зоопланктеров была меньше, чем во фронтальной: в переходной зоне притока — в 1.4–4.5 раза, в переходной зоне приемника — в 1.9–6.3 раза. На участках граничащих систем численность беспозвоночных была еще ниже: в зоне свободного течения реки — в 3.7–504.9 раза, в водохранилище — в 12.1–27.6 раза (рис. 7.4.19).

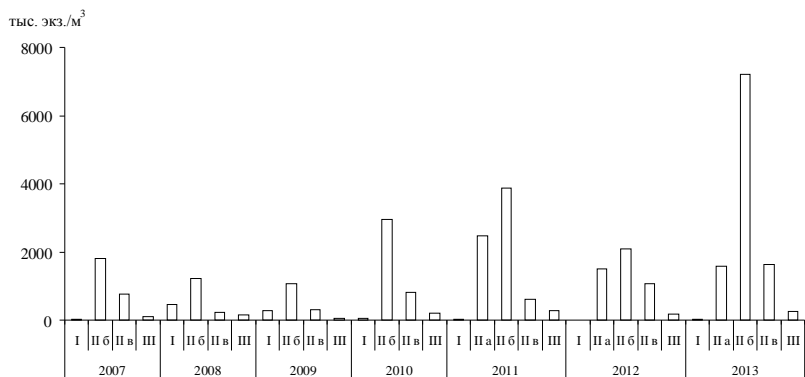


Рис. 7.4.19. Общая численность зоопланктона в зарослях макрофитов. Обозначения, как на рис. 7.4.18.

Основу численности зоопланктона во фронтальной зоне, как правило, составляли ветвистоусые ракообразные (Столбунова, 2008, 2011, 2012), лишь в 2013 г. здесь значительно возросла доля коловраток (рис. 7.4.20). В остальных зонах по численности преобладали коловратки и/или веслоногие ракообразные.

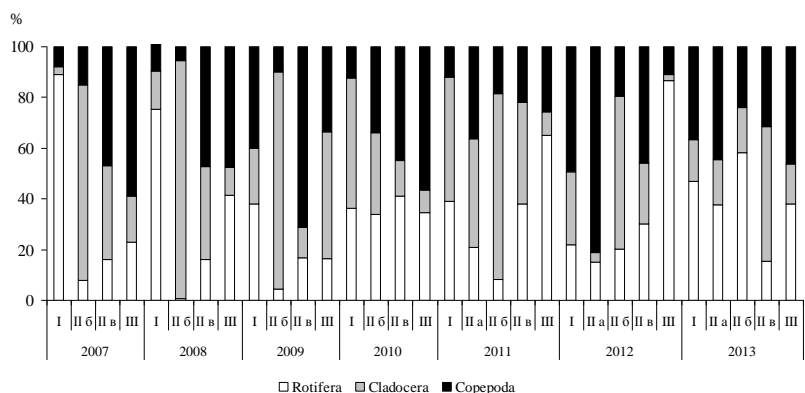


Рис. 7.4.20. Доля таксономических групп в общей численности зоопланктона зарослей макрофитов. Обозначения, как на рис. 7.4.18.

В зоне свободного течения реки по численности доминировали *Euchlanis dilatata*, *Testudinella patina*, *Cephalodella ventripes*, *Mytilina ventralis*, *Trichotria pocillum*, *Lecane cornuta*,

L. bulla, *L. luna*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Eucyclops serrulatus*, а также ювенильные Cyclopoida. В переходной зоне притока среди организмов, доминирующих по численности, в 2011–2013 гг. отмечены индикаторы высокотрофных вод: *Brachionus angularis*, *Filinia longiseta*, *Thermocyclops oithonoides*, *Bosmina longirostris*, а также науплиусы и копеподиты веслоногих ракообразных. Во фронтальной зоне устьевой области по численности доминировали *Keratella cochlearis*, *Asplanchna henrietta*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Bosmina longirostris*, ювенильные *Eucyclops* и *Macrocyclus*. В переходной зоне приемника максимального обилия в общей численности достигали науплиусы и копеподиты Cyclopoida, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Keratella cochlearis*, *Polyarthra major*. В водохранилище среди доминирующих видов были отмечены *Bdelloidea* sp., *Euchlanis dilatata*, *Synchaeta oblonga*, *Euchlanis dilatata*, *Brachionus angularis*, *Daphnia cucullata*, а также ювенильные Cyclopoida.

Необходимо сказать, что наибольшая степень доминирования одного вида наблюдалась во фронтальной зоне устьевой области, о чем свидетельствуют максимальные величины индекса Бергера-Паркера (Мэгрепан, 1992) (рис. 7.4.21).

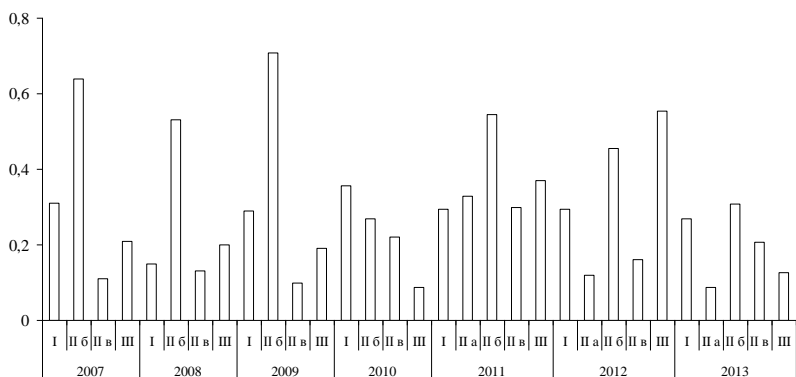


Рис. 7.4.21. Величины индекса Бергера-Паркера сообществ зоопланктона в зарослях макрофитов. Обозначения, как на рис. 7.4.18.

Это характеризует более трофные условия, что подтверждают величины коэффициента трофности (Мяэметс, 1980), ко-

торые в устьевой области и в водохранилище увеличивались в период аномально жарких и жарких лет (рис. 7.4.22).

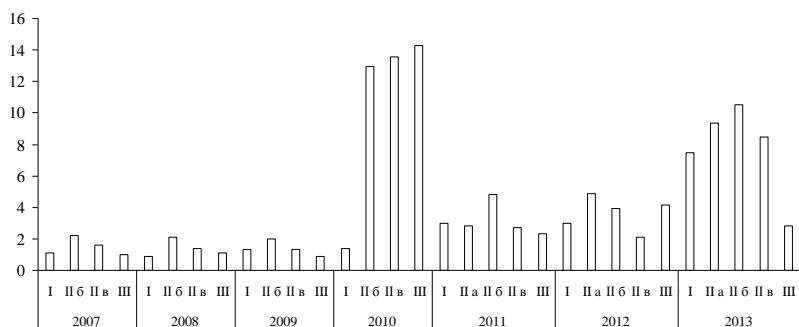


Рис. 7.4.22. Величины коэффициента трофности зоопланктона в зарослях макрофитов. Обозначения, как на рис. 7.4.18.

Как и по численности, по биомассе зоопланктона первенствовала фронтальная зона устьевой области притока, где ее величина была больше, чем в переходной зоне притока (в 4.3–14.4 раза) и в переходной зоне приемника (в 3.3–9.5 раза) (рис. 7.4.23). Еще в большей степени это проявлялось относительно участков граничащих водных объектов: в зоне свободного течения реки биомасса зоопланктона была ниже в 8.9–445.9 раза, в Волжском плесе водохранилища — в 35.3–85.9 раза.

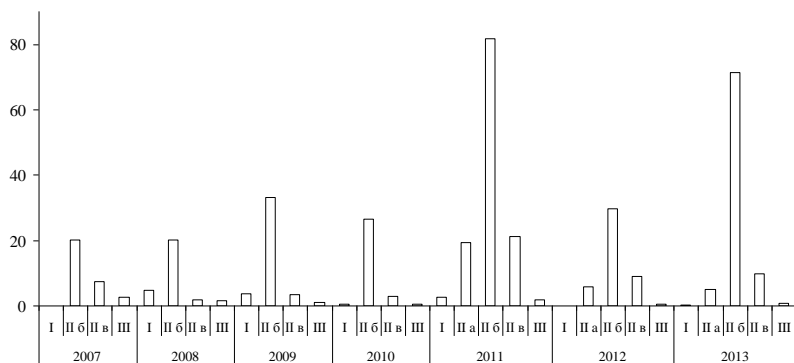


Рис. 7.4.23. Общая биомасса зоопланктона в зарослях макрофитов. Обозначения, как на рис. 7.4.18.

Основу биомассы практически на всех участках составляли ветвистоусые ракообразные (рис. 7.4.24). Однако, в пределах устьевой области реки наибольшего относительного обилия они достигали во фронтальной зоне, исключение составляла ситуация в 2013 г., когда значительно возросла доля коловраток. Увеличение доли коловраток в общей биомассе зоопланктона регистрировалось также в литоральной зоне Волжского плеса водохранилища в жаркие годы.

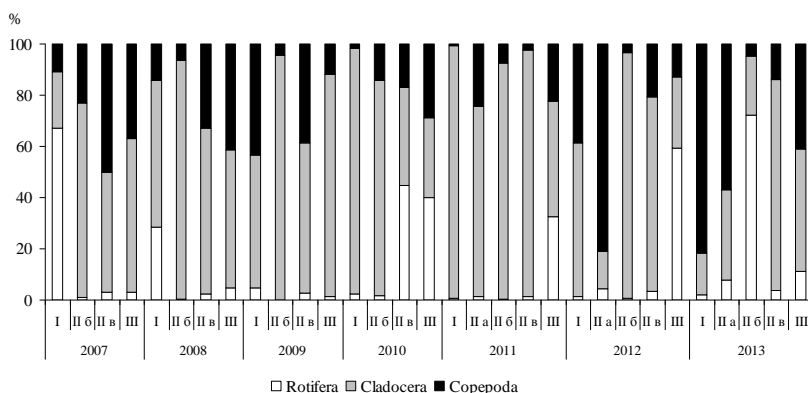


Рис. 7.4.24. Доля таксономических групп в общей биомассе зоопланктона зарослей макрофитов. Обозначения, как на рис. 7.4.18.

В зоне свободного течения реки по биомассе доминировали *Ceriodaphnia pulchella*, *Polyphemus pediculus*, *Scapholeberis mucronata*, *Acanthocyclops vernalis*, *Eucyclops serrulatus*, *E. macruroides*, *E. macrurus*, копепоиды Cyclopoida, а также *Euchlanis dilatata*. В переходной зоне притока основу биомассы составляли *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina longirostris*, *Megacyclops viridis*, *Thermocyclops oithonoides*, копепоиды Cyclopoida. Во фронтальной зоне и в переходной зоне приемника устьевой области состав беспозвоночных, достигающих наибольшей численности, был сходным и включал *Ceriodaphnia pulchella*, *C. megalops*, *C. reticulata*, *Sida crystallina*, *Polyphemus pediculus*, *Bosmina longirostris*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Scapholeberis mucronata*, *Simocephalus vetulus*, *Acroperus harpae*, *Eucyclops serrulatus*, *E. macruroides*, *E. macrurus*, *Macrocyclus fuscus*, *M. albi-*

dus и их младшие возрастные стадии. В литоральной зоне Волжского плеса Рыбинского водохранилища в состав доминирующих организмов входили *Polyphemus pediculus*, *Daphnia cucullata*, *D. galeata*, *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides*, *Eucyclops serrulatus*, ювенильные Cyclopoida, *Euchlanis dilatata*, *Asplanchna henrietta*, *Synchaeta oblonga*.

Богатое развитие зоопланктона в зарослях макрофитов в устьевой области с максимумом во фронтальной зоне, которая характеризовалась наиболее оптимальным сочетанием степени зарастания макрофитами и гидрологическими условиями, определялось наличием большого количества лабильного органического вещества (см. главу 3), детрита и бактерий (см. раздел 7.2). По мере приближения к приемнику заросли водной растительности становились более разреженными (см. раздел 6.2). Количественные величины развития зоопланктона также снижались, но всегда были выше, чем в прибрежье Волжского плеса и в зарастающей медиали зоны свободного течения реки.

В целом, зона контакта водных объектов и суши — специфическая гидрогенная экотонная система (Соловьева, 2008; Соловьева, Розенберг, 2006). Исследования высших водных растений показали, что в среднелюбких водохранилищах нижняя граница экотонной зоны совпадает с нижней границей литоральной зоны и определяется глубиной проникновения макрофитов (3–5 м). И.Н. Андроникова и И.М. Распопов (2008) также отмечают, что заросшую макрофитами литораль в пределах водной экосистемы следует рассматривать как экотон, т.к. здесь наблюдается проявление краевого эффекта, характеризующегося увеличением разнообразия и количественных показателей зоопланктона относительно открытых участков акватории.

Как показали наши исследования, проявление краевого эффекта усиливается среди зарослей высших водных растений, произрастающих по продольному профилю переходных между разнотипными водными объектами участков, в данном случае — устьевой области малого притока водохранилища. В заросшем прибрежье устьевой области по сравнению с граничащими системами — рекой и водохранилищем — зарегистрировано наибольшее видовое богатство зоопланктона и максимальные величины его количественной представленности.

Наиболее ярко краевой эффект проявлялся во фронтальной зоне устьевой области, где регистрировались рекордные величины численности и биомассы зоопланктона за счет массово развивающихся здесь ракообразных из рода *Ceriodaphnia*, численность и биомасса которых в фоновые годы достигала колоссальных величин — 6700 тыс. экз./м³ и 79.47 г/м³ соответственно. В годы, отличающиеся значительным прогревом воды, общая численность зоопланктона на отдельных станциях фронтальной зоны достигала 8460.2 тыс. экз./м³, биомасса — 197.5 г/м³.

В переходной зоне притока устьевой области краевой эффект был выражен в меньшей степени, причиной чему служит, по всей видимости, ее менее стабильное пространственное расположение вследствие колебаний уровня водохранилища и расходов воды в реке. В переходной зоне приемника устьевой области, которая характеризовалась наиболее богатым общим видовым составом, уровень количественного развития зоопланктона относительно сообществ фронтальной зоны также был ниже, что определялось большими глубинами (≤ 1.5 м) и меньшей степенью развития высшей водной растительности (см. раздел 6.2). Однако и в переходной зоне притока, и в переходной зоне приемника количественные характеристики зоопланктона в зарослях высших водных растений были выше, чем в прибрежье граничащих водных систем.

Таким образом, в заросших высшей водной растительностью участках литорали устьевой области малого притока равнинного водохранилища наблюдается усиление проявления краевого эффекта, регистрируемое по увеличению видового богатства, удельного числа видов, численности и биомассы зоопланктона. Наибольшими количественными показателями сообществ, степенью доминирования одного вида и величинами коэффициента трофности характеризуется фронтальная зона устьевой области, максимальным видовым богатством — переходная зона приемника.

7.5. ДОННЫЕ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫЕ*

Видовой состав, показатели количественного развития и структуры сообществ донных макробеспозвоночных объективно отражают изменения состояния грунтов и придонного слоя воды, как среды обитания гидробионтов.

Структура макрозообентоса была изучена в отдельные сезоны вегетационных периодов 2007–2008 и 2010–2011 гг. Пробы грунта отбирали с помощью дночерпателей ДАК-250 (площадь захвата 1/40 м²) и ДАК-100 (1/100 м²) по 2 подъема на каждой станции. Отобранный грунт промывали через сито с размером ячеек 200–220 мкм. Разборку и камеральную обработку материала проводили по стандартной методике (Методика ..., 1975) с некоторыми уточнениями и дополнениями (Щербина, 1993). Для оценки состояния макрозообентоса использовали следующие показатели: численность (N, экз./м²), биомасса (B, г/м²), частота встречаемости (P, %), число видов (D), видовое разнообразие по индексу Шеннона-Уивера (H, бит/экз., бит/г). В общей численности и биомассе макрозообентоса (“мягкого бентоса”) не учитывались крупные моллюски — унииониды, дрейссениды и вивипариды. Они встречались не на всех станциях, поэтому их обилие оценивалось отдельно. Сходство видового состава оценивали по коэффициенту общности Жаккара (Методика ..., 1975).

Следует отметить, что в зоне свободного течения р. Ильдь донные отложения были представлены в основном песком и камнями; в переходной зоне притока встречался заиленный песок с растительными остатками и серый ил; в остальных участках устьевой области реки дно было покрыто серым илом, иногда с примесью песка, кроме того, в составе донных отложений часто в большом количестве встречались раковины отмерших моллюсков-дрейссенид, что позволяло характеризовать данный биотоп, как “заиленный ракушечник”.

Видовой состав. В составе макрозообентоса исследованных участков выявлено 222 вида и формы донных беспозвоночных, большинство из которых составляли личинки хирономид и других амфибиотических насекомых (табл. 7.5.1).

* С. Н. Перова

Таблица 7.5.1. Таксономический состав макрозообентоса исследованных участков р. Ильдь и Волжского плеса Рыбинского водохранилища

Таксон	Зона, станция							
	I	IIa	IIб	IIв	IIIa	III		
	1	3	4	5	7	8	9	10
MOLLUSCA								
<i>Ancylus fluviatilis</i> O.F. Mueller	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>A. draparnaldi</i> (Sheppard)	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Bithynia tentaculata</i> (Linnaeus)	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Cincinna ambigua</i> Westerlund	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>C. depressa</i> C. Pfeiffer	—	—	—	—	+	+	—	—
<i>C. piscinalis</i> Mueller	—	+	—	—	—	+	—	+
<i>Lymnaea lagotis</i> Schranck	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>L. ovata</i> Draparnaud	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>L. patula</i> (Da Cotsa)	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Viviparus viviparus</i> Linnaeus	—	—	+	+	—	—	+	+
<i>Amesoda draparnaldi</i> (Clessin)	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>A. solida</i> (Normand)	—	—	+	+	—	—	—	—
<i>Costopisidium crassum</i> (Stelfox)	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Conventus conventus</i> Clessin	+	—	—	+	+	+	—	—
<i>Cyclocalyx scholtzi</i> (Clessin)	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Euglesa casertana</i> (Poli)	+	+	—	—	+	+	+	—
<i>E. ponderosa</i> Stelfox	—	+	+	—	+	+	+	—
<i>Europisidium tenuilineatum</i> (Stelfox)	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Neopisidium torquatum</i> (Stelfox)	—	—	+	+	—	—	—	—
<i>Henslowiana henslowana</i> (Sheppard)	+	—	+	+	—	+	—	+
<i>H. suecica</i> (Clessin)	+	+	+	+	+	+	—	—
<i>H. (Arcteuglesa) ruut</i> (Timm)	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Nucleocyclus nucleus</i> Studer	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pisidium amnicum</i> (Müller)	—	+	+	—	—	+	+	—
<i>P. inflatum</i> Muehlfeld in Porro	+	+	+	—	—	—	—	—
<i>Pseudeupera subtruncata</i> (Malm)	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Sphaerium corneum</i> (Linnaeus)	+	+	—	+	—	—	—	—
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas)	—	—	—	+	+	+	+	+
<i>D. bugensis</i> Andrusov	—	—	—	—	+	+	+	—
<i>Pseudanodonta complanata</i> (Rossmäessler)	—	+	—	+	—	—	—	—
<i>Unio pictorum</i> (Linnaeus)	—	—	—	+	—	—	+	—
<i>Unio</i> sp.	—	—	+	—	—	—	—	—
NEMATODA								
Mermithidae gen. sp.	—	—	—	+	—	—	+	—
OLIGOCHAETA								
<i>Nais communis</i> Piguet	+	—	—	+	—	+	—	+

Таблица 7.5.1. (продолжение)

Таксон	Станция							
	I	IIa	IIб	IIв	IIIa	III		
	1	3	4	5	7	8	9	10
<i>Ophidonais serpentina</i> (Mueller)	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Stylaria lacustris</i> (Linnaeus)	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Aulodrilus pluriseta</i> (Piguet)	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Limnodrilus claparedeanus</i> Ratzel	—	+	+	+	—	—	—	—
<i>L. hoffmeisteri</i> Claparede	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. profundicola</i> Piguet	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>L. udekemianus</i> Claparède	+	+	+	+	—	—	—	—
<i>Potamothenrix bedoti</i> (Piguet)	—	—	+	—	—	—	+	+
<i>P. moldaviensis</i> Vejdovsky et Mrazek	—	—	—	+	+	—	+	+
<i>P. hammoniensis</i> (Michaelsen)	+	+	+	+	—	+	+	+
<i>Psammoryctides barbatus</i> (Grube)	—	—	+	+	—	—	—	—
<i>Spirosperma ferox</i> (Eisen)	+	+	+	—	—	—	+	—
<i>Tubifex ignotus</i> (Stolc)	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>T. newaensis</i> (Michaelsen)	+	+	—	—	—	—	+	—
<i>T. tubifex</i> (Mueller)	+	+	+	+	—	—	—	+
<i>Lumbriculus variegatus</i> (Mueller)	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Stylodrilus heringianus</i> Claparede	+	+	—	—	—	—	—	—
Enchytraeidae gen. sp.	+	—	—	—	—	—	—	—
HIRUDINEA								
<i>Erpobdella octoculata</i> (Linnaeus)	+	+	—	—	—	—	+	—
<i>Haementeria costata</i> (Fr. Mueller)	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Helobdella stagnalis</i> (Linnaeus)	+	+	—	—	+	+	+	+
<i>Hemiclepsis marginata</i> (O.F. Mueller)	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Piscicola geometra</i> (Linnaeus)	—	—	—	—	—	—	+	+
ACARIFORMES								
Acari gen. sp.	+	—	+	—	—	—	+	—
INSECTA								
Odonata								
<i>Calopteryx splendens</i> Harris	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Epithea bimaculata</i> (Charpentier)	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Platynemesis pennipes</i> (Pallas)	+	+	—	—	—	—	—	—
Heteroptera								
<i>Aphelocheirus aestivalis</i> (Fabricius)	+	—	—	—	—	—	—	—
Ephemeroptera								
<i>Baetis vernus</i> (Curtis)	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Caenis horaria</i> Linnaeus	+	+	—	—	—	—	+	—
<i>C. macrura</i> Stephens	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>C. rivulorum</i> Eaton	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. robusta</i> Eaton	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cloeon dipterum</i> Linnaeus	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ephemera vulgata</i> Linnaeus	+	+	+	—	—	—	—	—

Таблица 7.5.1. (продолжение)

Таксон	Станция							
	I	IIa	IIб	IIв	IIIa	III		
	1	3	4	5	7	8	9	10
<i>Ephemerella ignita</i> (Poda)	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Heptagenia coerulans</i> Rostock	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Paraleptophlebia submarginata</i> Stephens	+	+	—	—	—	—	—	—
Baetidae gen. sp.	+	—	—	—	—	—	—	—
Plecoptera								
<i>Leuctra digitalis</i> Kempny	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Taeniopteryx nebulosa</i> Linnaeus	+	+	—	—	—	—	—	—
Plecoptera gen. sp.	+	—	—	—	—	—	—	—
Coleoptera imago								
<i>Elmis</i> sp.	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hydraena</i> sp.	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Hyphidrus</i> sp.	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Macrolea appendiculata</i> (Panzer)	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Oulimnius tuberculatus</i> (P.W.J. Mueller)	+	—	—	—	—	—	—	—
Coleoptera larvae								
<i>Brychius elevatus</i> Panzer	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Donacia</i> sp.	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Haliphus</i> sp.	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>H. lineatocollis</i> Marsham	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Limnius</i> sp.	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Oreochilus vilosus</i> O.F. Mueller	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Oulimnius</i> sp.	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Riolus curpeus</i> (P.W.J. Mueller)	+	+	—	—	—	—	—	—
Dytiscidae gen. sp.	+	+	—	—	—	—	+	—
Lepidoptera								
<i>Acentria ephemerella</i> Denis et Schiffmüller	—	—	—	+	—	—	—	—
Trichoptera								
<i>Agapetus</i> sp.	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Anabolia soror</i> MacLachlan	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Apatania</i> sp.	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Athripsodes albifrons</i> (Linnaeus)	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>A. aterrimus</i> (Stephens)	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>A. cinereus</i> Curtis	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Cyrnus flavidus</i> MacLeay	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Ecnomus tenellus</i> Rambur	—	—	—	+	+	—	—	—
<i>Goera pilosa</i> (Fabricius)	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Hydropsyche angustipennis</i> (Curtis)	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>H. pellicidula</i> (Curtis)	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hydroptila tineoides</i> Dalman	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lasiocephala basilis</i> (Kolenati)	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lepidostoma hirtum</i> Fabricius	+	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 7.5.1. (продолжение)

Таксон	Станция							
	I	IIa	IIб	IIв	IIIa	III		
	1	3	4	5	7	8	9	10
<i>Limnephilus</i> sp.	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Molanna angustata</i> Curtis	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Mystacides azurea</i> Linnaeus	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Notidobia ciliaris</i> Linnaeus	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Oecetis</i> sp.	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Polycentropus flavomaculatus</i> (Pictet)	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Potamophylax rotundipennis</i> (Brauer)	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Psychomyia pussila</i> Fabricius	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Seriestoma personatum</i> (Kirby et Spence)	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Triaenodes bicolor</i> Curtis	—	+	—	—	—	—	—	—
Megaloptera								
<i>Sialis sordida</i> Klingstedt	—	+	—	—	—	—	—	—
Diptera								
Ceratopogonidae								
<i>Bezzia flavicornis</i> Staeger	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>B. nobilis</i> Winnertz	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>B. rubiginosa</i> Winnertz	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>B. xantocephala</i> Goetghebuer	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Mallochohelea inermis</i> Kieffer	—	+	+	+	+	+	—	—
<i>M. setigera</i> (Loew)	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Palpomyia lineata</i> Meigen	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. rufipes</i> (Meigen)	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Probezzia seminigra</i> (Panzer)	+	+	+	+	—	—	—	—
<i>Stilobezzia flavirostris</i> (Winnertz)	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Sphaeromyia pictus</i> Meigen	—	—	+	+	+	+	—	—
Ceratopogonidae gen. sp.	+	+	+	+	—	—	+	—
Chaoboridae								
<i>Chaoborus crystallinus</i> (De Geer)	+	—	+	—	+	+	+	—
Limoniidae								
<i>Dicranota bimaculata</i> Schummel	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pilaria discicollis</i> (Meigen)	+	—	—	—	—	—	—	—
Simuliidae								
Simuliidae gen. sp.	+	—	—	—	—	—	—	—
Tabanidae								
<i>Chrysops caecutiens</i> (Linnaeus)	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Tabanus cordiger</i> Meigen	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Tabanus</i> sp.	+	+	—	—	—	—	—	—
Tabanidae gen. sp.	+	+	—	—	—	—	—	—
Tipulidae								
<i>Tipula (Platytipula) melanoceros</i> Schummel	+	—	—	—	—	—	—	—
Chironomidae								

Таблица 7.5.1. (продолжение)

Таксон	Станция							
	I	IIa	IIб		IIв		IIIa	III
	1	3	4	5	7	8	9	10
<i>Ablabesmyia</i> gr. <i>monilis</i>	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Natarsia punctata</i> Fabricius	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Procladius choreus</i> (Meigen)	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. ferrugineus</i> (Kieffer)	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Procladius</i> sp.	—	+	+	+	+	+	+	—
<i>Potthastia gaedii</i> (Meigen)	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Psilotanytus imicola</i> Kieffer	—	—	—	—	+	+	—	—
<i>Tanytus kraatzi</i> (Kieffer)	—	—	+	+	—	—	—	—
<i>Thienemannimyia</i> gr. <i>lenticinosa</i>	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Trissopelopia</i> sp.	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Diamesa</i> gr. <i>insignipes</i>	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Monodiamesa bathyphila</i> Kieffer	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Synorthocladius semivirens</i> Kieffer	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Cricotopus algarum</i> Kieffer	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>C.</i> gr. <i>bicinctus</i>	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. latidentatus</i> Tschernovskij	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>C.</i> gr. <i>sylvestris</i>	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>C.</i> gr. <i>tibialis</i>	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>C.</i> gr. <i>tremulus</i>	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>C.</i> gr. <i>trifascia</i>	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Epoicocladius flavens</i> Malloch	+	+	+	—	—	—	—	—
<i>Eukiefferiella</i> gr. <i>claripennis</i>	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eukiefferiella</i> sp.	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Orthocladius rivicola</i> Kieffer	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>O.</i> gr. <i>saxicola</i>	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>O. thienemanni</i> Kieffer	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Paratrichocladius triquetra</i> Tshernovskij	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Propillocerus orielicus</i> Tshernovskij	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Reocricotopus</i> gr. <i>effusus</i>	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Acalcarella nucus</i> Pankratova	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Chironomus acutiventris</i> Wulker, Ryser, Scholl	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Ch. agilis</i> Schobanov et Djomin	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>Ch. melanotus</i> Keyl	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Ch. muratensis</i> Ryser, Scholl, Wülker	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ch. obtusidens</i> Goetghebuer	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Ch. piger</i> Strenzke	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Ch. plumosus</i> (Linnaeus)	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ch. riparius</i> (Meigen)	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Cladopelma viridula</i> (Fabricius)	—	—	+	—	—	+	+	—
<i>Cryptochironomus obreptans</i> Walker	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. redekei</i> Kruseman	+	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 7.5.1. (продолжение)

Таксон	Станция							
	I	IIa	IIб	IIв	IIIa	III		
	1	3	4	5	7	8	9	10
<i>C. gr. defectus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. supplicans</i> (Meigen)	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>C. ussouriensis</i> Goetghebuer	+	–	+	+	+	+	+	+
<i>Cryptotendipes holsatus</i> Lenz	+	+	–	–	–	–	–	–
<i>C. nigronitens</i> (Edwards)	+	+	+	+	–	–	–	–
<i>Demicryptochironomus vulneratus</i> (Zetterstedt)	+	+	–	–	+	+	–	–
<i>Dicrotendipes modestus</i> (Walker)	–	–	+	–	+	–	+	–
<i>D. nervosus</i> (Staeger)	–	+	–	+	+	+	+	+
<i>Endochironomus donatorius</i> Shilova	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Einfeldia disidens</i> (Walker)	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Glyptotendipes glaucus</i> (Meigen)	–	+	+	+	–	+	+	–
<i>G. paripes</i> Edwards	–	–	–	+	+	+	–	–
<i>Harnischia curtilamellata</i> (Malloch)	+	+	–	–	+	+	+	+
<i>Microchironomus tener</i> (Kieffer)	+	+	+	+	–	+	–	–
<i>Microtendipes pedellus</i> (De Geer)	+	+	–	+	–	+	+	–
<i>Parachironomus vitiosus</i> (Goetghebuer)	–	–	+	–	–	–	+	–
<i>Paralauterborniella nigrochalteralis</i> Malloch	+	+	+	+	–	+	+	–
<i>Paratendipes albimanus</i> (Meigen)	+	+	–	–	–	–	–	–
<i>Pentapedilum exectum</i> Kieffer	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Polypedilum bicrenatum</i> Kieffer	+	+	+	–	+	–	+	+
<i>P. convictum</i> (Walker)	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>P. cultellatum</i> Goetghebuer	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>P. nubeculosum</i> (Meigen)	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>P. pedestre</i> (Meigen)	+	+	–	–	–	–	–	–
<i>P. scalaenum</i> Schrank	+	+	–	–	–	–	–	–
<i>P. tetracrenatum</i> Hirvenoja	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. sp. "connectes № 3"</i> Lipina	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Stenochironomus gibbus</i> (Fabricius)	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Stictochironomus crassiforceps</i> (Kieffer)	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>S. gr. histrio</i>	–	+	–	–	–	–	+	–
<i>Stempellinella minor</i> (Edwards)	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Cladotanytarsus gr. mancus</i>	+	+	+	–	–	–	+	+
<i>Micropsectra curvicornis</i> Tshernovskij	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>M. gr. praecox</i>	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Paratanytarsus austriacus</i> Kieffer	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>P. confusus</i> Palmen	+	+	+	–	–	–	–	–
<i>Rheotanytarsus curtistylus</i> Goetghebuer	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Tanytarsus gr. gregarius</i>	+	+	+	+	–	+	+	+
<i>T. pallidicornis</i> (Walker)	+	+	–	–	–	–	–	–
<i>T. pseudolestagei</i> Shilova	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>T. usmaensis</i> Pagast	–	+	–	–	–	–	–	–

Таблица 7.5.1. (продолжение)

Таксон	Станция							
	I	IIa	IIб	IIв	IIIa	III		
	1	3	4	5	7	8	9	10
Orthoclaadiinae gen. sp	+	+	—	—	—	—	—	—
Tanypodinae gen. sp.	+	+	—	+	—	—	+	—

Примечание. "+" — вид присутствует, "—" — вид отсутствует. Здесь и далее: I — зона свободного течения притока; II — устьевая область: IIa — переходная зона притока; IIб — фронтальная зона; IIв — переходная зона приемника; IIIa — предустьевой залив; III — водохранилище.

Максимальное число видов и форм макробеспозвоночных отмечено в зоне свободного течения реки, в частности, на ст. 1, отличающейся быстрой скоростью течения воды (табл. 7.5.2). Основу видового состава здесь составляли личинки амфибиотических насекомых, среди которых наиболее часто встречались личинки поденок *Ephemera vulgata*, *Caenis horaria*, *Paraleptophlebia submarginata*, ручейников родов *Limnephilus*, *Athripsodes* и *Hydropsyche*. Из гомотопной фауны по частоте встречаемости преобладали моллюски родов *Lymnaea*, *Cincinna* и *Pisidium*, олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex tubifex* и *Lumbriculus variegatus*.

В переходной зоне притока устьевой области состав донного населения был наиболее сходен с вышележащим участком (табл. 7.5.3). Здесь также встречались личинки ручейников, поденок, вислокрылок, жуков и стрекоз, но число их видов было значительно меньше, чем на участке с быстрым течением воды (табл. 7.5.2).

В остальных зонах устьевой области р. Ильдь наблюдалось сокращение видового богатства (табл. 7.5.1, 7.5.2). Во фронтальной зоне наиболее часто встречались *Chironomus plumosus*, *Ch. muratensis*, *Cryptochironomus obreptans*, *Procladius choreus*, *P. ferrugineus*, *Paralauterborniella nigrohalteralis*, *Cladopelma viridula* и представители рода *Glyptotendipes*, типичные для фауны Рыбинского водохранилища. Кроме того, обычными были цератопогониды *Mallochohelea inermis*, *Sphaeromias pictus* и *Probezzia seminigra*. Личинки других амфибиотических насекомых обнаруживались редко и единично. Часто отмечались мол-

люски *Henslowiana suecica*, *H. henslowana*, *Pseudeupera subtruncata*, *Euglesa ponderosa*, *Amesoda solida*, *Neopisidium torquatum*, олигохеты рода *Limnodrilus* и *Potamothrix hammoniensis*. Из крупных моллюсков нередко регистрировались *Viviparus viviparus*, *Unio pictorum* и *Pseudoanodonta complanata*, кроме того, во фронтальной зоне отмечено появление поселений *Dreissena polymorpha*. В целом, исследованные станции фронтальной зоны были максимально схожи по видовому составу между собой и с граничащими станциями переходной зоны притока и переходной зоны приемника (табл. 7.5.3).

Таблица 7.5.2. Число таксонов макрозообентоса в выделенных зонах реки, ее устьевой области и в водохранилище

Таксон	Зоны и станции								Всего
	I	IIa	IIб		IIв		IIIa	III	
	1	3	4	5	7	8	9	10	
MOLLUSCA	16	12	11	12	8	12	9	5	32
NEMATODA	0	0	0	1	0	0	1	0	1
OLIGOCHAETA	14	12	9	8	2	3	6	6	20
HIRUDINEA	2	3	1	0	1	1	3	2	5
ACARIFORMES	1	0	1	0	0	0	1	0	1
INSECTA	125	80	34	26	22	26	29	14	163
ODONATA	2	1	0	1	0	0	0	0	3
HETEROPTERA	1	0	0	0	0	0	0	0	1
EPHEMEROPTERA	11	4	1	0	0	0	1	0	11
PLECOPTERA	3	2	0	0	0	0	0	0	3
COLEOPTERA	11	8	0	0	0	0	1	0	14
LEPIDOPTERA	0	0	0	1	0	0	0	0	1
TRICHOPTERA	20	6	1	0	1	1	0	0	24
MEGALOPTERA	0	1	0	0	0	0	0	0	1
DIPTERA	77	58	32	24	21	25	27	14	105
Chaoboridae	1	0	1	0	1	1	1	0	1
Ceratopogonidae	6	7	5	4	2	3	2	0	12
Limoniidae	2	0	0	0	0	0	0	0	2
Simuliidae	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Tabanidae	4	4	0	0	0	0	0	0	4
Tipulidae	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Chironomidae	62	47	26	20	18	21	24	14	84
Всего	158	107	56	47	33	42	49	27	222

Таблица 7.5.3. Коэффициент сходства Жаккара (%) макрозообентоса выделенных зон исследованной акватории

Зона	Станция	I	IIa	IIb		IIv		IIIa	III
		1	3	4	5	7	8	9	10
I	1	100	40.4	16.5	15.2	12.3	15.6	17.6	12.8
IIa	3		100	23.5	21.3	17.6	20.0	25.0	14.5
IIb	4			100	47.1	29.4	37.1	38.7	29.7
	5				100	33.9	45.2	37.7	37.0
IIv	7					100	61.7	41.4	38.6
	8						100	43.7	36.7
IIIa	9							100	43.4
III	10								100

Видовой состав донных макробеспозвоночных станций переходной зоны приемника устьевой области р. Ильдъ также был максимально сходен только между собой (табл. 7.5.3). В составе макрозообентоса здесь преобладали моллюски-пизидииды, олигохеты и личинки хирономид тех же видов, что и во фронтальной зоне. Кроме них часто встречались личинки цератопогонид и *Chaoborus crystallinus*. Личинки поденок, ручейников и других амфибиотических насекомых в переходной зоне приемника не обнаруживались, за исключением ручейника *Ecnomus tenellus* — типичного представителя донной фауны Рыбинского водохранилища. В 2007–2008 гг. в переходной зоне приемника часто встречались совместные поселения дрейссенид — *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis*.

В предустьевом заливе макрозообентос по видовому составу был наиболее сходен с участками переходной зоны приемника и водохранилищем (табл. 7.5.3). Здесь часто встречались моллюски, особенно *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* (частота встречаемости — 100%), что способствовало формированию высокого видового богатства. Наибольшей встречаемостью в биоценозе дрейссенид отличались олигохеты *Potamothrix moldaviensis*, *P. hammoniensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex newaensis*, пиявки *Helobdella stagnalis*, *Erpobdella octoculata*, среди хирономид постоянным компонентом сообществ были представители родов *Chironomus*, *Cryptochironomus* и *Procladius*.

На исследованном русловом участке Волжского плеса водохранилища было отмечено наименьшее число видов (табл. 7.5.1,

7.5.2). Сообщества макрозообентоса здесь были наиболее сходны с предустьевым заливом (табл. 7.5.3). В плесе часто встречались личинки мотыля *Chironomus plumosus*, и другие, типичные для фауны Рыбинского водохранилища, виды хирономид и олигохет. Моллюски отмечались редко и в небольшом количестве.

Количественное развитие макрозообентоса. Количественное обилие макрозообентоса исследованных зон имело значительные межсезонные и межгодовые колебания. Наибольшие значения численности макрозообентоса весной 2007 г. (6500 экз./м²) были зарегистрированы в зоне свободного течения реки, где доминировали личинки хирономид *Polypedilum scalanenum*, составлявшие 40% от общей численности. По биомассе доминировали личинки поденок *Ephemera vulgata* и ручейников *Athripsodes cinereus*, составлявшие в сумме 75% от общей.

По продольному профилю устьевой области р. Ильдь в весенние сезоны 2007–2008 гг. отмечено постепенное снижение численности донных макробеспозвоночных (рис. 7.5.1). Наибольшие значения биомассы — 45.9 г/м² — наблюдались в переходной зоне притока устьевой области, где в составе макрозообентоса был отмечен брюхоногий моллюск *Lymnaea lagotis*, биомасса которого составляла 48% от общей. По численности на этом участке доминировали олигохеты *Limnodrilus udekemianus*, *L. hoffmeisteri* и *Tubifex tubifex*, а также личинки хирономид *Chironomus piger* (рис. 7.5.1 а, б).

Во фронтальной зоне и переходной зоне приемника устьевой области реки весной 2007 г. доминировали личинки хирономид *Chironomus plumosus* и *Cryptochironomus obreptans*, олигохета *Limnodrilus hoffmeisteri*. В предустьевом заливе и в Волжском плесе водохранилища количественные показатели были выше, чем в переходной зоне приемника и фронтальной зоне устьевой области реки. В предустьевом заливе в макрозообентосе доминировали моллюски — дрейссениды и униониды, встречались также вивипариды и пизидииды. Общая численность моллюсков составляла 12500 экз./м², биомасса — 5446.7 г/м², но наибольшего обилия достигали дрейссениды (табл. 7.5.4), составлявшие основную долю от общей численности и биомассы моллюсков — 98 и 77% соответственно. В биоценозе дрейссенид не было доминантов: часто встречались олигохеты

Potamothenix moldaviensis, *P. hammoniensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex newaensis*, пиявки: *Helobdella stagnalis*, *Erpobdella octoculata*, среди хирономид постоянным компонентом были представители родов *Chironomus*, *Cryptochironomus* и *Procladius*. В Волжском плесе водохранилища по численности доминировали олигохеты *Potamothenix hammoniensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri* и пиявка *Helobdella stagnalis*, по биомассе — личинки мотыля *Chironomus agilis* и *Ch. plumosus*.

Таблица 7.5.4. Численность (N) и биомасса (B) дрейссенид на исследованных участках устьевой области р. Ильдъ и водохранилища

Зона	Дата	Донные отложения	N, экз./м ²		B, г/м ²	
			1	2	1	2
Пб	28.05.08	ЗР	40	0	110.0	0.0
	10.07.08	ЗР	180	0	270	0.0
Пв	28.06.07	СИ, ЗР	300	0	260.6	0.0
	6.09.07	СИ, ЗР	1040	40	887.8	71.6
	8.09.08	ЗР	20	0	50.6	0.0
	18.10.07	ЗР	460	20	654.6	52.0
	28.05.08	ЗР	1800	300	2544.8	1.4
	8.09.08	ЗР	180	20	220.6	4.2
	10.07.08	ЗР	120	0	240.0	52.0
Ша	31.05.07	СИ, ЗР	10200	2050	3335.0	884.0
	28.05.08	СПИ, ЗР, РО	660	660	264.0	700.0
	10.07.08	ЗР	3680	5780	1789.0	4466.0
	8.09.08	ЗР	1920	4440	891.0	3672.0
	19.05.10	СИ, ЗР	0	320	0.0	276.0
III	31.05.11	ЗР	40	0	36.0	0.0

Примечание. 1 — *D. polymorpha*, 2 — *D. bugensis*; ЗР — заиленный ракушечник, СИ — серый ил, СПИ — серый песчаный ил, РО — растительные остатки.

Весной 2008 г. значения численности и биомассы макрозообентоса на исследованных участках устьевой области были значительно ниже, чем в 2007 г., что может быть связано с высоким обилием (до 50% от общей численности) хищных личинок *Procladius ferrugineus*, питающихся олигохетами и личинками других видов хирономид.

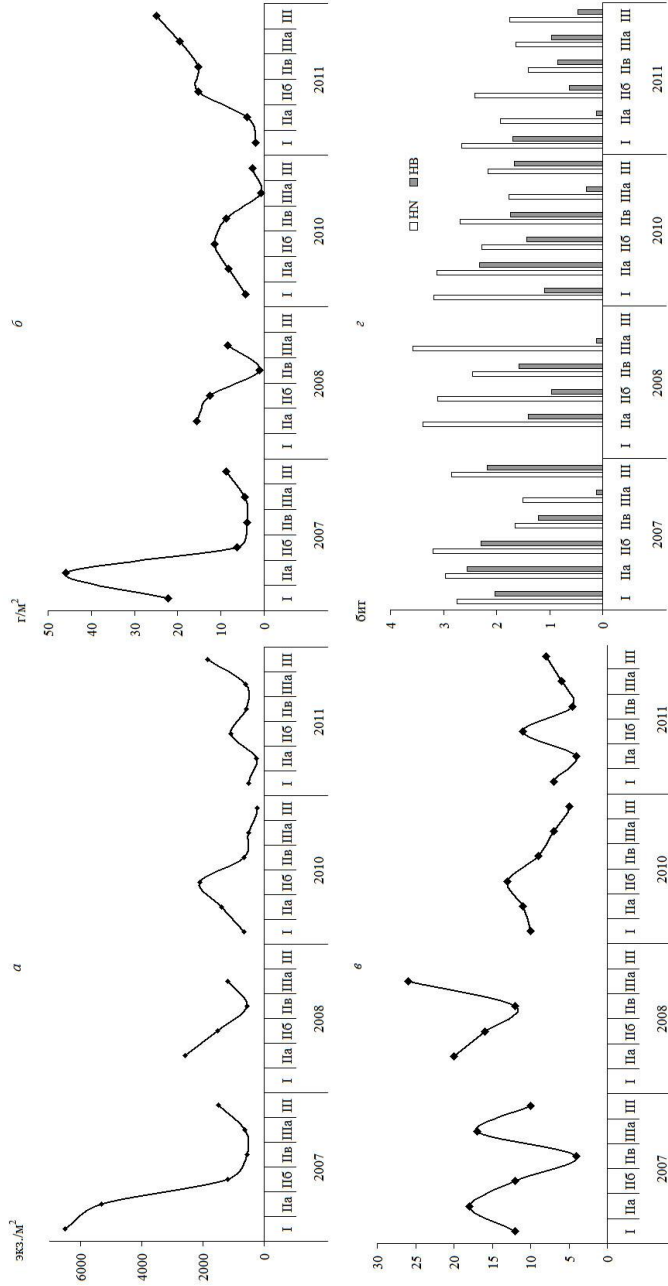


Рис. 7.5.1. Средние численность (а), биомасса (б), число видов (в) и величины индексов Шеннона (г), рассчитанных по численности (Н_н) и биомассе (Н_в) исследованных зон устьевой области и участков граничащих водных объектов весной.

Максимальное удельное число видов в пределах устьевой области реки весной 2007 и 2008 гг. отмечено в переходной зоне притока, минимальное — в переходной зоне приемника (рис. 7.5.1 в).

Индексы видового разнообразия Шеннона по численности весной 2007 и 2008 гг. были высокими, их значения составляли ~ 3.0 бит и более. Исключение наблюдалось в переходной зоне приемника и предустьевом заливе, где в 2007 г. эти показатели были ниже 2.0 бит. Индексы видового разнообразия Шеннона по биомассе изменялись в более широких пределах и минимальные величины регистрировались в предустьевом заливе, что объясняется тем, что биомасса дрейссенид была на два порядка выше, чем остальных видов макрозообентоса (рис. 7.5.1 г).

Весной 2010 г. наиболее высокие численность и биомасса макрозообентоса отмечены во фронтальной зоне устьевой области притока, минимальные — в предустьевом заливе и в водохранилище (рис. 7.5.1 а, б). В зоне свободного течения реки доминировали личинки ручейников *Athripsodes cinereus*, в переходной зоне притока — личинки поденок *Ephemera vulgata*, хирономиды *Paratendipes albimanus* и олигохеты из рода *Limnodrilus*. Обилие макрозообентоса в этих зонах было значительно ниже, чем весной 2007 и 2008 гг. Во фронтальной зоне, переходной зоне приемника и в водохранилище доминировали личинки мотыля *Chironomus plumosus* и олигохеты из рода *Limnodrilus*, в предустьевом заливе отмечен биоценоз *Dreissena bugensis* (табл. 7.5.4). Аналогично изменялось и удельное число видов донных макробеспозвоночных (рис. 7.5.1 в). Значения индексов видового разнообразия Шеннона были ниже, чем в 2007–2008 гг., но по зонам изменялись сходным образом (рис. 7.5.1 г).

После аномально жаркого вегетационного периода 2010 г., весной 2011 г. в зоне свободного течения реки и в переходной зоне притока наблюдалось снижение обилия макрозообентоса по сравнению с аналогичным сезоном предыдущих лет (рис. 7.5.1 а, б). Это было связано с тем, что на этих участках из состава макрозообентоса практически исчезли доминировавшие здесь ранее личинки водных насекомых, на смену им пришли олигохеты. В водохранилище, предустьевом заливе и, в меньшей степени, в переходной зоне приемника регистрировалось увеличение коли-

чественной представленности донных животных. На этих участках, а также во фронтальной зоне массового развития достигали личинки мотыля и олигохеты из рода *Limnodrilus*.

Наибольшее значение среднего числа видов в пробе в этот сезон отмечено во фронтальной зоне устьевой области притока (рис. 7.5.1 а, б). Индексы видового разнообразия Шеннона по численности и биомассе были ниже, чем в предыдущие периоды наблюдений, их максимальные значения отмечались в зоне свободного течения реки (рис. 7.5.1 в).

В летние сезоны 2007 и 2008 гг. среди зон устьевой области наибольшими величинами численности и биомассы отличалась переходная зона притока (рис. 7.5.2 а, б). Это первенство сохранялось и относительно данных, полученных на участках граничащих водных объектов. В переходной зоне притока общая численность макрозообентоса, по сравнению с весной увеличилась более чем в 10 раз, а биомасса в ~ 1.7 раза (рис. 7.5.1 а, б, 7.5.2 а, б). Причиной этого послужило массовое развитие мелких личинок хирономид *Microtendipes pedellus*, *Polypedilum tetracrenatum* и *Polypedilum scalaenum*, численность которых составляла $\sim 68\%$ от общей; кроме того, отмечалось высокое обилие олигохет-полисапробов: *Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. udekemianus* и *Tubifex tubifex*. В зоне свободного течения реки, по сравнению с весной \sim в 2 раза увеличилась численность макрозообентоса, а биомасса практически не изменилась. Это было вызвано массовым развитием личинок доминирующих видов хирономид: в конце июня наблюдалось высокое обилие *Microtendipes pedellus* (6775 экз./м^2 и 7.7 г/м^2) — 58% от общей численности и 36% от общей биомассы макрозообентоса. В июле здесь было отмечено очень высокое обилие личинок *Polypedilum scalaenum* (12500 экз./м^2 и 4.0 г/м^2), что составляло 91% от общей численности и 69% от общей биомассы хирономид.

Во фронтальной зоне и переходной зоне приемника устьевой области летом 2007 и 2008 гг. доминировали личинки мотыля *Chironomus muratensis*, *Ch. plumosus* и олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri*, наблюдалась высокая численность хищных личинок хирономид *Procladius ferrugineus* ($550\text{--}900 \text{ экз./м}^2$).

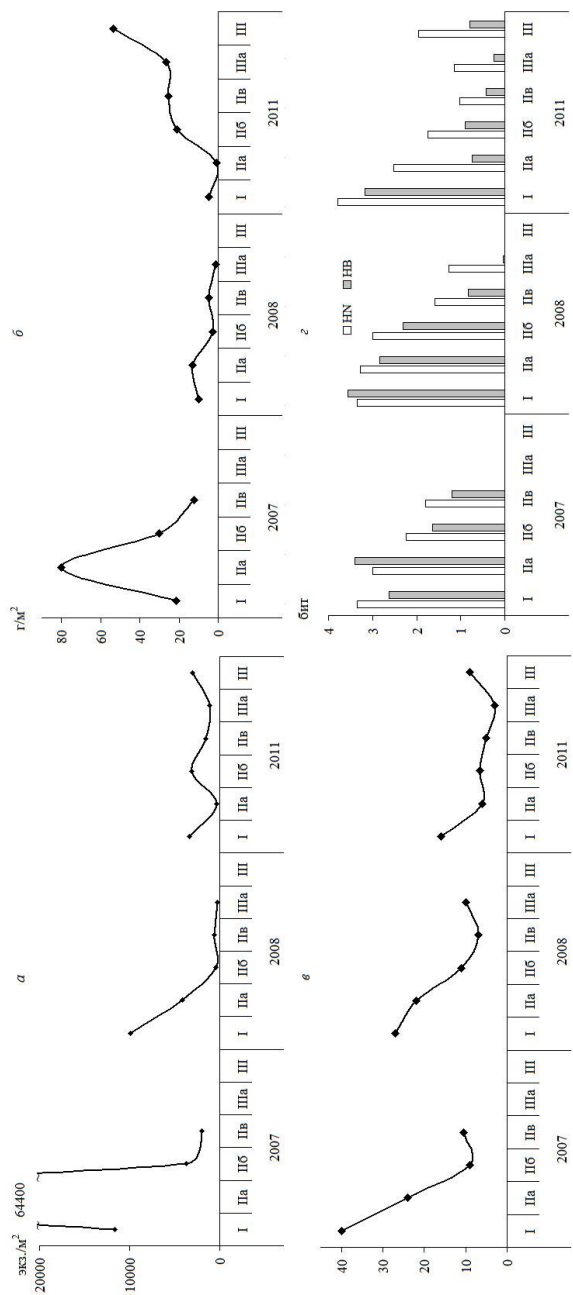


Рис. 7.5.2. Средние численность (а), биомасса (б), число видов (в) и величины индексов Шеннона (г), рассчитанных по численности (Н_н) и биомассе (Н_б) исследованных зон устьевой области и участков граничащих водных объектов летом.

Кроме того, обычными были хирономиды из рода *Glyptotendipes*, цератопогониды *Mallochohelea inermis*, моллюски *Henslowiana suecica*, *H. henslowana* и *Euglesa ponderosa*.

В предустьевом заливе обилие “мягкого бентоса” было невысоким, в донных сообществах доминировали моллюски *Dreissena bugensis* и *D. polymorpha*, общая биомасса которых составляла 6255 г/м² (табл. 7.5.4).

Максимальное удельное число видов летом 2007 и 2008 гг. отмечено в зоне свободного течения реки, в пределах устьевой области оно снижалось, а в предустьевом заливе незначительно возрастало (рис. 7.5.2 в).

Наибольшие значения индексов видового разнообразия Шеннона по численности и биомассе регистрировались в зоне свободного течения реки и переходной зоне притока устьевой области (рис. 7.5.2 з). По продольному профилю устьевой области реки наблюдалось постепенное снижение их величин.

После аномально жаркого 2010 г., жарким летом 2011 г. в исследованной акватории наблюдалось нарушение ранее отмеченного распределения количественных показателей макрозообентоса. В частности, по продольному профилю устьевой области р. Ильдь зарегистрировано увеличение биомассы донных макробеспозвоночных, максимальные значения отмечены в водохранилище и в предустьевом заливе, а численности — в зоне свободного течения реки; во фронтальной зоне устьевой области и в водохранилище были примерно равными (рис. 7.5.2 а, б). В это время в зоне свободного течения реки по численности доминировали личинки хирономид *Polypedium scalaenum* и олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex tubifex*, *Potamothrrix hammoniensis*, по биомассе — *Microtendipes pedellus* и *Limnodrilus hoffmeisteri*. В переходной зоне притока доминировали личинки мотыля *Chironomus plumosus*, *Ch. muratensis*, субдоминантами по численности были личинки *Polypedium tetracrenatum*. Во фронтальной зоне устьевой области реки основу высокой численности и биомассы составляли личинки мотыля *Chironomus plumosus* (72 и 90% соответственно), субдоминантами по численности были личинки хирономид *Tanypus kraatzi* и олигохета *Limnodrilus hoffmeisteri*. В переходной зоне приемника и в предустьевом заливе доминировали личинки мо-

тыля *Chironomus plumosus*, составлявшие 70–88% от общей численности и 90–99% биомассы. В Волжском плесе водохранилища основу численности и биомассы составляли личинки мотыля *Ch. plumosus* (87% от общей), субдоминантами по численности были *Ch. agilis* и *Limnodrilus hoffmeisteri*.

По числу видов, как и в предыдущие годы, первенствовали сообщества зоны свободного течения реки, а в пределах устьевой области количество видов в пробе варьировало незначительно (рис. 7.5.2 в). Максимальные значения индексов видового разнообразия Шеннона по численности и биомассе отмечены в зоне свободного течения реки, по продольному профилю устьевой области реки наблюдалось их постепенное снижение, а в водохранилище — незначительное повышение (рис. 7.5.2 з).

Осенью 2007 и 2008 гг. по продольному профилю устьевой области р. Ильдъ наблюдалось сокращение численности и биомассы макрозообентоса (рис. 7.5.3 а, б). В зоне свободного течения реки численность и биомасса донных макробеспозвоночных в 2007 г. были выше, чем в других исследованных участках, а в 2008 г. меньше, чем в переходной зоне притока, но больше, чем в переходной зоне приемника устьевой области и предустьевом заливе. В реке по численности и биомассе доминировали личинки поденок *Ephemera vulgata*, олигохета *Tubifex newaensis*, личинки хирономид *Microtendipes pedellus* и ручейников *Hydropsyche pellucidula*. В переходной зоне притока устьевой области по численности и биомассе преобладали олигохеты *Tubifex tubifex* и *Limnodrilus hoffmeisteri*, личинки *Microtendipes pedellus*. Во фронтальной зоне устьевой области осенью 2007 г. доминировали личинки мотыля, а в 2008 г. — олигохеты рода *Limnodrilus*. В переходной зоне приемника и предустьевом заливе осенью 2007 и 2008 гг. в сообществах макрозообентоса доминировали моллюски *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* (табл. 7.5.4). В их биоценозах наблюдалось высокое видовое богатство и разнообразие макрозообентоса (рис. 7.5.3 в, з).

Наименьшее удельное число видов донных макробеспозвоночных осенью 2007 и 2008 гг. регистрировалось во фронтальной зоне устьевой области, наибольшее — в переходной зоне притока (2007 г.) и в зоне свободного течения реки (2008 г.) (рис. 7.5.3 в).

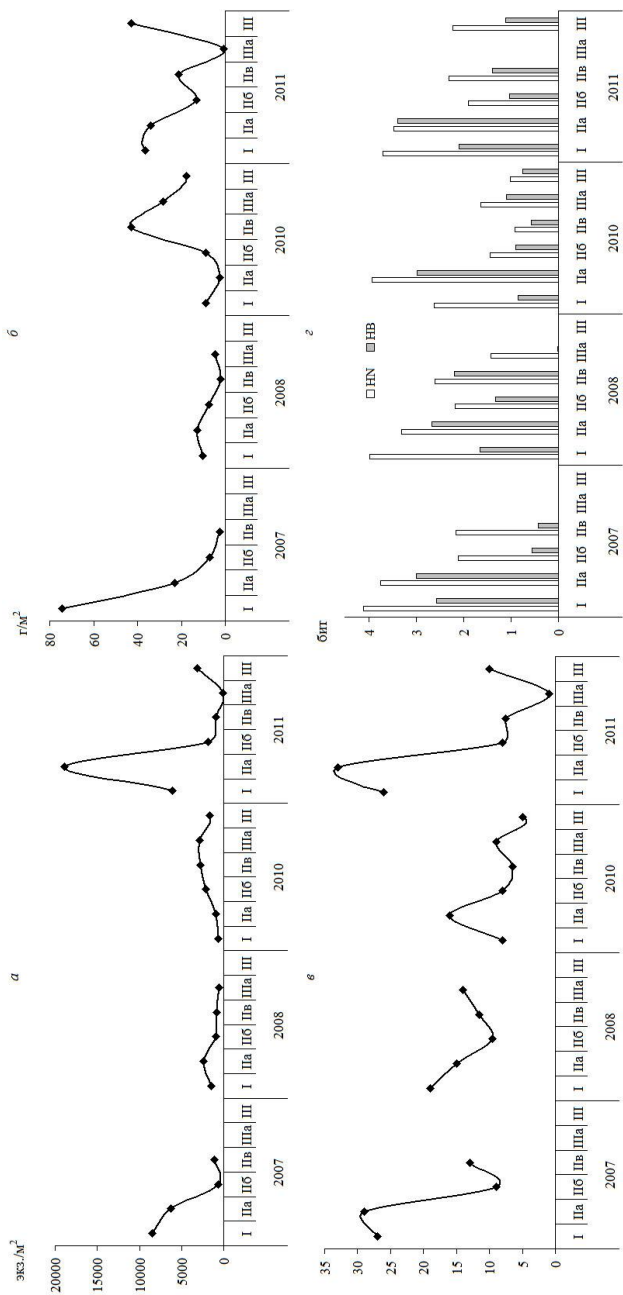


Рис. 7.5.3. Средние численность (*а*), биомасса (*б*), число видов (*в*) и величины индексов Шеннона (*г*), рассчитанных по численности (H_N) и биомассе (H_B) исследованных зон устьевой области и участков граничащих водных объектов осенью.

Наиболее высокие величины индекса видового разнообразия Шеннона осенью 2007 и 2008 гг. отмечены в зоне свободного течения реки и переходной зоне притока (рис. 7.5.3 з).

Осенью аномально жаркого 2010 г. распределение численности и биомассы макрозообентоса в пределах исследованной акватории имело ряд особенностей. В частности, по продольному профилю устьевой области р. Ильдь наблюдалось увеличение численности и биомассы донных беспозвоночных, а наибольшая плотность среди всех изученных участков регистрировалась в предустьевом заливе и переходной зоне приемника, биомасса — в переходной зоне приемника (рис. 7.5.3 а, б). В зоне свободного течения реки по численности и биомассе доминировала олигохета *Tubifex newaensis*, в переходной зоне притока в состав макрозообентоса входили личинки хирономид, жуков, цератопогонид и олигохеты, среди которых не было доминантов. Во фронтальной зоне по биомассе преобладали личинки мотыля *Chironomus plumosus*, по численности — личинки *Glyptotendipes glaucus*. В переходной зоне приемника, предустьевом заливе и водохранилище основу макрозообентоса составляли личинки мотыля *Chironomus plumosus*.

Изменение удельного числа видов донных макробеспозвоночных в целом повторяло картину, характерную для предыдущих лет (рис. 7.5.3 в).

Наиболее высокие величины индексов видового разнообразия Шеннона регистрировались в переходной зоне притока, в остальных зонах наблюдалось их снижение, а в целом они были ниже, чем в “фоновый” период (рис. 7.5.3 з).

Осенью жаркого 2011 г. распределение численности, биомассы и удельного числа видов макрозообентоса сохраняло черты, описанные для аналогичных сезонов 2007, 2008 и 2010 гг. (рис. 7.5.3 а–в). При этом, зарегистрировано значительное увеличение плотности организмов в переходной зоне притока устьевой области, биомассы — в водохранилище. В зоне свободного течения реки по биомассе доминировали личинки поденок *Ephemera vulgata* и моллюски рода *Lymnaea*, а по численности — личинки поденок *Caenis horaria*. В переходной зоне притока устьевой области основу численности составляли личинки хирономид рода *Tanytarsus*, поденок *Caenis horaria*,

Paraleptophlebia submarginata, олигохета *Potamothrix hammoniensis*, биомассы — личинки *Ephemera vulgata*. Во фронтальной зоне и переходной зоне приемника доминировали личинки мотыля *Chironomus plumosus* и *Ch. muratensis*, субдоминантами по численности были хирономиды *Glyptotendipes glaucus*, *Polypedilum tetracrenatum*, *Cryptochironomus obreptans* и олигохета *Limnodrilus hoffmeisteri*. В предустьевом заливе в составе макрозообентоса были отмечены только личинки хирономид *Cryptochironomus issouriensis*. В донных сообществах Волжского плеса водохранилища доминировали три вида мотыля: *Chironomus plumosus*, *Ch. muratensis* и *Ch. agilis*, а также олигохета *Limnodrilus hoffmeisteri*.

Наиболее высокие величины индекса видового разнообразия Шеннона по численности и биомассе зарегистрированы в зоне свободного течения реки и переходной зоне притока (рис. 7.5.3 з).

Значительные межгодовые колебания численности и биомассы в устьевой области р. Ильдь и в водохранилище имели дрейссениды. По нашим данным, полученным на исследованной акватории, в течение вегетационных сезонов 2010–2011 гг. дрейссениды практически исчезли, за исключением однократной находки нескольких особей *Dreissena bugensis* в предустьевом заливе, где в 2007–2008 гг. наблюдались наиболее высокие показатели обилия двух видов этих моллюсков (табл. 7.5.4). По данным Е.Г. Пряничниковой (2008), изучавшей динамику численности и биомассы двух видов дрейссенид на близлежащем участке Волжского плеса водохранилища, в течение вегетационных сезонов 2007–2008 гг. эти показатели изменялись в широких пределах, однако, средние значения были близки к полученным нами в устьевой области притока. В 2010 г. в Волжском плесе водохранилища дрейссениды также не были обнаружены, а в 2011 г. единоразы за сезон было зарегистрировано небольшое количество моллюсков *D. polymorpha* (табл. 7.5.4). Такое резкое снижение численности и биомассы дрейссенид в 2010–2011 гг., по-видимому, связано с неблагоприятными условиями существования для них, вызванными аномально высокой температурой и дефицитом содержания кислорода в придонных слоях воды.

Макрозообентос устьевых областей других малых притоков Рыбинского водохранилища. Структура макрозообентоса малых притоков Рыбинского водохранилища — Себла, Ламь и Юхоть — была исследована в 2010–2011 гг. Материал собирали весной, летом и осенью на участках нижнего течения, в устьевой области рек и на участках водохранилища в районах впадения притоков. Станции были расположены следующим образом: 1 — зона свободного течения притока; 2 — фронтальная зона; 3 — переходная зона приемника; 4 — водохранилище.

В составе макрозообентоса исследованных рек было выявлено 140 видов и форм, большинство из которых — 104 — амфиботические насекомые, представленные шестью отрядами (табл.7.5.5).

Таблица 7.5.5. Таксономическая структура макрозообентоса малых рек-притоков Рыбинского водохранилища

Таксон	Себла	Ламь	Юхоть	Всего
NEMATODA	0	1	0	1
MOLLUSCA	8	9	5	13
OLIGOCHAETA	8	8	14	16
HIRUDINEA	2	3	1	5
ACARIFORMES	1	1	1	1
INSECTA	70	58	52	104
ODONATA	0	0	2	2
HETEROPTERA	0	1	0	1
EPHEMEROPTERA	9	2	3	10
COLEOPTERA	3	1	1	5
TRICHOPTERA	6	3	6	12
DIPTERA	52	51	41	74
Athericidae	1	0	0	1
Chaoboridae	1	1	1	1
Ceratopogonidae	5	6	6	7
Muscidae	0	1	0	1
Simuliidae	1	0	0	1
Tabanidae	0	1	0	1
Chironomidae	44	42	34	62
Всего	89	80	73	140

Наибольшее число видов приходилось на представителей отряда Diptera, среди которых подавляющее большинство составляли хирономиды. Кроме амфибиотических насекомых в составе макрозообентоса исследованных рек отмечено еще пять крупных таксонов, среди которых по числу видов преобладали олигохеты и моллюски.

В целом, распределение донного населения рек в пределах выделенных зон отличалось теми же закономерностями, что и в р. Ильдь. Так, наиболее высокое видовое богатство и разнообразие макрозообентоса, оцененное по индексу Шеннона было зарегистрировано в зоне свободного течения рек (Перова, 2012). Во фронтальных зонах и переходных зонах приемника устьевых областей отмечено значительное снижение числа видов и индексов видового разнообразия, а на участках водохранилища в районах впадения рек наблюдалась тенденция к небольшому увеличению указанных характеристик. По составу донного населения наибольшее сходство между собой имели устьевые области рек, наименьшее — зоны свободного течения притоков (табл. 7.5.6).

Таблица 7.5.6. Коэффициент сходства Жаккара (%) макрозообентоса выделенных зон исследованных притоков

Река	Станция	Ламь		Юхоть		Себла	
		1	2	1	2	1	2
Ламь	1	100	32.1	30.2	30.3	35.6	28.2
	2		100	29.3	50.0	33.3	43.8
Юхоть	1			100	24.7	28.2	32.8
	2				100	28.0	51.2
Себла	1					100	26.5
	2						100

Примечание. 1 — зона свободного течения реки, 2 — устьевая область реки.

В зоне свободного течения исследованных рек в составе макрозообентоса преобладали водные насекомые: часто встречались личинки поденок *Ephemera vulgata*, *Caenis horaria*, ручейников родов *Limnephilus*, *Athripsodes*, хирономид родов *Glyptotendipes*, *Endochironomus*, *Stictochironomus*, *Cricotopus*, *Polypedilum*,

Cladotanytarsus, *Tanytarsus*. Среди хирономид доминировали личинки *Microtendipes pedellus*. Из гомотопной фауны в зоне свободного течения наиболее часто встречались моллюски родов *Lymnaea*, *Cincinna*, *Pisidium*, олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex tubifex* и *Lumbriculus variegatus*. При этом, основу высокой численности макрозообентоса составляли личинки хирономид, среди которых преобладали представители рода *Polypedilum*, а по биомассе доминировали личинки поденок и ручейников.

Во фронтальных зонах и переходных зонах приемников устьевых областей притоков доминировали типичные для Рыбинского водохранилища виды: личинки хирономид *Chironomus plumosus*, *Ch. muratensis*, *Ch. agilis*, *Cryptochironomus obreptans*, *C. gr. defectus*, *Procladius choreus*, *P. ferrugineus*. Кроме них часто встречались *Paralauterborniella nigrochalteralis*, *Harnischia curtilamellata*, личинки нескольких видов цератопогонид, олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. claparedeanus*, *Tubifex tubifex*, *Potamothrix hammoniensis*, моллюски-пизидииды *Henslowiana suecica*, *Pseudeupera subtruncata*. Основу высокой численности и биомассы макрозообентоса составляли личинки мотыля, в основном — *Chironomus plumosus*. На станциях, расположенных в водохранилище, кроме вышеперечисленных видов донной фауны, встречались моллюски *Dreissena bugensis* и *D. polymorpha*.

Изменения количественных характеристик макрозообентоса исследованных рек – притоков по сезонам были аналогичны, описанным для р. Ильдь. В 2010–2011 гг. в реках Юхоть, Ламь и Себла, как и в устьевой области р. Ильдь, наибольшие значения численности и биомассы были зарегистрированы во фронтальной зоне и в переходной зоне приемника. Как уже отмечалось выше, это было связано с массовым развитием личинок мотыля и олигохет-полисапробов в аномально жаркий и следующий за ним годы наблюдений. В целом, обилие донного населения зависело от глубины и характера донных отложений: высокие значения численности и биомассы отмечались в основном в русле на серых илах и заиленном ракушечнике, а в прибрежье на песках эти показатели были значительно ниже.

Полученные результаты позволяют высказать некоторые заключения. В устьевых областях притоков водохранилища происходит осаждение и накопление аллохтонного органиче-

ского вещества (Законнов и др., 2010), в результате этого повышается биоразнообразие и продуктивность донных сообществ (Щербина, 2005). По данным многолетних наблюдений, проводившихся в Рыбинском водохранилище, отмечено, что биомасса макрозообентоса в местах впадения притоков значительно выше, чем в открытых участках водоема (Волга ..., 1978).

Полученные нами результаты в целом подтвердили эти выводы. Однако оказалось, что наибольшее видовое богатство макрозообентоса характерно не для устьевых областей рек, а для зон их свободного течения. Уже в переходной зоне притока устьевой области реки видовое богатство снижается.

Коэффициенты сходства Жаккара отличались низкими величинами, что свидетельствует о значительной специфичности видового состава макрозообентоса, формируемого в разнотипных участках реки, ее устьевой области и в водохранилище. Важно отметить, что в переходной зоне притока устьевой области реки макрозообентос был представлен видами, встречающимися как в зоне ее свободного течения, так и в зонах, расположенных ниже, где отсутствовали виды, требовательные к содержанию растворенного в воде кислорода.

Аналогично распределялись плотность и биомасса макрозообентоса. Наибольшие величины регистрировались в зоне свободного течения реки и в переходной зоне притока устьевой области. Практически полное исчезновение проточности, осаждение и накопление органического вещества в донных отложениях фронтальной зоны создавало условия, благоприятные для массового развития видов-лимнофилов, приспособленных к дефициту кислорода — личинок мотыля и олигохет, в том числе индикаторов α -мезо- и полисапробных условий. В переходной зоне приемника наблюдалось дальнейшее снижение обилия зообентоса, хотя здесь значительно увеличивались численность и биомасса моллюсков-дрейссенид. Следует отметить, что в зоне свободного течения р. Ильдь и переходной зоне притока дрейсениды не встречались, появление их поселений зарегистрировано во фронтальной зоне устьевой области. Численность и биомасса дрейсенид постепенно увеличивались по продольному профилю устьевой области реки, а наибольшее их обилие наблюдалось в предустьевом заливе.

Влияние аномально высоких температур на донное население проявилось осенью 2010 г. В зоне свободного течения реки значительно уменьшилось число видов, численность и биомасса макрозообентоса. В переходной зоне притока относительно “фоновых” периодов отмечено сокращение числа обнаруженных видов (в основном личинок насекомых), а также величин индекса Шеннона, численности и биомассы макрозообентоса.

Снижение числа видов и индекса видового разнообразия отмечено осенью 2010 г. и в других зонах устьевой области реки. При этом, количественное обилие макрозообентоса во фронтальной зоне существенно не изменилось, а в переходной зоне приемника и в предустьевом заливе оно возросло за счет массового развития полисапробных видов олигохет и личинок мотыля, что свидетельствует об упрощении экологической структуры донных сообществ или их экологическом регрессе (Абакумов, 1981; Попченко, 1999). Кроме того, в аномально жаркие годы из состава донных сообществ устьевой области и водохранилища почти исчезли моллюски-дрейссениды.

Таким образом, наибольшего развития макрозообентос достигает в речных условиях. В пределах устьевой области реки наиболее богатый видовой состав, численность и биомасса донных макробеспозвоночных чаще всего регистрировались в ее верхнем участке — в переходной зоне притока, где обитали организмы, характерные как для проточных участков реки, так и для зон, выделенных ниже, в том числе — для водохранилища. Благодаря этому, в отдельные сезоны здесь отмечалось проявление краевого эффекта. Этот участок реки периодически (в период весенней межени) находится в зоне подпора водохранилища, в результате чего изменяется скорость течения и гидрохимические характеристики воды. Кроме того, донные отложения также имеют переходный характер между типичными для участков свободного течения реки и ее устьевой области: заиленный песок сменяется серым илом. Из-за сезонного колебания уровня воды на этом участке реки периодически происходит отмирание и разложение прибрежно-водной растительности, что приводит к обогащению донных отложений органическими веществами. В результате всех этих причин, в переходной зоне притока формируются большее, по сравнению с другими участ-

ками устьевой области реки, разнообразие биотопов. Высокое видовое богатство и разнообразие макрозообентоса объясняется тем, что представители разных групп донных беспозвоночных, проникающие в переходную зону притока из граничащих участков, хотя бы временно, находят здесь подходящие условия обитания.

Однако, в целом распределение макрозообентоса в системе приток – устьевая область – водохранилище в большей степени имеет выраженную эоклинальную изменчивость и определяется совокупностью условий, среди которых ведущую роль имеет кислородный режим, скорость течения и характер донных отложений.

7.6. МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫЕ ЗАРОСЛЕЙ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ*

В Рыбинском водохранилище первые подробные исследования прибрежной зоны в Волжском плесе были выполнены в 1953–1954, 1962 и 1971–1974 гг. На основе полученных материалов по фауне беспозвоночных Ф.Д. Мордухай-Болтовским (1974) были выявлены и систематизированы ее особенности, зависимость от режима уровня, а также описано значение прибрежной зоны в жизни водохранилища. Он предложил рассматривать фауну прибрежной зоны (область временного затопления) согласно горизонтальному и вертикальному подразделениям, выделяя при этом участки в зависимости от защищенности их от волнений (защищенные, полужащищенные и незащищенные). Защищенные от волнения участки располагались в более или менее глубоко вдающихся в берег заливах и бухтах, за островами и в устьях рек, впадающих в водохранилище. На этих участках в верхних горизонтах (от 0 до 1.5–2 м от НПП) и находится особый биотоп — зона зарослей высших водных растений, собственно литораль и сублитораль.

Описывая процесс становления и сезонного хода развития фитофильной фауны, зоопланктона и бентоса в защищенном прибрежье в разные годы, Ф.Д. Мордухай-Болтовской (1974) пришел к следующим выводам:

1). Процесс формирования фауны прибрежной зоны Рыбинского водохранилища закончился к началу 1960-х гг.

2). Водный режим данного и предыдущих годов сказывается на общей численности животного населения, на относительном обилии и биомассе их компонентов и на сроках, происходящих в них сезонных изменений. Особенно страдает фауна в маловодные годы в связи с обсыханием и промерзанием грунтов в осенне-зимний период.

3). Заросли высших водных растений по видовому составу фауны, ее обилию и сезонной динамике чрезвычайно резко отли-

* Н. Н. Жгарева

чаются от всех других биотопов водохранилища. Их населяют многие формы, специфически приуроченные к условиям мелководного заросшего водоема. Это фитофильные виды, связанные с растениями биологически — использующие их как субстрат для передвижения, постройки домиков, откладки яиц или как пищу.

4). Состав фауны заметно обеднен в водохранилище при сравнении его с биоценозами зарослей макрофитов постоянных водоемов. Отсутствие в прибрежных зарослях многих видов можно объяснить временным обсыханием и промерзанием этой зоны, к перенесению которых способны не все водные животные.

5). В течение сезонного хода развития фауны выявлены периоды. За 3–4 месяца после залития мелководий вместе с нарастанием зарослей макрофитов формируются биоценозы, которые проходят определенные этапы. В течение мая и начала июня состав и численность фауны сильно зависят от состояния этой зоны в предшествовавшем году. Ранней весной образуется смешанный фитофильно-бентический комплекс. При прогреве воды до 12–15°C начинается лет насекомых, особенно хирономид. Происходит “вторжение гетеротопов” из других водоемов, из бентоса на растения переходят фитофильные гомотопы. Во второй половине июля и августе наблюдается максимальное развитие фитофильных биоценозов. В течение августа к сентябрю происходит характерное изменение фауны от весенне-летнего аспекта на летне-осенний, в котором проявляются черты постоянного водоема. К октябрю большая часть верхнего, зарастающего горизонта обнажается, и остатки фитофильной фауны на обсыхающем и промерзающем дне погибают или переходят в покоящиеся стадии; жизнь гидрофауны этого горизонта замирает на 7–8 месяцев. Однако Филарет Дмитриевич признавал, что имеющиеся материалы наблюдений недостаточны для скольконибудь полной характеристики этих зависимостей (Мордухай-Болтовской, 1974).

В данном разделе представлены данные, полученные на стандартных станциях (рис. 3.1) исследованной акватории в 2007–2013 гг. Для сбора фауны сачком из газа № 36 облавливали наиболее широко представленные ассоциации макрофитов. С подводных частей растений брали навеску и через сачок сывали животных. Беспозвоночных фиксировали 4–10%-ным фор-

малином. Биомассу рассчитывали в г на кг растительного субстрата.

Видовой состав макробеспозвоночных. В устьевой области р. Ильдь и участках граничащих водных объектов в составе фауны зарастающей макрофитами литорали обнаружено 464 таксона макробеспозвоночных, из которых 4 — книдарии, 1 — губки, 5 — мшанки, 34 — олигохеты, 11 — пиявки, 42 — моллюски (двустворчатые — 10, гастроподы — 32), пауки — 3, высшие ракообразные — 3, насекомые — 354 (табл. 7.6.1).

Из насекомых самое большое разнообразие в отряде двукрылых — 144 таксона, в основном за счет личинок хирономид (104). Кроме того, обнаружено 10 видов мокрецов, 5 — симулид, в остальных семействах от 1 до 2–4 видов. Из других отрядов насекомых встречено 74 вида жесткокрылых, 26 — полужесткокрылых, 50 — ручейников, 27 — поденок, 20 — стрекоз, 5 — веснянок, 3 — бабочек, 2 — перепончатокрылых (*Tiphodytes gerriphagus* — наездник-яйцеед паразит яиц водомоерок сем. Gerridae и *Chaenusa conjugens* — паразит личинок мух эфидрид *Hydrellia albilabris*). Надо сказать, что список далеко не полный, т.к. определение организмов проводилось из фиксированных проб. Для определения некоторых групп требуется рассмотрение только живого материала. Например, турбеллярий, которых в зарослях макрофитов встречается достаточно много видов. Не приводятся также виды клещей. Эти группы изучались специалистами на этих же станциях и рассмотрены в других разделах книги. Кроме того, есть группы насекомых, личинки которых еще недостаточно хорошо изучены или описаны в определителях. Так, например, у вида хирономиды *Schineriella schineri* преимагинальные стадии развития не были известны (Макарченко, 2006). У нас на перекате (ст. 1) она обнаружена и определена по имаго во время линьки. Уточнение определения (куколки и личинки) проведено по определителю (Vallenduuk, Moller, 2007).

Из гомотопной фауны (21.6% списка) наиболее разнообразны моллюски и олигохеты. Среди амфибиотических насекомых (78.4%) — жесткокрылые, полужесткокрылые, личинки хирономид, ручейников, поденок и стрекоз.

Таблица 7.6.1. Фауна зарослей макрофитов устьевой области и участков граничащих водных объектов

Таксон	Зона				
	I	IIa	IIб	IIв	III
Cnidaria					
Отряд Limnomedusae					
Сем. Olindiidae					
<i>Craspedacusta sowerbii</i> Lankester, 1880	—	—	+	+	—
Сем. Hydridae					
<i>Hydra attenuata</i> Pallas, 1766	+	—	+	+	+
<i>H. oligactis</i> Pallas, 1766	+	—	+	—	—
<i>H. vulgaris</i> Pallas, 1766	—	+	+	+	—
Porifera					
<i>Spongilla lacustris</i> Linnaeus, 1758	+	—	+	+	—
Bryozoa					
<i>Cristatella mucedo</i> Cuvier, 1798	+	+	+	+	+
<i>Paludicella articulata</i> Ehrenberg, 1810	+	—	+	+	—
<i>Plumatella emarginata</i> Allman, 1844	—	—	+	+	—
<i>P. repens</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	—
<i>P. fungosa</i> (Pallas, 1768)	+	+	+	+	+
Класс Oligochaeta					
Сем. Naididae					
<i>Stylaria lacustris</i> (L., 1767)	+	+	+	+	+
<i>Chaetogaster diastrophus</i> (Gruithuisen, 1828)	+	+	+	+	—
<i>Ch. diaphanus</i> (Gruithuisen, 1828)	+	+	+	+	+
<i>Ch. langi</i> Bretcher, 1896	+	+	+	+	—
<i>Ch. limnaei</i> Bauer, 1827	—	+	+	+	+
<i>Dero digitata</i> (O.F. Müller, 1773)	—	—	+	+	—
<i>D. dorsalis</i> Ferroniere, 1899	—	+	+	+	—
<i>D. obtusa</i> d'Udekem, 1855	—	—	+	+	+
<i>Nais pseudobtusa</i> Piguet, 1906	+	+	+	+	+
<i>N. barbata</i> O.F. Müller, 1773	—	+	+	+	+
<i>N. communis</i> Piguet, 1906	+	+	+	+	+
<i>N. elinguis</i> O.F. Müller, 1773	+	—	+	—	—
<i>N. simplex</i> Piguet, 1906	+	+	+	+	+
<i>N. variabilis</i> Piguet, 1906	+	+	+	+	+
<i>Ophidonais serpentina</i> (O.F. Müller, 1773)	+	+	+	+	+
<i>Pristina aequisetata</i> Bourne, 1891	+	+	+	+	—
<i>Pr. longiseta</i> Ehrenberg, 1828	+	+	+	+	—
<i>Pristinella rosea</i> (Piguet, 1906)	+	+	+	+	—
<i>Pr. bilobata</i> (Bretcher, 1903)	+	+	+	+	—
<i>Repistes parasita</i> (Schmidt, 1847)	+	+	+	+	—
<i>Slavina appendiculata</i> (d'Udekem, 1855)	+	+	+	+	—
<i>Specaria josinae</i> (Vejdovsky, 1883)	—	+	—	+	+
<i>Uncinaiis uncinata</i> (Oersted, 1842)	+	+	+	+	+

Таблица 7.6.1. (продолжение)

Таксон	Зона				
	I	IIa	IIб	IIв	III
<i>Vejdovskyella comata</i> (Vejdovsky, 1883)	+	+	+	+	—
Сем. Tubificidae					
<i>Aulodrilus pluriseta</i> (Piguet, 1906)	+	+	+	—	—
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparede, 1862	+	+	+	+	+
<i>Spirosperma ferox</i> Eisen, 1879	+	—	—	—	—
<i>Tubifex tubifex</i> (O.F. Müller, 1773)	+	+	+	—	—
<i>T. newaensis</i> (Michaelsen, 1902)	+	+	—	—	—
Сем. Lumbriculidae					
<i>Lumbriculus variegatus</i> (O.F. Müller, 1773)	+	+	+	+	+
<i>Stylodrilus heringianus</i> Claparede, 1862	+	—	—	+	—
Сем. Lumbricidae					
<i>Eisenella tetraedra</i> (Savigny, 1826)	+	—	+	+	—
Сем. Enchytraeidae					
<i>Genus</i> sp.	+	+	+	+	+
Сем. Propappidae					
<i>Propappus volki</i> Michaelsen, 1915*	+	—	—	—	—
Класс Hirudinea					
Сем. Hirudinidae					
<i>Haemopsis sanguisuga</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
<i>Hirudo medicinalis</i> Linnaeus, 1758	+	—	—	—	—
Сем. Erpobdellidae					
<i>Erpobdella octoculata</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
<i>E. nigricolis</i> (Brandes, 1900)	+	+	+	—	—
Сем. Glossiphonidae					
<i>Glossiphonia complanata</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
<i>G. concolor</i> (Apathy, 1888)	+	—	+	+	—
<i>G. heteroclita</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	+	+	+
<i>Helobdella stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
<i>Hemiclepsis marginata</i> (O.F. Müller, 1774)	+	+	+	+	+
<i>Proclepsis tessulata</i> (O.F. Müller, 1774)	+	—	+	+	+
Сем. Ichtyobdellidae					
<i>Piscicola geometra</i> (L., 1761)	+	+	+	+	+
Моллюска					
Класс Bivalvia					
Сем. Dreissenidae					
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas, 1771)	—	—	+	+	+
<i>D. bugensis</i> (Andrusov, 1847)	—	—	—	+	+
Сем. Unionidae					
<i>Pseudanodonta complanata</i> (Rossmäessler, 1835)	+	—	+	+	+
<i>Tumidiana tumida</i> (Philipsson in Retzius, 1788)	—	—	+	+	+
<i>Unio pictorum</i> (L., 1758)	+	—	+	+	+
<i>Crassiana crassa</i> (Philipsson, 1788)*	+	—	—	—	—
Сем. Pisidiidae					
<i>Pisidiidae</i> gen.sp.	+	+	+	+	+

Таблица 7.6.1. (продолжение)

Таксон	Зона				
	I	IIa	IIб	IIв	III
<i>Pseudeupera subtruncata</i> (Malm, 1855)	+	+	+	+	—
<i>Henslowiana henslowana</i> (Sheppard, 1823)	+	—	+	—	—
<i>Euglesa casertana</i> (Poli, 1791)	+	+	+	+	—
Класс Gastropoda					
Сем. Succineidae					
<i>Oxyloma sarsi</i> (Esmark in Esmark et Hoyer, 1886)	+	+	+	+	+
Сем. Acroloxidae					
<i>Acroloxus lacustris</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Сем. Bulinidae					
<i>Planorbarius corneus</i> (L., 1758)	+	+	+	+	+
<i>Pl. grandis</i> (Dunker, 1856)	—	—	+	+	—
Сем. Valvatidae					
<i>Cincinna piscinalis</i> (O.F. Müller, 1774)	+	+	+	+	—
<i>C. depressa</i> C. Pfeiffer, 1828	—	+	+	+	—
<i>Valvata cristata</i> O.F. Müller, 1774	—	+	+	+	—
<i>V. pulchella</i> Studer, 1820	+	+	+	+	—
Сем. Lymnaeidae					
<i>Lymnaea stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
<i>L. auricularia</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
<i>L. ovata</i> (Draparnaud, 1805)	+	+	+	+	+
<i>L. peregra</i> (O.F. Müller, 1774)	+	+	+	+	+
<i>L. palustris</i> (O.F. Müller, 1774)	+	+	+	+	—
<i>L. ampla</i> (Hartmann, 1821) ?	+	+	+	—	—
Сем. Physidae					
<i>Aplexa hypnorum</i> (Linnaeus, 1758)	+	—	—	—	—
<i>Physa fontinalis</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Сем. Planorbidae					
<i>Ancylus fluviatilis</i> O.F. Müller, 1774*	+	—	—	—	—
<i>Anisus contortus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
<i>A. acronicus</i> (Ferussac, 1807)	+	+	+	+	—
<i>A. albus</i> (O.F. Müller, 1774)	+	+	+	+	—
<i>A. spirorbis</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	—
<i>A. vortex</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
<i>Armiger crista</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
<i>Choanomphalus riparius</i> (Westerlund, 1865)	—	+	+	+	—
<i>Hippeutis diaphanella</i> (Bourguignat, 1864)	+	—	+	—	—
<i>Planorbis planorbis</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
<i>Segmentina nitida</i> (O.F. Müller, 1774)	+	+	+	+	+
<i>S. distinguenda</i> (Gredler, 1859)	—	—	+	+	—
Сем. Bithyniidae					
<i>Bithynia tentaculata</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
<i>B. (Opisthorchophorus) troscheli</i> (Paasch, 1842)	+	—	+	+	—
Сем. Vivaparidae					
<i>Viviparus viviparus</i> (L., 1758)	—	+	+	+	+

Таблица 7.6.1. (продолжение)

Таксон	Зона				
	I	IIa	IIб	IIв	III
<i>V. contectus</i> (Millet, 1813)	–	–	+	–	–
Отряд Aranei					
Сем. Agelenidae					
<i>Argyroneta aquatica</i> (Clerck, 1757)	+	+	+	+	+
Сем. Pisauridae					
<i>Dolomedes fimbriatus</i> (Clerck, 1757)	+	+	+	+	–
Сем. Tetragnatidae					
<i>Tetragnatha extensa</i> (L., 1785)	+	–	+	+	–
Класс Insecta					
Отряд Trichoptera					
Сем. Hydroptilidae					
<i>Agraylea multipunctata</i> Curtis, 1834	+	+	+	+	–
<i>Hydroptila</i> sp. **	+	+	–	–	–
<i>Ithytrichia lamellaris</i> Eaton, 1873**	+	+	+	+	–
<i>Oxyethira</i> sp.	+	+	+	+	–
<i>Tricholochiton fagesii</i> (Guinard, 1879)**	+	+	+	+	+
<i>Orthotrichia costalis</i> (Curtis, 1834)	+	+	+	+	+
Сем. Ecnomidae					
<i>Ecnomus tenellus</i> (Rambur, 1842)**	+	+	+	+	+
Сем. Hydropsychidae					
<i>Hydropsyche angustipennis</i> Curtis, 1834**	+	–	–	–	–
<i>H. pellucidula</i> Curtis, 1834**	+	–	–	–	–
Сем. Rhyacophilidae					
<i>Rhyacophila nubila</i> Zetterstedt, 1840**	+	–	–	–	–
Сем. Polycentropodidae					
<i>Polycentropus flavomaculatus</i> Pictet, 1834**	+	–	–	–	–
<i>Neureclipsis bimaculata</i> (Linnaeus, 1758)*	+	–	–	–	+
<i>Holocentropus picicornis</i> (Stephens, 1836)	–	+	+	–	–
<i>Cyrnus flavidus</i> Mac Lachlan, 1864	+	+	+	+	+
Сем. Brachycentridae					
<i>Brachycentrus subnubilus</i> Curtis, 1834*	+	–	–	–	–
Сем. Goeridae					
<i>Goera pilosa</i> (F., 1775)**	+	–	–	–	–
Сем. Phryganeidae					
<i>Agrypnia obsoleta</i> (Hagen, 1864)	+	+	+	+	–
<i>Ag. pagetana</i> Curtis, 1835	–	+	+	+	–
<i>Oligostomis reticulata</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	+	+	–
<i>Oligotricha striata</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	–
<i>Phryganea bipunctata</i> Retzius, 1783	+	+	+	+	+
<i>Ph. grandis</i> L., 1758	+	–	+	–	–
Сем. Lepidostomatidae					
<i>Lasiocephala basalis</i> (Kolenati, 1848)**	+	–	–	–	–
Сericostomatidae					
<i>Sericostoma personatum</i> (Kirby et Spence, 1826)**	+	–	–	–	–

Таблица 7.6.1. (продолжение)

Таксон	Зона				
	I	IIa	IIб	IIв	III
<i>Notidobia ciliaris</i> (L., 1761)**	+	—	—	—	—
Сем. Limnephilidae					
<i>Ironoquia dubia</i> Steph.*	+	—	—	—	—
<i>Chaetopteryx villosa</i> Fabricius, 1798*	+	—	—	—	—
<i>Ch. sahlbergi</i> Mac Lachlan, 1876**	+	—	—	—	—
<i>Halesus interpunctatus</i> Zetterstedt, 1840*	+	—	—	—	—
<i>Hydatophylax infumatus</i> (Mac Lachlan, 1865)	+	—	—	—	—
<i>Limnephilus politus</i> Mac Lachlan, 1865	+	+	+	+	+
<i>L. flavicornis</i> (Fabricius, 1787)	—	+	+	+	—
<i>L. nigriceps</i> Zetterstedt, 1840	+	+	+	+	—
<i>L. rhombicus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
<i>L. stigma</i> Curtis, 1834	+	+	+	+	+
<i>Potamophylax rotundipennis</i> (Brauer, 1857)*	+	—	—	—	—
<i>P. latipennis</i> (Curtis, 1834)*	+	—	—	—	—
<i>Stenophylax lateralis</i> (Stephens, 1837)*	+	—	—	—	—
<i>St. sequax</i> (Mac Lachlan, 1875)*	+	—	—	—	—
<i>Nemotaulius punctatolineatus</i> Retzius, 1783	—	—	+	—	—
<i>Anabolia soror</i> Mac Lachlan, 1875	+	+	+	+	+
Сем. Molannidae					
<i>Molanna angustata</i> Curtis, 1834*	+	—	—	—	—
Сем. Leptoceridae					
<i>Mystacides longicornis</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
<i>M. azureus</i> (Linnaeus, 1761)	+	—	+	+	+
<i>Trienodes bicolor</i> (Curtis, 1834)	+	+	+	+	+
<i>Athripsodes cinereus</i> (Curtis, 1834)	+	—	+	+	+
<i>Leptocerus tineiformis</i> Curtis, 1834	+	—	—	+	—
<i>Oecetis ochracea</i> (Curtis, 1825)	+	+	+	+	+
<i>O. lacustris</i> (Pictet, 1834)	+	—	+	+	+
<i>O. furva</i> (Rambur, 1842)	—	—	—	+	—
Отряд Ephemeroptera					
Сем. Baetidae					
<i>Baetis (Acentrella) inexpectatus</i> (Tschernova, 1928)*	+	—	—	—	—
<i>Baetis</i> группа <i>rhodani</i> Pictet, 1843	+	+	—	—	+
<i>B. vernus</i> Curtis, 1834*	+	—	—	—	—
<i>Baetis</i> sp.	+	+	+	+	+
<i>B. buceratus</i> Eaton, 1870*	+	—	—	—	—
<i>B. гр. fuscatus</i> *	+	—	—	—	—
<i>B. tricolor</i> (Tschernova, 1927)*	+	—	—	—	—
<i>Nigrobaetis niger</i> (L., 1761)*	+	—	—	—	—
<i>N. digitatus</i> Bengtsson, 1912*	+	—	—	—	—
<i>Cloeon</i> группа <i>dipterum</i> L., 1758	+	+	+	+	+
<i>Cl. (Centropilum) luteolum</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+	+	+	+
<i>Cl. (Procloeon) pennulatum</i> (Eaton, 1870)*	+	—	—	—	—
<i>Cl. simile</i> Eaton, 1870	+	+	+	+	+

Таблица 7.6.1. (продолжение)

Таксон	Зона				
	I	IIa	IIб	IIв	III
Сем. Ephemeridae					
<i>Ephemera vulgata</i> L., 1758*	+	–	–	–	–
Сем. Ephemerellidae					
<i>Ephemerella ignita</i> (Poda, 1761)	+	+	+	–	–
Сем. Heptageniidae					
<i>Ecdyonurus</i> sp.*	+	–	–	–	–
<i>Heptagenia</i> sp.*	+	–	–	–	–
Сем. Leptophlebiidae					
<i>Habrophlebia fusca</i> (Curtis, 1834)	+	+	+	+	–
<i>Paraleptophlebia submarginata</i> (Stephens, 1835)	+	+	+	+	+
<i>Leptophlebia vespertina</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	–
Сем. Potamanthidae					
<i>Potamanthus luteus</i> (L., 1767)*	+	–	–	–	–
Сем. Siphonuridae					
<i>Siphonurus aestivalis</i> Eaton, 1903	+	+	+	+	–
<i>S.(Siphurella) alternatus</i> Say, 1824	+	+	+	–	–
Сем. Caenidae					
<i>Caenis lactea</i> (Burmeister, 1839)	+	–	+	+	+
<i>C. horaria</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
<i>C. rivulorum</i> Eaton, 1884*	+	–	–	–	–
<i>C. robusta</i> Eaton, 1884	+	–	+	+	–
Отряд Plecoptera					
Сем. Nemouridae					
<i>Nemoura cinerea</i> (Retzius, 1783)*	+	–	–	–	–
<i>N. flexuosa</i> Aubert, 1949*	+	–	–	–	–
<i>Nemurella pictetii</i> Klapálek, 1900 *	+	–	–	–	–
Сем. Chloroperlidae					
<i>Xantoperla apicalis</i> Zwick, 1967*	+	–	–	–	–
Сем. Leuctridae					
<i>Leuctra hippopus</i> Kempny, 1899*	+	–	–	–	–
Отряд Odonata					
Сем. Coenagrionidae					
<i>Coenagrion hastulatum</i> (Charpentier, 1825)	+	+	+	+	–
<i>C. armatum</i> (Charpentier, 1840)	+	–	+	–	–
<i>Erythromma najas</i> (Hansemann, 1823)	+	+	+	+	–
<i>Enallagma cyathigerum</i> (Charpentier, 1840)	+	+	+	+	–
<i>Ischnura pumilio</i> (Charpentier, 1825)	+	–	+	+	–
Сем. Calopterygidae					
<i>Calopteryx virgo</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	–	–	–
<i>C. splendens</i> (Harris, 1782)	+	–	–	–	–
Сем. Lestidae					
<i>Lestes sponsa</i> (Hansemann, 1823)	+	+	+	+	–
<i>Sympecma fusca</i> (Vander Linden, 1823)	+	+	+	+	+
Сем. Platynemididae					

Таблица 7.6.1. (продолжение)

Таксон	Зона				
	I	IIa	IIб	IIв	III
<i>Platycnemis pennipes</i> (Pallas, 1771)	+	–	+	+	–
Сем. Aeschnidae					
<i>Aeschna cyanea</i> (O.F. Müller, 1764)	+	+	+	+	+
<i>A. juncea</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	–
<i>A. grandis</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Сем. Libellulidae					
<i>Sympetrum danae</i> (Sulzer, 1776)	–	–	+	+	+
<i>Libellula quadrimaculata</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	–
<i>L. depressa</i> Linnaeus, 1758	+	+	–	+	–
<i>Leucorrhinia dubia</i> (Vander Linden, 1825)	+	+	+	+	–
Сем. Corduliidae					
<i>Cordulia aenea</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	–	+
<i>Somatochlora metallica</i> Vander Linden, 1825	+	+	+	+	–
<i>S. flavomaculata</i> (Vander Linden, 1825)	–	+	+	–	–
Отряд Megaloptera					
Сем. Sialidae					
<i>Sialis sordida</i> Klingstedt, 1932	+	–	–	–	–
Отряд Lepidoptera					
Сем. Pyraustidae					
<i>Acentria ephemerella</i> Denis et Schiffmüller, 1775	+	–	–	–	–
<i>Elophila nymphaeata</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	+
<i>Cataclysta lemnata</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	+
Отряд Heteroptera					
Сем. Aphelocheiridae					
<i>Aphelocheirus aestivalis</i> (F., 1794)*	+	–	–	–	–
Сем. Nepidae					
<i>Nepa cinerea</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	+
<i>Ranatra linearis</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	+
Сем. Corixidae					
<i>Arctocorixa carinata</i> (C. Sahlberg, 1819)	+	+	–	+	–
<i>Callicorixa praeusta</i> (Fieber, 1848)	+	+	+	+	–
<i>Hesperocorixa sahlbergi</i> (Fieber, 1848)	+	+	+	+	+
<i>Paracorixa concinna</i> (Fieber, 1848)	+	+	+	+	–
<i>Sigara striata</i> (Linnaeus, 1758)	–	+	+	+	+
<i>S. falleni</i> (Fieber, 1848)	+	+	+	+	+
<i>S. distincta</i> (Fieber, 1848)	+	+	+	+	–
<i>S. semistriata</i> (Fieber, 1848)	+	–	+	+	–
<i>Cymathia coleoprata</i> (Fabricius, 1777)	–	+	+	+	–
Сем. Mesoveliidae					
<i>Mesovelia furcata</i> Mulsant et Rey, 1852	+	+	+	+	+
Pleidae					
<i>Plea minutissima</i> Leach, 1817	+	+	+	+	–
Сем. Veliidae					
<i>Microvelia reticulata</i> (Burmeister, 1835)	+	+	+	+	–

Таблица 7.6.1. (продолжение)

Таксон	Зона				
	I	IIa	IIб	IIв	III
<i>Velia saulii</i> Tamanini, 1947*	+	—	—	—	—
Сем. Hydrometridae					
<i>Hydrometra gracilenta</i> Horvath, 1899	—	+	+	+	—
Сем. Gerridae					
<i>Aquarius paludum</i> (F., 1794)	+	+	+	+	—
<i>A. najas</i> (De Geer, 1773)	—	+	+	—	+
<i>Gerris lacustris</i> (L., 1758)	+	+	+	+	+
<i>G. argentatus</i> Schummel, 1832	+	—	+	+	+
<i>G. lateralis</i> Schummel, 1832	—	+	+	+	—
<i>Limnoporus rufoscutellatus</i> (Latreille, 1807)	+	—	+	+	—
Сем. Naucoridae					
<i>Ilyocoris cimicoides</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Сем. Notonectidae					
<i>Notonecta glauca</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	+
<i>N. reuteri</i> Hungerford, 1928**	—	—	—	+	—
Отряд Coleoptera					
Сем. Haliplidae					
<i>Haliplus ruficollis</i> (De Geer, 1774)	+	+	+	+	+
<i>H. immaculatus</i> Gerhardt, 1877	+	+	+	+	—
<i>H. fluvialis</i> Aubé, 1836	+	+	+	+	+
<i>H. lineolatus</i> Mannerheim, 1844	+	+	+	+	+
Сем. Dytiscidae					
<i>Acilius sulcatus</i> (Linnaeus, 1758).	+	+	+	+	+
<i>A. canaliculatus</i> (Nicolai, 1822)	+	+	+	+	+
<i>Bidessus unistriatus</i> (Schrank, 1781)	—	—	—	+	+
<i>Ilybius fenestratus</i> (F., 1781)	+	+	+	—	+
<i>I. fuliginosus</i> (F., 1792)	+	+	+	+	+
<i>I. ater</i> (De Geer, 1774)	+	—	+	+	—
<i>Colymbetes paykullii</i> Erichson, 1837	+	+	+	—	—
<i>Rhantus latitans</i> Sharp, 1882	+	+	+	+	+
<i>Rh. notaticollis</i> (Aube, 1837)	—	+	+	+	—
<i>Rh. frontalis</i> (Marsham, 1802)	—	+	+	+	—
<i>Hydroglyphus geminus</i> (F., 1792)	—	+	+	+	—
<i>Hyphydrus ovatus</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	+	+	+
<i>Hygrotus inaequalis</i> (F., 1776)	+	+	+	+	+
<i>H. decoratus</i> (Gyllenhal, 1810)	—	—	+	+	—
<i>Coelambus impressopunctatus</i> (Schaller, 1783)	+	—	+	+	+
<i>Graptodytes pictus</i> (F., 1787)	+	—	+	+	—
<i>Gr. granularis</i> (L., 1767)	—	—	—	+	+
<i>Gr. bilineatus</i> (Sturm, 1835)	—	—	—	+	—
<i>Hydroporus palustris</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	+	+	—
<i>H. striola</i> (Gyllenhal in Sahlberg, 1827)	—	+	+	+	—
<i>H. incognitus</i> Sharp, 1869	+	+	—	+	—
<i>H. erythrocephalus</i> (Linnaeus, 1758)	—	+	+	+	—

Таблица 7.6.1. (продолжение)

Таксон	Зона				
	I	IIa	IIб	IIв	III
<i>H. angustatus</i> Sturm, 1835	+	+	+	+	—
<i>Laccophilus minutus</i> (Linnaeus, 1758)	—	+	+	+	—
<i>L. hyalinus</i> (De Geer, 1774)	+	+	+	+	—
<i>Nebrioporus assimilis</i> (Paykull, 1798)	+	—	—	—	—
<i>Platambus maculatus</i> (L., 1758)	+	—	+	+	—
<i>Porhydrus lineatus</i> (Fabricius, 1775)	+	+	+	+	—
<i>Suphrodytes dorsalis</i> (F., 1787)	—	—	—	+	—
<i>Dytiscus marginalis</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	+
<i>D. circumcinctus</i> Ahrens, 1811	+	—	+	—	+
<i>D. latissimus</i> L., 1758	+	—	—	—	—
<i>Agabus bipustulatus</i> (Linnaeus, 1767)	—	+	+	+	—
<i>A. sturmii</i> (Gillenhal, 1808)	+	—	+	+	—
Сем. Noteridae					
<i>Noterus crassicornis</i> (O.F. Müller, 1776)	+	—	+	+	+
Сем. Hydrophilidae					
<i>Anacaena lutescens</i> (Stephens, 1829)	+	+	+	+	+
<i>Cercyon granarius</i> Erichson, 1837	+	+	+	+	—
<i>Coelostoma orbiculare</i> (F., 1775)	—	+	+	+	—
<i>Enochrus quadripunctatus</i> (Herbst, 1797)	+	—	+	+	+
<i>E. coarctatus</i> (Gredler, 1863)	+	+	+	+	+
<i>Hydrochara caraboides</i> (Linnaeus, 1758)	+	—	+	+	—
<i>Hydrophilus aterrimus</i> Eschscholtz, 1822	—	+	+	—	—
<i>Laccobius bipunctatus</i> (F., 1775)	+	+	+	+	—
<i>Laccobius colon</i> Stephens, 1829	+	—	+	+	+
Сем. Scirtidae					
<i>Elodes</i> sp.	+	+	+	—	—
<i>Cyphon variabilis</i> ? (Thunberg, 1787)	+	+	+	—	—
<i>Prionocyphon serricornis</i> (P.W.J. Müller, 1821)	—	+	+	+	—
<i>Microcara testacea</i> (Linnaeus, 1767)	—	+	+	—	—
Сем. Hydraenidae					
<i>Hydraena riparia</i> Kugelann, 1794	+	+	—	+	—
<i>H. reyi</i> Kuwert, 1888	+	—	+	—	—
<i>H. pulchella</i> Germar, 1824	+	+	+	—	—
<i>Limnebius parvulus</i> (Herbst, 1797)	+	—	+	—	—
<i>L. atomus</i> (Duftschmid, 1805)	+	—	+	—	—
Сем. Hydrochidae					
<i>Hydrochus elongatus</i> (Schaller, 1783)	—	+	+	+	—
<i>Hydrochus ignicollis</i> Motschulsky, 1860	+	—	+	+	—
Сем. Helophoridae					
<i>Helophorus discrepans</i> Rey, 1885	+	+	+	+	+
<i>H. aquaticus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
<i>H. granularis</i> (L., 1761)	+	+	+	+	+
Сем. Dryopidae					
<i>Dryops</i> sp.	+	+	+	—	+

Таблица 7.6.1. (продолжение)

Таксон	Зона				
	I	IIa	IIб	IIв	III
Сем. Elmidae					
<i>Oulimnius tuberculatus</i> (P.W.J. Müller, 1806)*	+	–	–	–	–
<i>Elmis maugetii</i> Latreille, 1798*	+	–	–	–	–
Сем. Gyrinidae					
<i>Gyrinus aeratus</i> Stephens, 1798	+	–	+	–	–
<i>G. marinus</i> Gyllenhal, 1808	+	+	+	–	+
<i>G. natator</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	–
<i>G. paykullii</i> Ochs, 1937	+	+	+	–	–
<i>Orectochilus villosus</i> (O.F. Müller, 1776)*	+	–	–	–	–
Сем. Chrysomelidae					
<i>Macrolea appendiculata</i> (Panzer, 1794)	+	+	+	+	–
<i>Donacia sparganii</i> Ahrens, 1810	+	–	+	–	+
<i>D. dentata</i> Hoppe, 1795**	–	–	–	+	–
Отряд Diptera					
Сем. Chironomidae					
Подсем. Tanypodinae					
<i>Ablabesmyia monilis</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
<i>A. longistyla</i> Fittkau, 1962*	+	–	–	–	–
<i>A. phatta</i> (Eggert, 1863)	+	–	+	+	+
<i>Anatopynia plumipes</i> (Fries, 1823).	+	–	–	+	–
<i>Apsectrotanypus trifascipennis</i> (Zetterstedt, 1840)	+	–	–	–	+
<i>Conchapelopia melanops</i> (Meigen, 1818)*	+	–	–	–	–
<i>Macropelopia nebulosa</i> (Meigen, 1804)*	+	–	–	+	–
<i>Natarsia punctata</i> (F., 1805)*	+	–	–	–	–
<i>Nilotanypus dubius</i> (Meigen, 1804)**	+	–	–	–	–
<i>Paramerina cingulata</i> (Walker, 1856)*	+	–	–	–	–
<i>Procladius ferrugineus</i> Kieffer, 1919	+	+	+	–	–
<i>Pr. choreus</i> Meigen, 1804	+	–	–	–	–
<i>Psectrotanypus varius</i> (Fabricius, 1787)	+	–	+	+	–
<i>Rheopelopia</i> sp. (<i>maculipennis</i> ?)*	+	–	–	–	–
<i>Schineriella schineri</i> (Strobl, 1880)**	+	–	–	–	–
<i>Tanypus punctipennis</i> Meigen, 1818	+	–	–	+	–
<i>Thienemannimyia</i> группа <i>lentiginosa</i> (Fries, 1823)	+	+	+	+	+
<i>Telmatopelopia nemorum</i> (Goetghebuer, 1921)*	+	–	–	–	–
<i>Trissopelopia</i> sp.	+	+	–	–	–
<i>Xenopelopia falcigera</i> (Kieffer, 1911)* ?	+	–	–	–	–
<i>Zavrelimyia</i> sp.	+	+	–	–	–
Подсем. Diamesinae					
<i>Potthastia gaedii</i> (Maigen, 1838)*	+	–	–	–	–
Подсем. Prodiamesinae					
<i>Prodiamesa olivacea</i> (Meigen, 1818)	+	–	–	–	–
Подсем. Orthoclaadiinae					
<i>Acricotopus lucens</i> (Zetterstedt, 1850)	+	–	–	+	–
<i>Bryophaenocladus aestivus</i> (Brundin, 1947)?	+	–	–	–	–

Таблица 7.6.1. (продолжение)

Таксон	Зона				
	I	IIa	IIб	IIв	III
<i>Corynoneura scutellata</i> Winnertz, 1846	+	+	+	—	+
<i>C. celeripes</i> Winner, 1852	—	—	+	+	+
<i>Cricotopus algarum</i> (Kieffer, 1911)	+	—	+	+	+
<i>Cr. dizonias</i> Meigen, 1818	—	—	+	+	+
<i>Cr. группа tremulus</i> (Linnaeus, 1758)	+	—	+	+	+
<i>Cr. sp. (bicinctus?)</i>	+	—	+	+	+
<i>Cr. группа sylvestris</i> Fabricius, 1794	+	+	+	+	+
<i>Cr. группа trifascia</i>	—	—	+	+	—
<i>Diplocladius cultriger</i> Kieffer, 1908	+	+	—	—	—
<i>Eukiefferiella</i> sp.	+	+	+	—	+
<i>E. группа cyanea</i>	+	—	—	—	—
<i>Heterotrissocladius marcidus</i> (Walker, 1856)*	+	—	—	—	—
<i>Hydrobaenus группа lugubris</i>	+	—	—	—	—
<i>Limnophyes pentaplastus</i> (Kieffer, 1921)	+	+	+	—	—
<i>L. pusillus</i> Eaton, 1875	+	—	+	—	—
<i>Metriocnemus atratulus</i> (Zetterstedt, 1850)	+	—	+	+	—
<i>Nanocladius группа bicolor</i> (Zetterstedt, 1843)	+	+	+	+	+
<i>Orthocladius consobrinus</i> (Holmgren, 1869)	+	—	—	+	—
<i>Orthocladius clarki</i> Soponis, 1977*	+	—	—	—	—
<i>Orthocladius группа saxicola</i> *	+	—	—	—	—
<i>Orthocladius</i> sp.	+	—	—	—	—
<i>Parakiefferiella bathophila</i> (Kieffer, 1912)	+	—	—	+	+
<i>P. triquetra</i> (Pankratova, 1970)*	+	—	—	—	—
<i>Paralimnophyes hydrophilus</i> (Goetghebuer, 1921)	+	+	+	—	+
<i>Paraphaenocladius</i> sp.	+	+	—	—	—
<i>Psectrocladius dilatatus</i> (Van der Wulp, 1834)	+	+	+	—	+
<i>Ps. fabricius</i> Zelentsov, 1980	+	—	—	—	—
<i>Ps. obvius</i> (Walker, 1856)	+	—	—	—	—
<i>Ps. simulans</i> (Johannsen, 1937)	+	—	+	—	—
<i>Ps. psilopterus</i> Kieffer, 1906	+	+	+	+	+
<i>Pseudorthocladius curtistylus</i> Goetghebuer, 1932	+	—	—	—	—
<i>Rheocricotopus effusus</i> (Walker, 1856)	+	+	—	—	—
<i>Rh. robacki</i> (Beck et Beck, 1964)	+	—	—	—	—
<i>Stackelbergina praeclara</i> Shilova et Zelentsov, 1978	+	—	+	—	—
<i>Synorthocladius semivirens</i> (Kieffer, 1909)**	+	—	—	—	—
<i>Thienemanniella</i> sp.	+	+	—	+	+
<i>Tvetenia группа bavarica (calvecsens?)</i> *	+	—	—	—	—
<i>Zavrelia pentatoma</i> Kieffer, 1913	+	—	—	—	—
Подсем. Chironominae					
Триба Chironomini					
<i>Chironomus</i> sp. (<i>melanescens?</i>)	+	—	—	—	—
<i>Cladopelma группа laccophila</i>	+	+	—	—	—
<i>Cryptochironomus группа defectus</i>	+	—	+	—	—
<i>Cryptochironomus obreptans</i> (Walker, 1856)	+	—	+	—	—

Таблица 7.6.1. (продолжение)

Таксон	Зона				
	I	IIa	IIб	IIв	III
<i>Einfeldia carbonaria</i> (Meigen, 1804)	+	+	—	—	—
<i>Endochironomus albipennis</i> (Meigen, 1830)	—	+	+	+	+
<i>E. tendens</i> (Fabricius, 1775)	—	+	+	+	+
<i>E. impar</i> (Walker, 1856)	—	—	+	+	—
<i>E. stackelbergi</i> Goetghebuer, 1935	—	—	—	+	+
<i>Glyptotendipes caulicola</i> (Kieffer, 1913)	—	—	+	+	—
<i>Gl. glaucus</i> (Meigen, 1818)	+	+	+	+	+
<i>Gl. Imbecillis</i> (Walker, 1856)	—	—	+	+	—
<i>Gl. mancurianus</i> (Edwards, 1929)	—	—	+	+	—
<i>Gl. paripes</i> (Edwards, 1929)	+	—	+	+	+
<i>Gl. varipes</i> (Goetghebuer, 1927)	—	—	+	+	+
<i>Gl. gripecoveni</i> (Kieffer, 1913)	—	+	+	+	+
<i>Dicrotendipes tritonus</i> (Kieffer, 1916)	—	+	+	+	+
<i>D. nervosus</i> (Staeger, 1839)	+	+	+	+	+
<i>Microtendipes chloris</i> (Meigen, 1818)	+	+	+	+	+
<i>M. pedellus</i> (De Geer, 1776)	+	+	+	+	—
<i>Paratendipes albimanus</i> (Meigen, 1818)	+	—	+	+	—
<i>Parachironomus arcuatus</i> (Goetghebuer, 1919)	+	+	+	+	—
<i>Polypedilum sordens</i> (Van der Wulp, 1874)	—	+	+	+	+
<i>P. exsectum</i> (Kieffer, 1916)	—	+	+	—	—
<i>P. nubeculosum</i> (Meigen, 1804)	+	+	+	+	+
<i>P. scalaenum</i> (Schrank, 1803)	+	+	+	—	+
<i>P. convictum</i> (Walker, 1856)	+	+	+	+	+
<i>P. pedestre</i> (Meigen, 1830)	—	—	+	+	+
<i>Sergentia</i> группа <i>coracina</i> (Zetterstedt, 1850)	+	—	—	—	—
Триба Tanytarsini					
<i>Cladotanytarsus</i> группа <i>mancus</i>	+	+	—	+	+
<i>Micropsectra viridiscutellata</i> Goetghebuer, 1931*	+	—	—	—	—
<i>M.</i> группа <i>praecox</i> (<i>contracta</i>) (Reiss, 1965)	+	—	+	—	+
<i>Paratanytarsus confusus</i> Palmen, 1960	+	+	—	—	—
<i>P.</i> группа <i>lauterborni</i> Kieffer, 1909	+	+	+	+	+
<i>P. austriacus</i> (Kieffer, 1924)	+	+	+	+	+
<i>Rheotanytarsus curtistylus</i> Goetghebuer, 1921	+	—	—	—	—
<i>Tanytarsus</i> группа <i>gregarius</i> Kieffer, 1909	+	+	+	+	+
<i>T. lestagei</i> Goetghebuer, 1922	+	+	+	+	+
<i>T. pallidicornis</i> Walker, 1856	+	+	+	+	+
<i>T. excavatus</i> Edwards, 1929	+	+	—	+	—
<i>T. medius</i> Reiss et Fittkau, 1971*	+	—	—	—	—
Сем. Athericidae					
<i>Atherix ibis</i> (F., 1798)*	+	—	—	—	—
Сем. Psychodidae					
<i>Pericoma exquisita</i> Eaton, 1893	—	+	+	—	—
<i>Psychoda</i> sp.	—	+	+	—	—
<i>Tinearia alternata</i> (Say, 1824)	—	—	+	—	—

Таблица 7.6.1. (продолжение)

Таксон	Зона				
	I	IIa	IIб	IIв	III
Сем. Scathophagidae					
<i>Hydromyza livens</i> (L., 1794)	–	–	+	+	–
Сем. Sciomyzidae					
<i>Elviga cucularia</i> (L., 1767)	–	–	+	–	–
<i>Tetanocera</i> sp.	+	+	–	+	–
Сем. Syrphidae					
<i>Eristalis tenax</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	+	–	–
Сем. Ephyridae					
<i>Hydrellia albilabris</i> (Meigen, 1830)	+	–	+	+	–
<i>Notiphila</i> sp.	–	–	+	–	–
Сем. Dixidae					
<i>Dixa</i> sp.*	+	–	–	–	–
<i>Dixella</i> sp.*	+	–	–	–	–
Сем. Dolichopodidae					
<i>Dolichopus</i> sp.	+	–	–	–	–
Сем. Ceratopogonidae					
<i>Dasyhelea</i> sp. (<i>pallidiventris</i> ?)	+	–	+	+	–
<i>Alluaudomyia quadripunctata</i> (Goetghebuer, 1934)	+	–	–	–	–
<i>Mallochohelea setigera</i> (Loew, 1864)	+	+	–	+	–
<i>M. inermis</i> (Kieffer, 1909)	–	–	+	+	–
<i>Palpomyia lineata</i> (Meigen, 1804)	+	+	+	+	+
<i>P. tibialis</i> (Meigen, 1818)	–	–	+	+	–
<i>Bezzia leucogaster</i> (Zetterstedt, 1850)	+	+	+	+	–
<i>B. annulipes</i> (Meigen, 1804)	–	–	+	–	–
<i>Probezzia seminigra</i> (Panzer, 1798)	+	–	–	–	–
<i>Sphaeromias pictus</i> (Meigen, 1818)	–	–	+	+	–
Сем. Culicidae					
<i>Aedes caspius dorsalis</i> (Meigen, 1830)	+	+	+	+	+
<i>Anopheles</i> sp.	+	+	+	+	+
<i>Culex pipiens</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	+
<i>C. p. molestus</i> Forskal, 1775	+	+	+	+	+
Сем. Chaoboridae					
<i>Chaoborus crystallinus</i> (De Geer, 1776)	–	–	+	+	–
Сем. Empididae					
<i>Hemerodromia</i> sp.	+	+	–	–	–
<i>Phyllodromia</i> sp.	+	–	–	–	–
Сем. Limoniidae					
<i>Dicranota bimaculata</i> (Schummel, 1829)	+	–	+	–	+
Сем. Tabanidae					
<i>Chrysops rufipes</i> Meigen, 1820	+	–	+	+	–
<i>Tabanus</i> sp.	+	–	+	+	–
<i>Heptatoma pellucens</i> (F., 1776).	+	–	–	–	–
Сем. Tipulidae					
<i>Platytipula luteipennis</i> Meigen, 1830	+	–	–	–	–

Таблица 7.6.1. (продолжение)

Таксон	Зона				
	I	IIa	IIб	IIв	III
Сем. Simuliidae					
<i>Stegopterna freyi</i> (Enderlein, 1929)*	+	—	—	—	—
<i>Hellichiella annula</i> (Lundström, 1911)*	+	—	—	—	—
<i>Eusimulium</i> sp.*	+	—	—	—	—
<i>Cnephia</i> sp.*	+	—	—	—	—
<i>Schoenbaueria</i> sp. aff. <i>pusilla</i> (Fries, 1824)*	+	—	—	—	—
Сем. Stratiomyidae					
<i>Odontomyia argentata</i> (F., 1794)	—	—	+	+	—
<i>Oxycera</i> sp.	+	—	—	—	—
Отряд Hymenoptera					
<i>Tiphodytes gerriphagus</i> (Marchal, 1901)	+	—	+	—	—
<i>Chaenusa conjugens</i> Nees, 1834	—	—	+	—	—
Класс Crustacea					
Отряд Isopoda					
<i>Asellus aquaticus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Отряд Amphipoda					
<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbing, 1899)	—	—	+	+	+
Отряд Decapoda					
<i>Pontastacus leptodactylus</i> (Eschscholtz, 1823)*	+	—	—	—	—
Всего таксонов — 464	375	239	313	282	165

Примечание: “+” — таксон обнаружен в определенной зоне; “—” — таксон не обнаружен; * — виды, встречены только (или преимущественно) на перекате реки; ** — виды, впервые зарегистрированные в данном районе (ранее в литературе и существующих списках не приводились).

Во всех зонах наряду с преимущественно фитофильными видами часто встречались формы, больше свойственные увлажненным почвам, пойменным и временным водоемам, заболоченным закисленным местообитаниям, которые расположены у уреза воды. Эти биотопы можно назвать — “ни вода, ни суша”. Здесь население состоит в основном из личинок различных двукрылых — мух и комаров семейств Muscidae, Ephydriidae, Sciomyzidae, Scatophagidae, Psychodidae, Syrphidae, Empididae, Limoniidae, Tabanidae, Ceratopogonidae, Culicidae, некоторых видов хирономид (*Bryophaenocladus aestivus*). Кроме того, отмечаются олигохеты семейств Enchytraeidae, Lumbricidae, Lumbriculidae, пауки, клещи-орibatиды и др. Встречаются они в небольших количествах или единично, разве что более заметны весной, когда заросли еще не густые, или осенью — при интенсивном отмирании растений. Некоторые мелкие жуки (*Helophorus*, *Cercyon*, *Coelostoma*, *Ana-*

саена) и олигохеты-тубифициды в конце лета и осенью бывают довольно многочисленны. Появление этих видов можно объяснить неустойчивым режимом уровня, паводками или сгонно-нагонным влиянием волнобоя. Наступающая вода вымывает этих животных из пограничной полосы вода – суша и они оседают в зарослях макрофитов. Такое же явление отмечалось нами в р. Латка (Жгарева, 2007) и в редких зарослях незащищенных участков Рыбинского водохранилища (Жгарева, 2001).

Казалось бы, что эти формы случайные и не имеют особого значения в биоценозах, поэтому не стоит принимать их во внимание (их биомассы в сообществах составляли от 0.3 до 1.4%). Тем более, что именно массовые, доминирующие виды лучше всего отражают особенности биоценозов и характер их распределения в экосистеме. Тем не менее, в литературе имеются данные о встречаемости этих форм и в бентосных сообществах (Мордухай-Болтовской, 1974 и др.). При этом упоминаются они в сборной группе “прочие” без обозначения видов (мухи, табаниды, гелеиды). Авторы отмечают, что их удельная масса в бентосе ничтожна. Однако следует сказать, что эти группы животных весьма эврибионтные, т.к. даже в течение суток способны переносить значительные колебания абиотических факторов: увлажнение – обсыхание, широкие колебания температуры (мелководные участки быстрее прогреваются днем и быстрее выхолаживаются ночью), содержания кислорода, pH среды (кислые дожди, лужи после таяния снега, подщелачивание при цветении водорослей и развитии макрофитов). Среди них некоторые виды переносят промерзание грунтов.

Может быть, эти формы совсем неслучайны в биоценозах зарослей макрофитов. Так, например, *Hydrellia albilabris*, *Hydromyza livens* — фитофаги, минируют растения. Сапрофаги (*Notiphila*, *Erystalis*, *Psychodidae*) встречаются в средах, богатых органикой, в скоплениях разлагающихся водорослей, могут жить во мхах. Многие *Scatophagidae* — хищники, нападают на олигохет, хирономид, питаются яйцами водных насекомых. Очевидно, что комплекс этих организмов участвует в процессе переработки разлагающейся растительной массы — водорослей и макрофитов, способствует поступлению обогащенного бактериями детрита животного и растительного происхождения и

биогенных элементов в прибрежье мелководий и создает благоприятные трофические условия для развития обильного населения литорали. То есть, гибель одних организмов служит процветанию других. Следовательно, эти экотонные сообщества представляют собой особую буферную зону между водосбором и собственно водоемом.

В зоне свободного течения реки, как указывалось выше, было обследовано две станции. Станция 1 представляла собой широкий пережат с небольшой глубиной русла, песчано-каменистым с большими валунами дном, зарастающим листовыми мхами, шелковниками, рдестами, роголистником, урутью и нитчатками. Ближе к берегам расположены осоки, элодея, куртины ежеголовника, сусака, камыша, стрелолиста, частухи, кубышки, среди которых скапливаются ряски. Станция 2 представляла собой плесовидное расширение, в котором, при замедлении течения, скапливается большое количество тонкодисперсного ила, и он зарастает более интенсивно частухой, стрелолистом, ежеголовником, хвощом, элодеей, двукисточником и тростником. Следовательно, на ст. 2 увеличивается количество биотопов, что сказывается на разнообразии фауны, населяющей макрофиты проточных участков реки.

В зоне свободного течения реки отмечено самое большое таксономическое разнообразие (80.4% от общего списка, 375 таксонов макробеспозвоночных (табл. 7.6.1)). При этом следует заметить, что из всех обнаруженных здесь животных 22% видов встречено только или преимущественно на ст. 1. Из этих 82 таксонов наиболее разнообразны группы ручейников, поденок и хирономид. В пробах постоянно встречались хидориды, макротрициды, циклопы, остракоды. В этом своеобразном биотопе обнаружены редкие виды, некоторые из них и ранее указывались как редкие или были известны из других районов. Так, например, *Synorthocladius semivirens* приводился в списке хирономид водоканала Учинского водохранилища (Шилова, 2000), хирономида *Stackelbergina praeclara* описана А.И. Шиловой и Н.И. Зеленцовым (1978) из временных водоемов, образующихся ранней весной после таяния снега. Этот вид был обозначен как моноциклический, лёт в мае. При изучении биологии вида некоторые

детали выяснить не удалось, в частности — где и как зимуют его личинки (Зеленцов, 1980).

Можно надеяться, что наши находки помогут ответить на этот вопрос. Надо сказать, что на перекате зимуют многие виды животных. Подо льдом на течении сохраняются зелеными листостебельные мхи, заросли элодеи, зачатки рдестов, шелковника, среди которых можно найти клопов, жуков, личинок подеенок, веснянок, хирономид, ручейников и симулид. Эти виды могут быть биофондом для пополнения разнообразия фауны ниже расположенных участков особенно после половодья. Так, в зоне свободного течения реки после освобождения ото льда ранней весной уже обнаруживается разнообразное население. В весенних пробах за одну съемку насчитывается от 16 до 33 видов организмов, в июле–августе — от 50 до 63.

В переходной зоне притока была изучена лишь одна станция и только после 2010 г., т.к. выделение данной зоны произошло позже начала наших работ. Вследствие этого здесь обнаружено всего 51.5% таксонов от общего списка (239 видов (табл. 7.6.1)). Это не значит, что население макрофитов на этом участке беднее, чем в других зонах. При описании зарослей переходной зоны притока здесь отмечено достаточно богатое разнообразие биотопов, что предполагает и обильное их население (см. раздел 6.2). При увеличении глубины и замедлении течения реофильные виды здесь уже почти не встречались. Фауна сообществ приобретала более лимнофильный характер. Фаунистическое сходство с фронтальной зоной составляет 63.8% (табл. 7.6.2).

Во фронтальной зоне устьевой области р. Ильдь исследования велись на двух станциях. Одна (ст. 4) была расположена ближе к переходной зоне притока. Здесь на небольших глубинах (от 0.5 до 1 м) располагались обширные зарастающие разнообразными ассоциациями участки, населенные весьма богатыми сообществами животных. Другая (ст. 5) — ближе к переходной зоне приемника на большей глубине (> 1 м) среди менее разнообразных макрофитов. Всего в составе сообществ этой зоны зарегистрировано 67.5% таксонов из общего списка макробеспозвоночных (313 таксонов (табл. 7.6.1)). Более богатое видами население отмечалось на мелководных участках, особенно в погруженных макрофитах — рдестах, роголистнике, элодее, же-

рушнике, несколько менее разнообразное и обильное — на ежеголовнике, стрелолисте, водяной гречихе, маннике. Тростник, рогоз, камыш имели население менее разнообразное, особенно на большей глубине.

Таблица 7.6.2. Фаунистическое сходство (% , по коэффициенту Жаккара) макробеспозвоночных зарослей макрофитов исследованных зон

Зона	I	IIa	IIб	IIв	III
I	—	48.2	53.0	49.0	35.7
IIa		—	63.8	60.0	46.4
IIб			—	75.5	46.6
IIв				—	49.5
Средний индекс сходства	46.48	54.60	59.70	58.50	44.55
Общий средний индекс			52.77		
Отклонение от общ. среднего	-6.29	+1.83	+6.93	+5.73	-8.22

Переходная зона приемника более, чем расположенные выше участки, подвержена влиянию волнобоя. Таксономическое разнообразие населения здесь было меньше, чем во фронтальной зоне — отмечено 60.8% видов от общего списка (282 таксона (табл. 7.6.1)). Однако видовое сходство между этими двумя зонами было довольно высоким — 75.5% (табл. 7.6.2). Наиболее богатое и обильное население обнаруживалось на меньших глубинах в зарослях погруженной растительности (разных видов рдестов, роголистнике) и ближе к берегу на глубине до 0.5 м в смешанных ассоциациях растений (ситняг, манник, полевица, лисохвост, стрелолист, ежеголовник, водяная гречиха). Заметно беднее население растений с плавающими листьями (кубышка, нимфея, гречиха) и рдеста блестящего, граничащих с открытой водой.

В литоральной зоне водохранилища сообщества еще больше подвержены влиянию волн. Здесь отмечается уменьшение таксономического разнообразия населения до 35.6% видов от общего списка (165 таксонов (табл. 7.6.1)). При сравнении фаунистических комплексов, населяющих заросли макрофитов в пограничных системах — зоны свободного течения реки и водохранилища — отмечаются 136 общих видов, притом, что количество встреченных в реке таксонов в 2.3 раза больше, чем в водохранилище. Это объясняется меньшим количеством местобитаний в монодоминантных зарослях тростника, рогоза и ка-

мыша, произрастающих на больших глубинах по сравнению с богатыми ассоциациями макрофитов в нижнем течении реки. В числе этих общих есть оксифильные виды (не реофильные), но в большей степени сходство обусловлено наличием видов-убииквистов, в основном личинок и имаго амфибиотических насекомых. Есть еще некоторое сходство в том, что на тростниках и на затопленных кустах ивы нарастают листостебельные мхи, которые способствуют увеличению количества биотопов. Однако мхи переката, произрастают на дне, а в водохранилище они находятся больше в поверхностных слоях воды. Населены они другими видами с доминированием сеголеток дрейссены и бокоплава гмелиноидеса. Индекс фаунистического сходства граничащих систем составлял в разные годы от 31–34 до 35.7% (в среднем 35.7% (табл. 7.6.2)).

Наиболее “оригинальные” сообщества отмечаются в пограничных системах: в зоне свободного течения реки отклонение от общей средней величины коэффициента Жаккара составило -6.29%, в водохранилище — -8.22% (табл. 7.6.2). В зонах устьевой области отклонение от среднего всегда было положительным, а наименьшая его величина зарегистрирована в переходной зоне притока устьевой области, что можно объяснить недостаточностью информации, собранной на этом участке.

Высокое фаунистическое разнообразие и выраженная пространственная неравномерность распределения многих видов макробеспозвоночных затрудняют оценку сходства состава сообществ исследованной акватории. Для решения этой задачи выполнен кластерный анализ сходства (метрика Брея-Кёртиса), а также проведена статистическая оценка полученных кластерных решений. Результаты классификации сообществ показывают, что наибольшим уровнем сходства (86%) отличаются биоценозы фитофильных беспозвоночных устьевой области, и главным образом ее фронтальной и переходной зоны приемника, обособляющиеся отдельным кластером (рис. 7.6.1). Относительно этих зон меньшим уровнем общности характеризуется переходная зона притока (мера сходства — 78%), фаунистическое богатство которой, в силу ограниченных полевых данных, не велико. Фитофильные сообщества устьевой области в большей степени сходны с биоценозами реки, чем водохранилища.

Вероятной причиной этого может выступать постоянное субсидирование устьевой области малого притока видами с верховьев реки за счет дрейфа беспозвоночных. Полученные кластерные решения надежны и высокозначимы — бутстреп-поддержка составляет 88–100%. Аналогичные результаты дает многомерное неметрическое шкалирование сообществ фитофильных животных: зоны устьевой области образуют отдельное облако описаний, в большей степени отличных от водохранилища, чем от проточного участка реки.

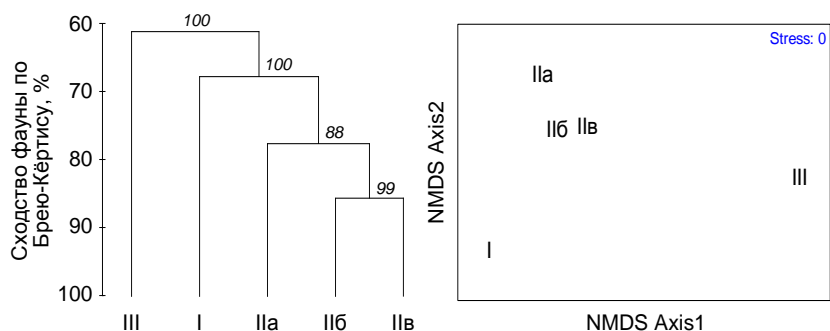


Рис. 7.6.1. Результаты кластерного анализа и многомерного неметрического шкалирования фауны зарослей макрофитов устьевой области р. Ильдь и участков граничащих водных объектов. В узлах дендрограммы представлены значения бутстреп-поддержки кластерных решений.

Таким образом, среди всех исследованных зон устьевой области реки и участков граничащих водных объектов наибольшим видовым богатством отличалась зона свободного течения реки (табл. 7.6.1). Такая картина была характерна и для числа обнаруженных видов в течение каждого вегетационного периода (рис. 7.6.2). В переходной зоне притока наблюдалось снижение числа видов, а максимальное их количество в пределах устьевой области регистрировалось во фронтальной зоне (табл. 7.6.1, рис. 7.6.2). Минимальное видовое богатство отмечалось в литорали водохранилища, испытывающей значительное влияние волнового перемешивания.

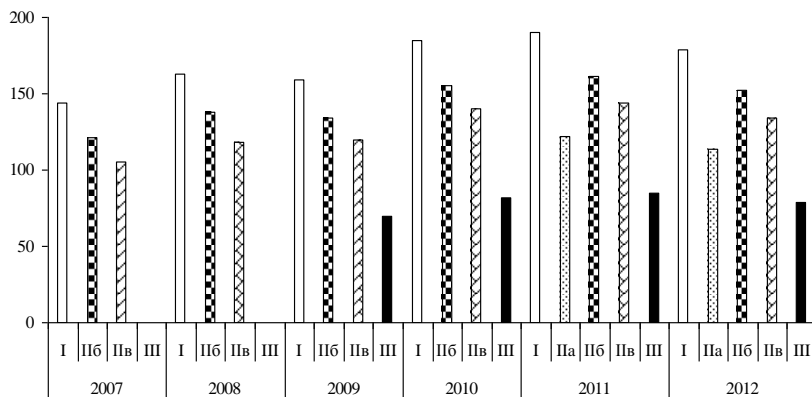


Рис. 7.6.2. Межгодовая динамика видового богатства макробеспозвоночных зарослей макрофитов в разных зонах исследованной акватории.

Необходимо отметить, что наиболее яркие межгодовые изменения видового богатства макробеспозвоночных в зарослях макрофитов выразились в его увеличении в аномально жаркий вегетационный период 2010 г., а также жаркие 2011 и 2012 гг. (рис. 7.6.3). Вероятные причины этого явления кроются в том, что если гомотопная фауна более стабильна, то видовое богатство возрастает за счет амфибиотических насекомых. В первую очередь за счет редких видов, численность которых в жаркие годы увеличивается и, как следствие, они чаще попадают в пробы. Некоторые из них даже могут переходить в группу доминантов. Так, в ранее опубликованных списках видов хирономид Рыбинского водохранилища (Шилова, 1976, 2000) многих обнаруженных таксонов нет, другие (*Dicrotendipes tritonus*, *Glyptotendipes mancinianus*, *Tanytarsus pallidicornis*) указаны как крайне редкие. Другая причина касается исследования специфических местообитаний, как, например, граница между водой и сушей или речной перекат, где присутствуют определенные специфические виды. Про исчезновение каких-либо видов сказать трудно, т.к. требуются дальнейшие наблюдения, желательно в маловодные годы.

Увеличение видового богатства было характерно для отдельных зон устьевой области и зоны свободного течения

реки (рис. 7.6.2). В литоральной зоне водохранилища каких-либо значительных изменений числа обнаруженных видов в период жарких вегетационных периодов не наблюдалось, что, очевидно, определялось влиянием такого ключевого фактора, как активное волновое воздействие.

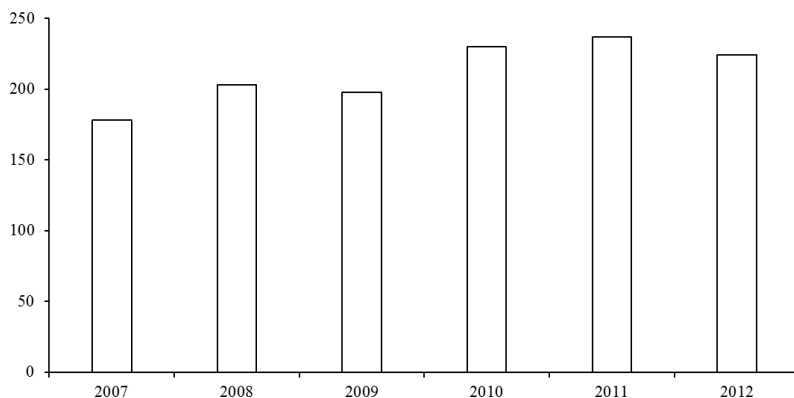


Рис. 7.6.3. Межгодовая динамика видового богатства макробеспозвоночных зарослей макрофитов исследованной акватории.

Количественные показатели развития макробеспозвоночных в зарослях макрофитов. К июлю заросли макрофитов полностью сформированы, а сообщества гидробионтов, их населяющие, достигают максимального развития в июле – августе (Мордухай-Болтовской, 1974; Жгарева, 2001). Поэтому анализ показателей количественного развития макробеспозвоночных проводили на основе данных, полученных в июле месяце каждого года исследований. Кроме того, проанализированы данные, полученные в сентябре 2007, 2008 и 2010–2012 гг. с целью описания особенностей состояния сообществ в начале осеннего сезона.

Наибольшие величины удельного числа видов в июле ежегодно регистрировались в зоне свободного течения реки (рис. 7.6.4). Основу видов в пробе составляли хирономиды подсемейств Orthocladiinae и Tanypidinae. Большинство из них встречались преимущественно на перекате (ст. 1). Из других групп более разнообразны были ручейники и поденки. Летом аномально жаркого 2010 г. и жарких 2011 и 2012 гг. разнообра-

зие увеличивалось за счет моллюсков сем. Pisidiida и мелких гастропод, личинок симулид, появления и размножения редких видов хирономид *Cricotopus* гр. *tremulus*, *Cr. algarum*, *Potastastia gaedii*, *Paramerina cingulata*, *Ablabesmyia longistyla*, *Nilotanytus dubius*, *Rheopelopia maculipennis*, *Natarsia punctata*, *Stackelbergina praeclara*, *Schineriella schineri*. За время жарких лет *Synorthocladius semivirens* стал доминирующим видом. Чаше стали встречаться хирономиды трибы *Tanytarsini* (*Cladotanytarsus* группа *mancus*, *Tanytarsus pallidicornis*, *T. medius*, преобладал *Rheotanytarsus curtistylus*). Заметно увеличивалось количество мелких видов жуков из разных семейств — Elmidae, Haliplidae, Hydraenidae, Dytiscidae и др., и клопов Corixidae. А весенне-летние стрекозы (*Aeschna grandis*, *Cordulia aenea*, *Erytroma najas*), некоторые виды симулид и веснянок встречались реже.

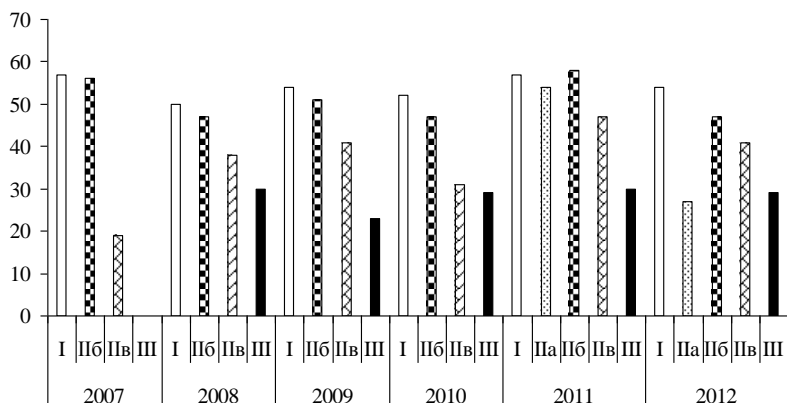


Рис. 7.6.4. Удельное число видов макробеспозвоночных в зарослях макрофитов в зонах устьевой области р. Ильдь и участков граничащих водных объектов в июле.

В пределах устьевой области реки наибольшее число видов в пробе отмечалось во фронтальной зоне, причем, после аномально жаркого 2010 г., жарким летом 2011 г. количество видов в пробе здесь было максимальным (рис. 7.6.4). Основу числа видов во фронтальной зоне составляли хирономиды подсем. Chironominae, из которых в доминирующую группу входили *Endochironomus albipennis*, *E. tendens*, *Glyptotendipes glaucus*,

Gl. manciunianus, *Gl. gripecoveni*, *Gl. varipes*, *Gl. paripes*, *Microtendipes pedellus*, *Polipedium nubiculosum*, *P. sordens* и др. Кроме того, в пробах были представлены *Ablabesmyia monilis*, *Psectrocladius psilopterus*, *Cricotopus* гр. *sylvestris*, *Corinoneura scutellata*, *C. celeripes* и др. Из моллюсков-гастропод наиболее разнообразны были лимнеиды и планорбиды. В период аномально жарких и жарких лет увеличилось количество видов жуков и клопов из разных семейств.

В переходной зоне приемника устьевой области число видов было ниже, а минимальные значения регистрировались в литоральной зоне Волжского плеса водохранилища (рис. 7.6.4). Основу числа видов в переходной зоне приемника составляли хирономиды, олигохеты и моллюски, разнообразие которых в основном было сходно с видами фронтальной зоны, а количество видов крупных жуков сем. *Dytiscidae* и клопов было меньше. В водохранилище сообщества беспозвоночных в тростниках и листовых мхах отличались от других зон обедненным составом видов. В основном здесь встречались хирономиды подсем. *Orthoclaadiinae* и трибы *Tanytarsini*. Из подсем. *Chironominae* чаще встречались виды родов *Glyptotendipes*, *Polypedium* и *Dicrotendipes*, из других гетеротопов — ручейники сем. *Leptoceridae*. Из гомотопов более разнообразны были найдида, гастроподы и пиявки. В жаркий период число видов и их состав существенно не менялся.

В переходной зоне притока после аномально жаркого 2010 г. жарким летом 2011 г. число видов в пробе достигало высокого значения, лишь незначительно отличающегося от таковых в граничащих зонах (рис. 7.6.4). Основу числа видов в это время здесь составляли хирономиды, в большей степени хирономиды и в меньшей — ортокладинины, жуки, клопы, личинки ручейников, стрекоз, олигохеты найдида, моллюски гастроподы, разнообразны были пиявки. В составе видов прослеживалось влияние речных сообществ. Например, здесь встречались некоторые поденки, доминирующие в реке — *Ephemerella ignita*, *Baetis* гр. *rhodani*, *Centroptilum luteolum*, реофильный вид *Aquarius najas*. В 2012 г. число видов в этой зоне было минимальным, вероятно из-за того, что были исследованы сообщества организмов только в тростниках и кубышке, которые не

отличались богатым населением. В это время в среднем отмечалось меньше видов моллюсков, но больше жуков, личинок ручейников семейств Phryganeidae и Limnephilidae, стрекоз *Aeschna juncea*, *Coenagrion hastulatum*, *Erythromma najas* и *Enallagma cyathigerum*. Реофильные виды почти не встречались.

В сентябре наибольшее удельное число видов также регистрировалось в зоне свободного течения реки и во фронтальной зоне устьевой области (рис. 7.6.5). В течение вегетационного периода от июня до октября идет интенсивное размножение всех групп организмов, населяющих заросли макрофитов, что увеличивает количественные показатели их развития. Возрастают разнообразие, численность и биомасса сообществ. Особенное влияние оказывает продолжительность вегетационного периода.

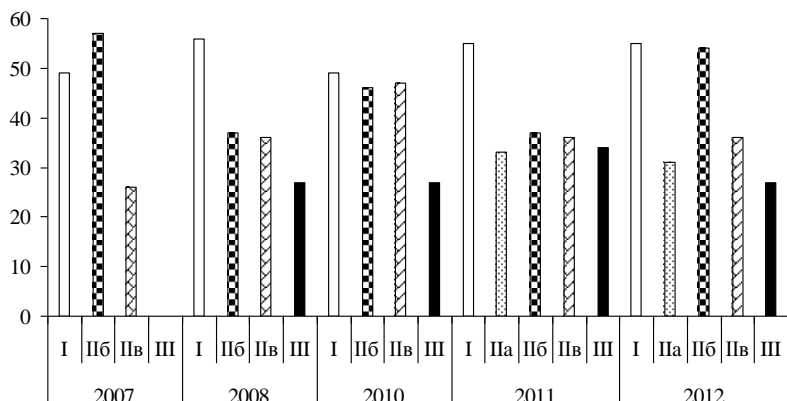


Рис. 7.6.5. Удельное число видов макробеспозвоночных в зарослях макрофитов в зонах устьевой области р. Ильдь и участков граничащих водных объектов в сентябре.

В жаркие годы увеличивается продолжительность вегетационного периода, а в это время и макрофиты еще растут, животное население продолжает их колонизировать. Особенно это касается полициклических или дициклических с растянутым летом видов, которые дают больше генераций в год при повышенной температуре. Встречаются даже моноциклические виды, которые более свойственны временным пересыхающим водоемам. Вследствие этого, при сохранении доминирующих комплексов, субдоминан-

ты и второстепенные виды могут вносить свой вклад в повышение количественных показателей сообществ литоральной зоны. Однако в сентябре 2011 г. в устьевой области удельное число видов по сравнению с июлем заметно снизилось. Причина этого кроется, видимо, в том, что при “цветении” водорослей и более интенсивном развитии нитчаток, накопление извести на рдестах (обычно густонаселенных, особенно на небольших глубинах) в жаркий период негативно влияло на содержание кислорода и состояние макрофитного субстрата. Во фронтальной и переходной зоне приемника в это время, особенно ближе к берегу на глубинах до 0.5 м, происходило интенсивное разложение водорослей, при сборе проб ощущался запах сероводорода. Вероятно, немаловажно и снижение уровня, т.к. эти процессы начались еще в августе при прогреве воды больше 25°C.

Наибольшие величины численности макробеспозвоночных в зарослях макрофитов ежегодно регистрировались в зоне свободного течения реки, а в пределах устьевой области — во фронтальной зоне (рис. 7.6.6, 7.6.7). В переходной зоне притока и в водохранилище численности беспозвоночных были минимальными. В период аномально жарких и жарких лет распределение плотности беспозвоночных оставалось прежним, но величины численности возрастали, что особенно ярко было выражено в зоне свободного течения реки.

Основу численности в зоне свободного течения реки летом и осенью составляли характерные для этого участка хирономиды (рис. 7.6.8, 7.6.9) подсемейств Tanypodinae и Orthoclaadiina, из которых более значительны были *Ablabesmyia longistyla*, *Paramerina cingulata*, *Rheocricotopus effusus*, *Synorthocladus semivirens*, поденки сем. Baetidae и *Ephemerella ignita*, интенсивно размножались симиулиды и мелкие ручейники *Brachycentrus subnubilis*, *Lasiocephala basalis*, *Sericostoma personatum*. Из моллюсков было много молодежи лимнейд и планорбид, особенно осенью. Олигохеты-найиды в большом количестве отмечались на ст. 2, но в среднем для участка свободного течения их доля незначительна. Заметно больше доля других гомотопов — гидр, пиявок (много молодежи сем. Glossiphonidae, особенно *Hemiclepsis marginata*, *Helobdella stagnalis* и *Protoclepsis tessulata*), некрупных колоний мшанок и губок.

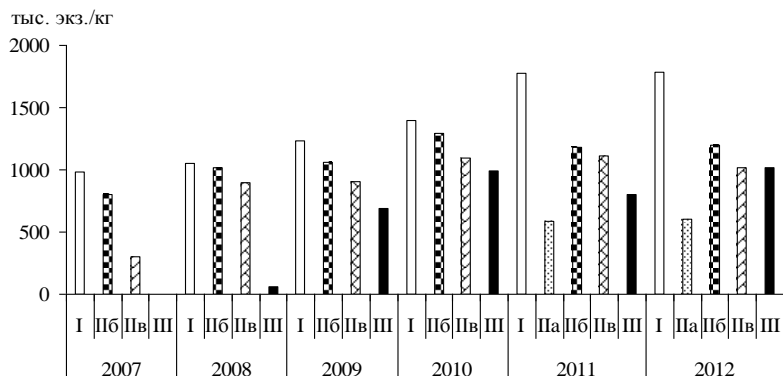


Рис. 7.6.6. Численность макробеспозвоночных в зарослях макрофитов в зонах устьевой области р. Ильдь и участков граничащих водных объектов в июле.

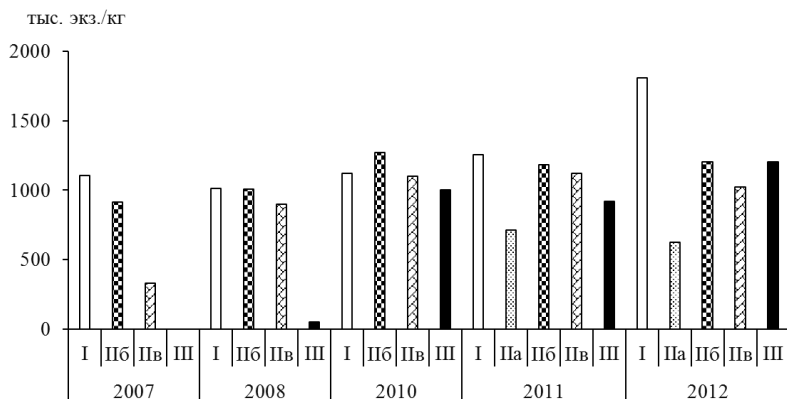


Рис. 7.6.7. Численность макробеспозвоночных в зарослях макрофитов в зонах устьевой области р. Ильдь и участков граничащих водных объектов в сентябре.

Во фронтальной зоне устьевой области в период фоновых лет (2007–2009 гг.) в июле и сентябре численность формировалась за счет размножающихся хирономид и моллюсков, было высоким количество гомотопных беспозвоночных — пиявок, гидр, молодых стадий *Gmelinoides fasciatus* (рис. 7.6.8, 7.6.9). В аномально жаркий период проходили те же самые процессы, только

с большей интенсивностью. Колебания численности в разные сроки зависят, вероятно, от большего или меньшего отхода молоди в разных группах. Аналогичные изменения прослеживаются в переходной зоне приемника и в водохранилище.

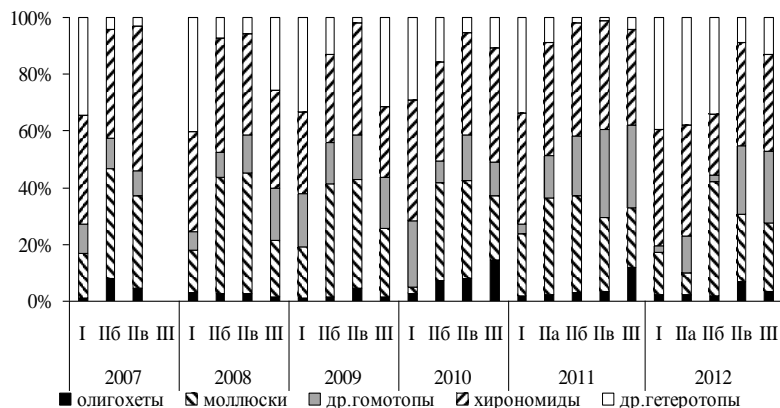


Рис. 7.6.8. Доля в общей численности таксономических групп макробеспозвоночных в зарослях макрофитов в зонах устьевой области р. Ильд и участков граничащих водных объектов в июле.

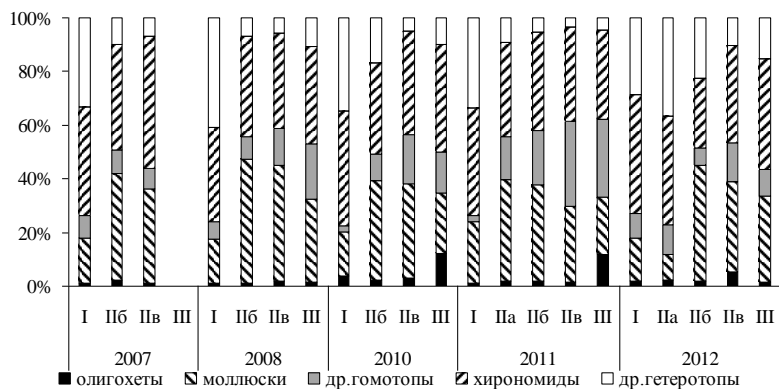


Рис. 7.6.9. Доля в общей численности таксономических групп макробеспозвоночных в зарослях макрофитов в зонах устьевой области р. Ильд и участков граничащих водных объектов в сентябре.

В переходной зоне притока в оба года наблюдений летом численности организмов в среднем были приблизительно равными. Из гомотопных организмов преобладали гидры и пиявки сем. Glossiphonidae (*Helobdella stagnalis*, *Hemiclepsis marginata*) и *Erpobdella octoculata*, доля олигохет (*Stylaria lacustris* и *Ophidonais serpentina*) была незначительна. Относительное обилие моллюсков (*Acroloxus lacustris*, *Anisus vortex*, *A. albus*, *Planorbis planorbis*, *Valvata pulchella*, *Cincinna piscinalis*, *Armiger crista*) в 2011 г. была больше, чем в 2012 г. Более многочисленными были хирономиды, в основном *Endochironomus albipennis*, *Glyptotendipes glaucus*, *Ablabesmyia monilis*, *Psectrocladius psilopterus*, *Cricotopus* гр. *sylvestris*, *Corinoneura scutellata*, из других гетеротопов — жуки, клопы-кориксиды, личинки ручейников семейств Phryganeidae, Limnephilidae и молодых стадий стрекоз — *Coenagrion hastulatum*, *Erythromma najas*, *Enallagma cyathigerum*. К осени численность немного снижалась, в основном за счет молодежи моллюсков.

Наибольшие биомассы макробеспозвоночных в июле устойчиво регистрировались во фронтальной зоне устьевой области реки, минимальные — в зоне ее свободного течения и в водохранилище (рис. 7.6.10). Основу биомассы макробеспозвоночных в зоне свободного течения реки составляли те же группы, которые доминировали и по численности (рис. 7.6.11). То же было справедливо и в отношении доли таксономических групп во фронтальной зоне устьевой области. В период аномально жаркого 2010 г. и жаркого 2011 г. биомассы здесь практически не изменились, а в 2012 г. достигали наибольшей за весь исследованный период величины (рис. 7.6.10).

В сентябре максимальной биомассой макробеспозвоночных также отличались заросли макрофитов фронтальной зоны устьевой области (рис. 7.6.12). Причем, в период аномально жаркого и жарких лет биомасса организмов здесь увеличивалась. При расчетах по группам средних показателей не всегда заметно, что количество гомотопных беспозвоночных к осени увеличивается, т.к. возрастает и количество гетеротопов. Во фронтальной зоне и переходной зоне приемника в биомассе возрастала доля мшанок *Plumatella fungosa* и *Cristatella mucedo*. Доля гомотопов в общей биомассе макробеспозвоночных во фронтальной зоне, переход-

ной зоне приемника и в водохранилище увеличивалась и за счет молоди *Gmelinoides fasciatus* (рис. 7.6.13).

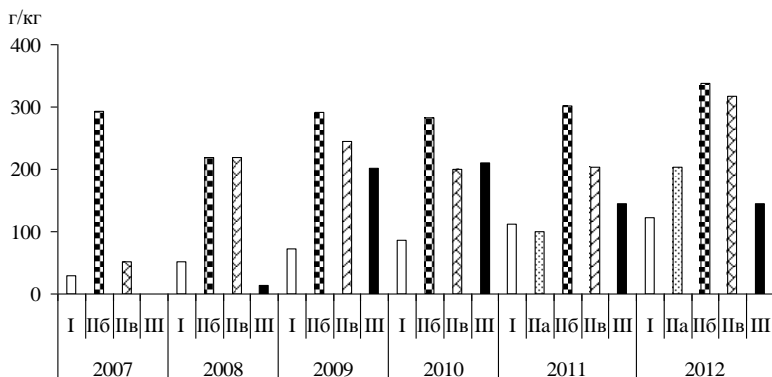


Рис. 7.6.10. Биомасса макробеспозвоночных в зарослях макрофитов в зонах устьевой области р. Ильдь и участков граничащих водных объектов в июле.

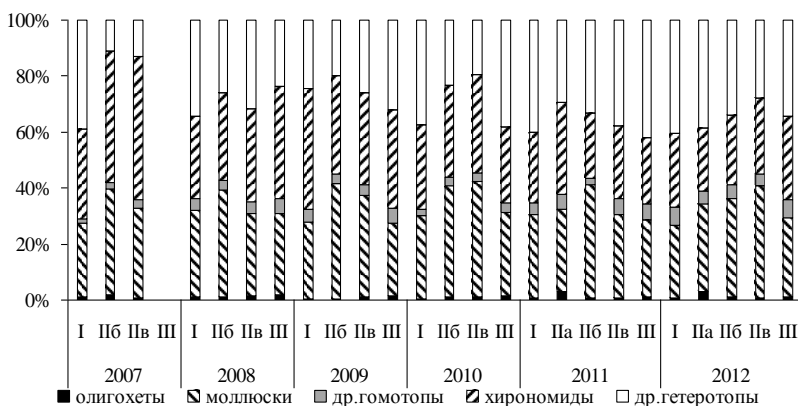


Рис. 7.6.11. Доля в общей биомассе таксономических групп макробеспозвоночных в зарослях макрофитов в зонах устьевой области р. Ильдь и участков граничащих водных объектов в июле.

Во всех исследованных зонах устьевой области и участках граничащих водных объектов в общей численности и биомассе сообществ макробеспозвоночных зарослей макрофитов была

высокой доля моллюсков. Однако если в зоне свободного течения реки и в переходной зоне притока преобладали мелкие пизидииды и разнообразные гастроподы, то во фронтальной зоне наряду с гастроподами появлялись сеголетки представителей рода *Dreissena* (рис. 7.6.14, 7.6.15).

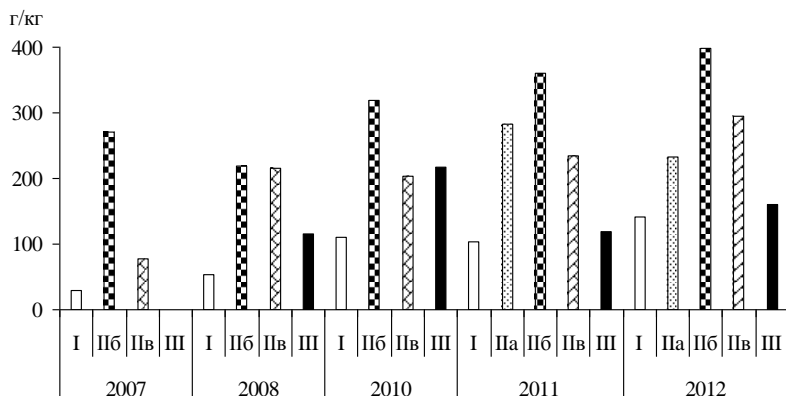


Рис. 7.6.12. Биомасса макробеспозвоночных в зарослях макрофитов в зонах устьевой области р. Ильдь и участков граничащих водных объектов в сентябре.

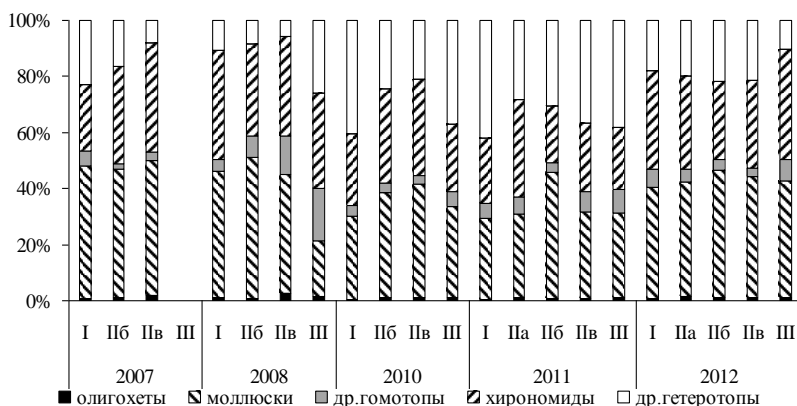


Рис. 7.6.13. Доля в общей биомассе таксономических групп макробеспозвоночных в зарослях макрофитов в зонах устьевой области р. Ильдь и участков граничащих водных объектов в сентябре.

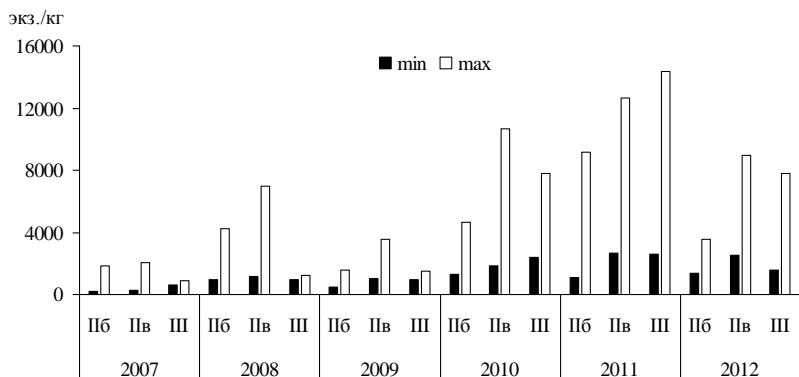


Рис. 7.6.14. Минимальная (min) и максимальная (max) численность сеголеток моллюсков рода *Dreissena* в зарослях макрофитов в устьевой области реки и в водохранилище.

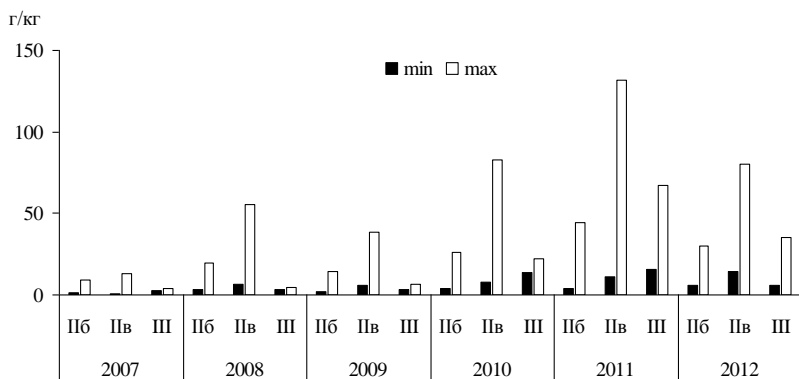


Рис. 7.6.15. Минимальная (min) и максимальная (max) биомасса сеголеток моллюсков рода *Dreissena* в зарослях макрофитов в устьевой области реки и в водохранилище.

В переходной зоне приемника устьевой области численность и биомасса сеголеток дрейссены достигали наибольших величин, особенно в листостебельных мхах. Обычно сеголетки дрейссены в зарослях макрофитов фронтальной зоны, переходной зоны приемника и в устье “эстуария” появляются в июне, куда попадают с выклинивающимися водами водохранилища. В связи с порцион-

ным нерестом дрейссены оседание велигеров на макрофиты происходит неравномерно, в результате чего в одно и то же время можно встретить малочисленные поселения очень мелких сеголеток, недавно осевших на субстрат, и скопления разноразмерных особей, уже образующих маленькие друзы.

Известно (Жирков, 2010; Прокин, Цветков, 2013), что сесильные фильтраторы — в нашем случае мшанки и дрейссена — обильно развиваются в биотопах с повышенной гидродинамикой, хорошей аэрацией, высокой концентрацией взвешенного кормового ресурса. Именно такие оптимальные условия формируются в переходной зоне приемника устьевой области реки. Кроме того, следует сказать, что *Dreissena polymorpha* является индикатором β -олиго и β -мезотрофных условий (Олексив, 1992). Поствелигеры при оседании на макрофиты попадают в благоприятную среду, т.к. во время вегетации сообщества животных, ассоциированные с зарослями, совместно создают буферную систему, которая устойчиво поддерживает β -мезотрофные условия (Жгарева, 2007).

Важно отметить, что в аномально жаркий и жаркие годы зарегистрировано увеличение численности и биомассы сеголеток дрейссены, особенно в переходной зоне приемника. Вероятно, это связано с более ранним началом нереста дрейссены и увеличением сроков вегетационного периода.

Отдельного внимания требует вопрос о дальнейшей судьбе сеголеток дрейссены, развивающихся в зарослях макрофитов литорали. Известно, что исключительно неблагоприятные условия для фауны побережья возникают при сработке уровня водохранилища в суровые малоснежные зимы, что ведет к гибели всей молодежи моллюсков на мелководьях, т.к. дрейссена не выносит сколько-нибудь длительного высыхания и промерзания (Митропольский, 1978). Данные В.П. Луферова (1963, 1965) по бентофауне и эпифауне затопленных и замерзших в период ледостава коряг и деревьев показали, что после зимовки дрейссена, не выносящая безводного существования, погибла полностью. Однако она сохранилась на глубине не менее 3–4 м при НПГ. Способны ли на эту глубину сеголетки и взрослые моллюски попадать из прибрежных участков, зарастающих макрофитами?

Мы считаем, что способны. Во-первых, сеголетки могут совершать миграции с помощью моллюсков, которых используют как субстрат для поселения. Во-вторых, при отмирании растений и опускании на дно, они сами способны к самостоятельному передвижению. Е.М. Коргиной (1982), проведена работа с целью выявления зависимости передвижения различных размерных групп *D. polymorpha* в зависимости от типа грунта и времени суток. Убедительно показано, что моллюски более активны ночью. При этом сеголетки, двигаются с помощью ноги и на песке, и на иле (максимальная средняя скорость 1.3 см/ч в дневное время и 2.1 см/ч ночью). На всех типах грунтов с увеличением размеров животных скорость их движения уменьшается как днем, так и ночью. В эксперименте, достигая твердых субстратов (камень, кирпич, дерево) моллюски переставали двигаться и прикреплялись биссусами. Способны к передвижению и сrostки дрейссен. Френцель (Frenzel, 1897 *a, b*, цит. по: Коргина, 1982) описал движение моллюсков за счет выбрасывания воды из выходного сифона и одновременного замыкания створок раковины при резком сокращении замыкательных мускулов. Он же наблюдал перемещение сrostков с наступлением зимы из мелководных участков в более глубокие места.

Заключение

Известно, что заросшая макрофитами литораль характеризуется как экотон (Андроникова, Распопов, 2008; Соловьева, 2008; Соловьева, Розенберг, 2006; Жгарева, 2007; Столбунова, 2011 и мн. др.). Результаты наших исследований показали, что в зарослях высших водных растений сообщества макробеспозвоночных имели большие значения численности и биомассы, отличались высоким видовым богатством. Однако проявление краевого эффекта в разных зонах исследованной акватории было неравномерным и определялось изменениями условий среды.

В наибольшей степени отличались сообщества участков граничащих водных объектов. Так, в зарастающих макрофитами биотопах зоны свободного течения реки условия среды — скорость течения и, как следствие, благоприятный кислородный режим — способствовали формированию высокого видового

богатства, в основном за счет специфических оксифильных видов и форм: личинок хирономид трибы *Tanytarsini*, подсемейств Orthoclaadiinae, Tanypodinae, симулид, поленок, веснянок, ручейников из разных семейств, жуков сем. Elmidae, моллюсков *Armiger crista*, *Ancylus fluviatilis* и других животных, преимущественно мелких размеров, например, клопов-кориксид. Особенностью участка свободного течения реки является то обстоятельство, что при большом таксономическом разнообразии и высокой плотности населения биоценоза представляется трудностью выделения доминантов, особенно в период массового размножения разных групп организмов.

В водохранилище сообщества беспозвоночных в тростниках и листостебельных мхах отличались от других зон обедненным составом видов, численностью и биомассой, что определялось интенсивным влиянием волнового перемешивания, характерного для преобладающих в водохранилище открытых участков литорали. Среди макробеспозвоночных преобладали личинки хирономид подсемейств Orthoclaadiinae, Chironominae (виды родов *Glyptotendipes*, *Polypedilum* и *Dicrotendipes*), ручейников сем. Leptoceridae, среди гомотопных организмов — найдида, гастроподы и пиявки.

В устьевой области реки сосредоточена и поддерживается очень богатая видами фауна фитофильных биоценозов. Одна из причин — более раннее наступление биологической весны (на 2–3 недели раньше, чем в водохранилище). Вследствие этого фитофильные биоценозы формируются достаточно быстро и сразу имеют характер постоянных водоемов. Так, например, в 2013 г. при затяжной весне снег лежал до 20 апреля, а уже в первой декаде мая при прогреве воды до 14°C наблюдался массовый лет многих групп насекомых. Особенно заметны были комары-кулициды, хирономиды *Glyptotendipes glaucus*, *Endochironomus albipennis*, трибы Tanytarsini, из ручейников — *Oligostomis reticulata*, *Triaenodes bicolor*, мелкие Hydroptilidae, стрекозы *Aeschna grandis*, *Cordulia aenea*, *Erythromma najas*, *Coenagrion hastulatum*, жуки Dytiscidae.

В устьевой области реки проявление краевого эффекта регистрировалось во фронтальной зоне. Причем относительно всех прочих участков граничащих водных объектов и зон устье-

вой области биомасса макробеспозвоночных здесь отличалась максимальными значениями за счет массового развития хирономид, моллюсков, пиявок, гидр, молодых стадий *Gmelinoides fasciatus*. В переходной зоне приемника количественные и качественные показатели сообществ макробеспозвоночных снижались, однако именно здесь формировались оптимальные условия для развития и роста сеголеток моллюсков рода *Dreissena*.

В аномально жаркие и жаркие годы наблюдалось увеличение видового богатства, численности и биомассы макробеспозвоночных, обитающих в зарослях макрофитов зоны свободного течения реки и ее устьевой области. В водохранилище изменения практически отсутствовали, т.к. ведущее влияние оказывал неблагоприятный режим волнового перемешивания.

Надо констатировать, что процесс формирования фауны зарослевых сообществ в устьевых областях притоков продолжается и в настоящее время. С 60-х гг. прошлого века происходило насыщение видами их фауны. Например, в работе С.Н. Заречной (1959) в списках ручейников всего водохранилища, в том числе и в материале из р. Ильдь, приводился 41 вид из 7 семейств. В настоящее время только в устьевой области этого водотока насчитывается 50 видов из 13 семейств. Также это заметно по видам-вселенцам, которые часто регистрируются именно в устьевых областях притоков. Так, после появления в водохранилище медузы *Craspedacusta sowerbii* и целенаправленного просмотра нефиксированного материала удалось обнаружить ее полипов (микрогидры) во фронтальной зоне устьевой области р. Ильдь в 2010 г. и в переходной зоне приемника в 2012 г. В этой же зоне в 2013 г. впервые зарегистрирован новый для нашего региона вид — *Notonecta reuteri*.

7.7. РЫБНОЕ НАСЕЛЕНИЕ

7.7.1. Прибрежные скопления молоди рыб*

Большая часть литоральной зоны Рыбинского водохранилища подвержена волнобою и практически лишена водной растительности. Основные сообщества макрофитов, выступающие в роли мест нереста и нагула молоди рыб, сосредоточены в устьевых областях притоков и в заливах. Первые исследования видового состава и распределения молоди рыб в прибрежной зоне водохранилища относятся к 50–60 гг. прошлого столетия (Захарова, 1955, 1958; Ильина, 1962, 1963, 1966, 1968). В составе рыбного населения водоема преобладают фитофилы, т.е. виды рыб, откладывающие икру на растительность. К ним относятся почти все виды карповых и щука. Сходные требования к среде молоди фитофильных видов рыб обуславливают их совместное обитание в общих группировках. Уход молоди с мест нагула на другие участки происходит только при резком ухудшении условий и не связан с наступлением определенного покатного этапа развития (Ильина, 1968). В отличие от дельты Волги, в Рыбинском водохранилище молодь разных видов нагуливается на нерестилищах все лето и отходит от берегов лишь с наступлением осеннего похолодания и падением уровня (Захарова, 1958; Ильина, 1962, 1963). Не наблюдаются и дальние перемещения в пределах мелководья, т.к. различные глубины, острова, полузатопленный кустарник, разная плотность прибрежной водной растительности создают условия экологической изоляции отдельных микробиотопов (Ильина, 1968; Стрельникова, Столбунов, 2001; Столбунов, 2007).

Формирование рыбного населения Рыбинского водохранилища. Состав рыбного населения водохранилища формировался из видов, которые обитали в водоемах зоны затопления, а также видов из других водных объектов водосбора (Рыбинское

* И. А. Столбунов

водохранилище ..., 1972). Ранее в зоне залиitia обитало 38 видов рыб. После начала заполнения (1941–1942 гг.) количество видов рыб сократилось до 27, произошло выпадение проходных видов (Васильев, 1950). В 1944–1946 гг. число видов в водохранилище увеличилось до 29, наблюдалось проникновение из оз. Белое по р. Шексне ряпушки *Coregonus albula* (L.) и озерной формы корюшки — снетка *Osmerus eperlanus* (L.) (Васильев, 1950). В 1960–70-е гг. число видов рыб возросло до 35 за счет акклиматизированных пяти видов сиговых и угря *Anguilla anguilla* L. (Ильина, 1972), которые в дальнейшем не прижились, за исключением пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) и угря. В 1994 г. в составе рыбного населения Рыбинского водохранилища появился вид-вселенец — черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* (Nordmann). В настоящее время тюлька стала одним из доминирующих по численности в пелагиали водохранилища видом (Слынько, Кияшко, 2012). К концу 1990-х гг. численность популяции снетка в водохранилище резко сократилась, его статус определен как редкий (Слынько, Кияшко, 2012). В 2002 г. состав рыбного населения пополнился новым видом-вселенцем — понто-каспийским бычком-цуциком *Proterhinus marmoratus* (Pall.), в дальнейшем успешно натурализовавшимся (Слынько, 2008). В 2007 г. в Волжском плесе водохранилища в пищевом комке налима был обнаружен и определен по краниометрическим признакам бычок-кругляк *Neogobius melanostomus* (Pall.) (Иванова, Касьянов, 2011), а в июне 2010 г. в приплотинном участке Главного (Центрального) плеса была встречена половозрелая самка бычка-кругляка (Столбунов и др., 2013). Наличие зрелых половых продуктов может свидетельствовать о возможности успешной акклиматизации этого вида в Рыбинском водохранилище. В настоящее время в водохранилище и его притоках по данным разных авторов обитает от 34 (Яковлев и др., 2001) до 36 (Терещенко, Стрельников, 1997) видов рыб.

Условия и темпы воспроизводства отдельных видов рыб изменялись в несколько этапов. Первый этап (1941–1947 гг.), связанный с появлением обширных мелководий с залитой растительностью и затопленными лесами, характеризовался изобилием нерестилищ и кормовой базы, а также вспышкой фитофильных видов рыб (Васильев, 1950; Остроумов, 1955). На вто-

ром этапе (1948–1959 гг.) в результате размыва литорали площадь нерестилищ фитофильных видов сократилась. В прибрежье водохранилища встречалась молодь 22 видов из 7 семейств рыб (Столбунов, 2012). С 1960 г. начался третий этап, характеризующийся дальнейшим сокращением нерестовых площадей в результате разрушения затопленных лесов (Гордеев, 1971). Видовой состав скоплений молоди рыб в прибрежье снизился до 19 видов из 7 семейств (Столбунов, 2012).

Период 1970–80-х гг., названный “дестабилизацией”, рассматривается как четвертый этап формирования ихтиофауны водохранилища (Терещенко, Стрельников, 1997). Видовой состав скоплений молоди рыб в мелководной зоне сократился до 17 видов (Столбунов, 2012). В связи с аномально жарким летом 1972–1973 гг. в прибрежных обловах не встречалась молодь ряпушки и налима, отмечена массовая гибель снетка (Терещенко, Стрельников, 1997).

В 1990-е гг. видовой состав прибрежных скоплений молоди рыб увеличился до 19 видов из 6 семейств (Столбунов, 2012). В маловодный 1996 г. фактически отсутствовал паводок, наблюдался низкий уровень воды в водохранилище. Для ранне-нерестующих видов (щуки, синца и язя) условия маловодного 1996 г. были крайне неблагоприятными, и пополнение этих видов было малочисленным. Более успешно отнерестились рыбы с поздним нерестом: лещ, густера и уклейка (Столбунов, 2007).

В начале XXI-го века (2000–2014 гг.) видовой состав прибрежных скоплений молоди рыб заметно увеличился. В уловах выявлено 29 видов из 11 семейств (Столбунов, 2012; Столбунов, Герасимов, 2014). Эти виды относятся к 5 фаунистическим комплексам, выделенным Г.В. Никольским (1980): арктический пресноводный, бореально-равнинный, пресноводный амфибореальный, понтический пресноводный и понтический морской.

Наиболее распространенной в составе прибрежных группировок рыб в мелководной зоне Рыбинского водохранилища являлась молодь плотвы, окуня, густеры, уклейки, леща, щуки и язя, редко присутствовали молодь ерша, жереха, обыкновенного подкаменщика, ряпушки и черноморско-каспийской тюльки. В настоящее время состав доминирующих видов молоди рыб в мелководной зоне Рыбинского водохранилища, по сравнению с

предыдущими годами, фактически не изменился. По-прежнему по численности преобладают виды бореально-равнинного (плотва, окунь) и понтического пресноводного (густера, лещ) фаунистических комплексов (Столбунов, 2012).

Особенности распределения молоди рыб в притоках Рыбинского водохранилища. В речных условиях видовое разнообразие и плотность скоплений молоди рыб зависит от комплекса абиотических и биотических факторов. Особое значение имеют гидрологические параметры конкретного водотока (морфометрические характеристики бассейна и русла реки, водный баланс и режим и др.), а также обилие и структурные характеристики микроместообитаний рыб, что определяет их внутри- и межвидовые взаимоотношения, отражается на росте и развитии молоди (Зиновьев и др., 1997; Стрельникова, Столбунов, 2001; Столбунов, 2003, 2006; Wood, Bain, 1995; Garner, 1997; Lightfoot, Jones, 1997; Magoulick, Wilzbach, 1997; Cantu, Winemiller, 1997 и мн. др.). В устьевых областях притоков водохранилища происходит нерест, нагул и зимовка рыб.

Для анализа особенностей распределения молоди рыб проведено исследование в устьевых областях 20-ти притоков Рыбинского водохранилища в летний период (июль-август) 1996–1999 и 2008–2014 гг. Расположение станций отбора проб молоди рыб представлено на рис. 7.7.1. Гидрологическая характеристика притоков приведена в табл. 7.7.1.

Молодь рыб отлавливали 5-ти метровой волокушей из капроновой дели с размером ячеи 4 мм. Определение видовой принадлежности проводили по руководству А.Ф. Коблицкой (1981). Численность молоди рыб рассчитывали на 1 м² с учетом площади облова и количества притонений.

При рассмотрении динамики видового разнообразия скоплений молоди рыб анализировали изменение числа видов молоди рыб и перераспределение их долей. Для количественного описания видовой структуры прибрежных группировок молоди рыб использовали следующие показатели: 1) индекс биологического разнообразия (энтропия), основанный на функции Шеннона (Pielou, 1977); 2) показатель сложности: $H_m = \log_2 S$, где S — число видов (Антомонов, 1977; Песенко, 1982); 3) индекс относительной организации Ферстера: $R = 1 - H/H_m$ (Песенко, 1982).

дохранилища в летний период (июль) в разные годы приведена в табл. 7.7.3.

Таблица 7.7.1. Характеристика исследованных притоков Рыбинского водохранилища

№	Река	Длина реки, км	Площадь бассейна, км ²	Средний расход, м ³ /с
1	Юхоть	75	1700	11.1
2	Ухра	130	1590	15.6
3	Кештома	48	201	1.1
4	Согожа	129	2900	23.0
5	Сога	64	579	4.3
6	Конгора	39	238	—
7	Маткома	48	324	2.9
8	Оченино	—	—	—
9	Мякса	24	75	—
10	Шексна	139	19000	172.0
11	Суда	184	13500	134.0
12	Молога	456	29700	172.0
13	Кесьма	83	618	4.4
14	Ламь	57	215	1.3
15	Себла	60	312	2.0
16	Редьма	—	—	—
17	Сить	159	1900	13.2
18	Чеснава	37	256	1.9
19	Латка	18.8	35	—
20	Сутка	81	609	4.1

Примечание. Прочерком обозначено отсутствие данных.

За период наблюдений наиболее высокое видовое разнообразие отмечено в прибрежных группировках молоди рыб устьевых областей рек Суда, Себла и Согожа, наименьшее — рек Кештома и Кесьма (рис. 7.7.2).

Выявлена достоверная положительная корреляционная зависимость между числом видов в прибрежных группировках молоди рыб устьевых областей притоков и площади речного бассейна, а также среднего расхода (объема стока) притоков (табл. 7.7.4).

Таблица 7.7.2. Список видов молоди рыб в устьевых областях притоков Рыбинского водохранилища

№	Виды	Реки*
I. Семейство Балиторовые (Balitoridae)		
1	усатый голец <i>Barbatula barbatula</i> (L.)	14
II. Семейство Сельдевые (Clupeidae)		
2	черноморско-каспийская тюлька <i>Clupeonella cultriventris</i> (Nordmann)	18
III. Семейство Вьюновые (Cobitidae)		
3	обыкновенная щиповка <i>Cobitis taenia</i> L.	4, 5, 7, 8–10, 13, 15, 17, 19, 20
IV. Семейство Керчаковые (Cottidae)		
4	обыкновенный подкаменщик <i>Cottus gobio</i> L.	3, 13, 14
V. Семейство Карповые (Cyprinidae)		
5	синец <i>Abramis ballerus</i> (L.)	9, 11, 14, 20
6	лещ <i>Abramis brama</i> (L.)	1, 2, 4–20
7	уклейка <i>Alburnus alburnus</i> (L.)	1–20
8	обыкновенный жерех <i>Aspius aspius</i> (L.)	10, 14–17, 20
9	густера <i>Blicca bjoerkna</i> (L.)	1–20
10	серебряный карась <i>Carassius auratus</i> (L.)	7, 17–20
11	пескарь <i>Gobio gobio</i> (L.)	7, 10, 11, 13
12	голавль <i>Leuciscus cephalus</i> (L.)	2, 7–9, 11, 12, 15–18, 20
13	язь <i>Leuciscus idus</i> (L.)	1, 2, 4–7, 9, 10, 12–18, 20
14	обыкновенный елец <i>Leuciscus leuciscus</i> (L.)	4, 9–12, 15–17, 19, 20
15	обыкновенный гольян <i>Phoxinus phoxinus</i> (L.)	6, 12–14
16	плотва <i>Rutilus rutilus</i> (L.)	1–20
17	краснопёрка <i>Scardinius erythrophthalmus</i> (L.)	12, 20
18	лινь <i>Tinca tinca</i> (L.)	2, 18, 20
VI. Семейство Щуковые (Esocidae)		
19	обыкновенная щука <i>Esox lucius</i> L.	1–20
VII. Семейство Тресковые (Gadidae)		
20	налим <i>Lota lota</i> (L.)	2, 10, 19
VIII. Семейство Бычковые (Gobiidae)		
21	бычок-цуцик <i>Proterhinus marmoratus</i> (Pall.)	1–3, 5–7, 13, 19, 20
IX. Семейство Окуневые (Percidae)		
22	обыкновенный ерш <i>Gymnocephalus cernuus</i> (L.)	1, 7–10, 14, 16, 20
23	речной окунь <i>Perca fluviatilis</i> L.	1–20
24	обыкновенный судак <i>Sander lucioperca</i> (L.)	7, 8
X. Семейство Сомовые (Siluridae)		
25	обыкновенный сом <i>Silurus glanis</i> L.	6

Примечание. * 1 — р. Юхоть, 2 — р. Ухра, 3 — р. Кештома, 4 — р. Согожа, 5 — р. Сога, 6 — р. Конгора, 7 — р. Маткома, 8 — р. Оченино, 9 — р. Мякса, 10 — р. Шексна, 11 — р. Суда, 12 — р. Молога, 13 — р. Кесьма, 14 — р. Ламь, 15 — р. Себла, 16 — р. Редьма, 17 — р. Сить, 18 — р. Чеснава, 19 — р. Латка, 20 — р. Сутка.

Таблица 7.7.3. Характеристика видовой структуры прибрежных скоплений молоди рыб в устьевых областях притоков Рыбинского водохранилища в летний период (июль) в разные годы

Год	<i>S</i>	<i>Hm</i>	<i>H</i>	<i>R</i>
Юхоть				
2009	5	2.3	0.6	0.8
2010	4	2.0	1.7	0.1
2011	3	1.6	1.0	0.4
2012	3	1.6	0.3	0.8
2013	3	1.6	0.2	0.9
2014	3	1.6	1.2	0.3
Ухра				
2009	6	2.6	2.3	0.1
2010	4	2.0	0.9	0.6
2011	2	1.0	0	1.0
2012	2	1.0	0.3	0.7
2013	4	2.0	1.5	0.3
2014	4	2.0	1.2	0.4
Кештома				
2009	6	2.6	1.1	0.6
2010	2	1.0	0.3	0.7
2011	2	1.0	0.2	0.8
2012	2	1.0	0.7	0.3
2013	2	1.0	0.6	0.4
2014	1	0	0	1.0
Согожа				
2009	8	3.0	2.1	0.3
2010	7	2.8	1.5	0.4
2011	6	2.6	2.4	0.1
2012	7	2.8	2.2	0.2
2013	5	2.3	2.1	0.1
2014	5	2.3	0.6	0.7
Сога				
2009	7	2.8	2.4	0.1
2010	6	2.6	2.0	0.2
2011	3	1.6	1.0	0.4
2012	3	1.6	1.3	0.1
2013	7	2.8	2.4	0.2
2014	2	1.0	0.1	0.9
Конгора				
2009	7	2.8	2.2	0.2
2010	2	1.0	0.7	0.3
2011	1	0	0	1.0
2012	3	1.6	1.0	0.4
2013	3	1.6	0.5	0.7
Год	<i>S</i>	<i>Hm</i>	<i>H</i>	<i>R</i>
2014	3	1.6	0.4	0.7
Маткома				
2009	11	3.5	2.0	0.4
2010	6	2.6	2.4	0.1
2011	3	1.6	0.5	0.7
2012	4	2.0	1.7	0.2
2013	5	2.3	1.8	0.2
2014	4	2.0	1.7	0.2
Оченино				
2009	6	2.6	1.8	0.3
2010	7	2.8	2.4	0.2
2011	7	2.8	1.7	0.4
2012	4	2.0	0.3	0.9
2013	6	2.6	2.1	0.2
2014	5	2.3	1.8	0.2
Мякса				
2009	4	2.0	1.8	0.1
2010	6	2.6	1.0	0.6
2011	4	2.0	0.8	0.6
2012	6	2.6	1.9	0.4
2013	5	2.3	1.8	0.2
2014	5	2.3	1.3	0.3
Шексна				
2009	9	3.2	2.5	0.2
2010	4	2.0	1.2	0.4
2011	5	2.3	1.5	0.4
2012	4	2.0	0.6	0.7
2013	6	2.6	1.8	0.3
2014	5	2.3	1.8	0.2
Суда				
2009	9	3.2	2.4	0.2
2010	8	3.0	2.0	0.3
2011	7	2.8	2.0	0.3
2012	9	3.2	2.4	0.2
2013	7	2.8	2.2	0.2
2014	10	3.3	2.9	0.2
Молога				
2009	6	2.6	2.1	0.2
2010	7	2.8	1.5	0.4
2011	4	2.0	1.2	0.4
2012	3	1.6	0.6	0.6

Таблица 7.7.3. (продолжение)

Год	<i>S</i>	<i>Hm</i>	<i>H</i>	<i>R</i>
2013	11	3.5	1.4	0.6
2014	10	3.3	2.5	0.2
Кесьма				
2009	6	2.6	1.6	0.4
2010	3	1.6	0.5	0.7
2011	5	2.3	0.3	0.9
2012	4	2.0	1.2	0.4
2013	1	0	0	1.0
2014	1	0	0	1.0
Ламь				
2009	7	2.8	1.5	0.4
2010	6	2.6	1.4	0.5
2011	3	1.6	0.3	0.8
2012	4	2.0	1.4	0.3
2013	7	2.8	1.7	0.4
2014	7	2.8	1.7	0.4
Сёбла				
2009	6	2.6	2.2	0.1
2010	5	2.3	2.1	0.1
2011	4	2.0	1.5	0.2
2012	6	2.6	2.1	0.2
2013	7	2.8	2.1	0.3
2014	5	2.3	1.5	0.3
Редьма				
2009	4	2.0	0.9	0.6
2010	7	2.8	2.2	0.2

Год	<i>S</i>	<i>Hm</i>	<i>H</i>	<i>R</i>
2011	5	2.3	1.3	0.4
2012	4	2.0	1.6	0.2
2013	6	2.6	1.2	0.5
2014	4	2.0	0.6	0.7
Сить				
2009	4	2.0	1.1	0.5
2010	6	2.6	1.6	0.4
2011	4	2.0	1.6	0.2
2012	8	3.0	2.4	0.2
2013	6	2.6	1.4	0.5
2014	6	2.6	0.9	0.7
Чеснава				
2009	8	3.0	2.2	0.3
2010	5	2.3	1.7	0.3
2011	3	1.6	1.2	0.3
2012	3	1.6	0.4	0.7
2013	2	1.0	0.2	0.8
2014	4	2.0	0.8	0.6
Латка				
2009	7	2.8	1.9	0.3
2010	6	2.6	1.3	0.5
2011	4	2.0	1.5	0.3
2012	2	1.0	0.2	0.8
2013	3	1.6	0.6	0.6
2014	6	2.6	1.8	0.3

Примечание. Здесь и далее *S* — число видов, *Hm* — показатель сложности, *H* — индекс Шеннона, *R* — индекс Ферстера.

Наблюдается положительная корреляция между индексом видового разнообразия молоди рыб устьевых областей и гидрологическими параметрами водотоков, однако значения коэффициентов не достоверны (табл. 7.7.4). Уровень доминирования (индекс Ферстера) отдельных видов в устьевых скоплениях молоди рыб и сравниваемые гидрологические характеристики притоков отрицательно взаимосвязаны (табл. 7.7.4).

В среднем за период наблюдений (июль – август, 2009–2014 гг.) наибольшие значения индекса видового разнообразия наблюдались в скоплениях молоди рыб открытой литорали водохранилища (табл. 7.7.5). Часто встречаемыми видами в открытом мелководье являлась молодь плотвы, окуня, леща, язя, густеры,

уклейки, язя и головля. Реже наблюдалась молодь щуки, ерша, жереха, бычка-цуцика, судака и щиповки. Наиболее редко в открытом побережье водохранилища встречалась молодь налима, пескаря, серебряного карася, синца, ряпушки, тюльки и сома. В августе 2014 г. в открытом песчаном мелководье Весьегонского расширения Моложского плеса водохранилища была отмечена молодь обыкновенного подуста *Chondrostoma nasus* (L.), которая последний раз регистрировалась в прибрежных мальковых обловах в 60-х гг. прошлого столетия (Столбунов, 2012).

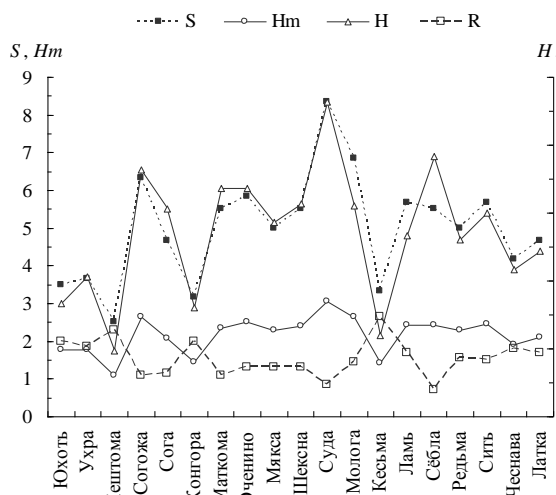


Рис. 7.7.2. Средние значения показателей видовой структуры скопления молоди рыб в устьевых областях притоков Рыбинского водохранилища за летний период (июль) 2009–2014 гг. *S* — число видов, *Hm* — показатель сложности, *H* — индекс Шеннона, *R* — индекс Ферстера.

Таблица 7.7.4. Корреляционная зависимость показателей видовой структуры группировок молоди рыб в побережье устьевых областей и гидрологических параметров притоков

Гидрологические параметры притоков	Показатели видовой структуры			
	<i>S</i>	<i>Hm</i>	<i>H</i>	<i>R</i>
Длина реки, км	0.53	0.45	0.29	-0.16
Площадь речного бассейна, км ²	0.55*	0.48	0.35	-0.24
Средний расход, м ³ /с	0.60*	0.52	0.43	-0.30

* — различия достоверны ($P < 0.05$).

В закрытой литорали водохранилища видовое разнообразие молоди рыб было ниже, чем в устьевых областях притоков и открытом мелководье водохранилища (табл. 7.7.5). Чаще всего в составе прибрежных группировок молоди в закрытой литорали водохранилища наблюдалась молодь плотвы, густеры, окуня, леща, щуки, уклейки и язя. Частота встречаемости этих видов в прибрежье составляла 30–90%. Реже в составе прибрежных группировок рыб была отмечена молодь бычка-цуцика, ельца и серебряного карася (встречаемость < 10%).

Таблица 7.7.5. Видовая структура скоплений молоди рыб в литоральной зоне разного типа Рыбинского водохранилища и устьевых областях его притоков (июль – август, 2009–2014 гг.)

Биотоп	$M \pm \sigma$			
	S	Hm	H	R
Открытая литораль	4.8±2.0	2.11±0.70	1.44±0.60	0.3±0.2
Закрытая литораль	4.3±1.0	2.06±0.30	1.31±0.60	0.4±0.3
Устьевые области	5.0±2.2	2.16±0.70	1.35±0.70	0.4±0.3

M — среднее значение, σ — стандартное отклонение.

Распределение молоди рыб в прибрежье устьевой области р. Сутка и участков граничащих систем. Наиболее подробные исследования видового состава, плотности скоплений и особенностей распределения молоди рыб в зоне свободного течения, переходной зоне притока, фронтальной зоне, переходной зоне приемника и в районе устьевового створа (устья “эстуария”) проведены на р. Сутка (напомним, что последние два участка общие для двух рек: Сутка и Ильдъ, см. главы 1 и 3).

Русло реки извилистое, с четко выраженным меандрированием в зоне незарегулированного естественного режима, зона подпора при НПУ ~ 25 км. Глубина русла от 1.5 до 6.0 м. Берега разновысотные, умеренно крутые, местами обрывистые. Пойменные и надпойменные террасы слабо выражены. Средняя ширина долины реки ~ 1 км. От истока к устью реки наблюдаются закономерные, согласно теории речного континуума (Vannote et al., 1980), изменения морфогидрологических параметров: возрастают ширина и глубина русла, снижается скорость течения.

В прибрежье хорошо развивается водная растительность. В зоне свободного течения реки наблюдаются ассоциации кубышки желтой, рдеста плавающего и стрелолиста обыкновенного. В затишных участках встречается хвощ приречный. По берегам — осока острая, двукисточник, тростник. В зоне подпора преобладают рдесты, поручейник широколистный, омежник водный, вдоль берега — тростник обыкновенный, сусак зонтичный и камыш озерный.

Список видов молоди рыб в разных зонах изученной акватории за период исследований практически не изменялся. В уловах встречалась молодь 18 видов рыб, относящихся к 6 семействам: щуковые, карповые, вьюновые, керчаковые, бычковые, окуновые. Наиболее разнообразно было представлено семейство карповых рыб — 12 видов, остальные семейства рыб были представлены отдельными видами (табл. 7.7.6).

Наиболее распространенной в составе прибрежных группировок рыб являлась молодь плотвы, уклейки, леща, густеры, окуня и щуки. Наиболее редко в прибрежных биотопах встречалась молодь линя, обыкновенного подкаменщика, серебряного карася и красноперки.

Состав и обилие прибрежных скоплений молоди рыб в р. Сутка имели неоднородный характер, обусловленный гетерогенностью условий: высоким биотопическим разнообразием, особенностями гидродинамического режима, разной кормовой обеспеченностью и др. Видовое разнообразие молоди рыб по профилю увеличивалось от зоны свободного течения реки к устью “эстуария”. Для верховья реки характерны высокие показатели доминирования и низкое видовое разнообразие молоди рыб, обычно 2–3 вида, один из которых являлся преобладающим. По мере приближения к зоне выклинивания вод водохранилища видовое разнообразие молоди возрастало и в устьевой области достигало наибольших величин, как правило, от 7 до 11 видов. В полноводные годы видовое разнообразие молоди рыб в реке возрастало.

В граничащих с устьевой областью реки защищенных мелководьях водохранилища встречалась молодь 8–15 видов рыб, в открытой литорали — 4–10 видов.

Таблица 7.7.6. Список видов молоди рыб в р. Сутка в разные годы

№	Вид	Год					
		1996	1997	1998	1999	2008	2014
I. Семейство Карповые							
1	синец	—	+	+	+	+	+
2	лещ	+	+	+	+	+	+
3	уклейка	+	+	+	+	+	+
4	густера	+	+	+	+	+	+
5	серебряный карась	—	—	—	—	—	+
6	пескарь	—	—	—	+	+	+
7	голавль	—	—	+	—	+	+
8	язь	—	+	+	+	+	+
9	обыкновенный елец	—	+	+	+	+	+
10	плотва	+	+	+	+	+	+
11	краснопёрка	—	—	—	—	—	+
12	линь	+	—	—	—	—	+
II. Семейство Вьюновые							
13	обыкновенная щиповка	—	—	+	+	+	+
III. Семейство Керчаковые							
14	обыкновенный подкаменщик	—	—	—	—	+	+
IV. Семейство Щуковые							
15	обыкновенная щука	+	+	+	+	+	+
V. Семейство Бычковые							
16	бычок-цуцик	—	—	—	—	+	+
VI. Семейство Окуневые							
17	обыкновенный ерш	—	—	—	—	—	+
18	речной окунь	+	+	+	+	+	+
Всего:		7	9	11	11	14	18

Примечание. “+” — наличие вида; “—” — отсутствие вида.

Исследование динамики видового разнообразия в группировках молоди рыб в различных биотопах реки показало, что на протяжении летне-осеннего периода (июнь – сентябрь) происходило изменение числа видов рыб и перераспределение их долей в составе скоплений. Отмечено увеличение показателя видового разнообразия, которое было связано с увеличением числа видов в скоплениях молоди рыб. При этом отмечались высокие значения показателя Ферстера, которые свидетельствуют о вы-

соком уровне доминирования отдельных видов в прибрежных группировках молоди (рис. 7.7.3).

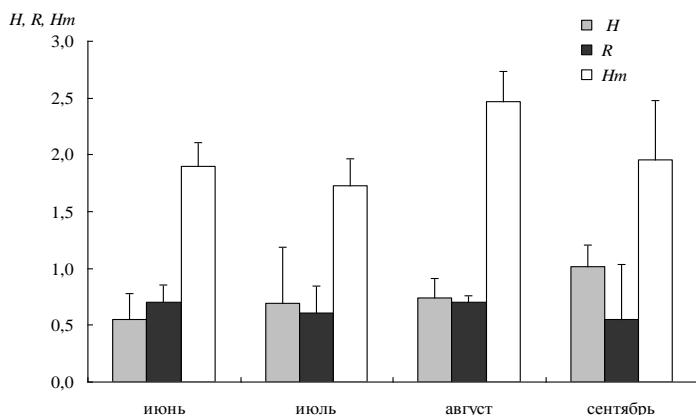


Рис. 7.7.3. Показатели видовой структуры группировок молоди рыб в устьевой области р. Сутка (1996–1999, 2008, 2014 гг.). H — индекс видового разнообразия Шеннона, R — индекс относительной организации Ферстера, Hm — показатель сложности. Планками погрешности отмечены стандартные отклонения средних значений индексов.

В прибрежных группировках молоди рыб в открытой литорали водохранилища в летне-осенний период наблюдений отмечено увеличение индекса видового разнообразия и уменьшение показателя относительной организации (индекса Ферстера), что свидетельствует о снижении степени доминирования в скоплениях рыб. В результате этого относительные вклады различных видов молоди рыб в общую численность скопления выравниваются (Столбунов, 2007). В составе прибрежных группировок молоди рыб в защищенной литорали водохранилища наблюдались аналогичные изменения: увеличение показателя видового разнообразия, обусловленное снижением степени доминирования отдельных видов рыб в скоплениях (Столбунов, 2007).

В зависимости от гидроклиматических условий года и величины уровня подпора Рыбинского водохранилища доминирующий комплекс видов в прибрежных скоплениях молоди рыб изменялся. В маловодные годы (1996, 2014 гг.) во всех зонах реки преобладала молодь плотвы, преимущественно встречающая-

яся в тех местах обитания, где не отмечалась молодь густеры, уклейки и щуки, о чем свидетельствует отрицательный коэффициент корреляции между долями молоди этих видов в составе скоплений рыб (табл. 7.7.7).

Таблица 7.7.7. Коэффициенты корреляции между долями (%) отдельных массовых видов в составе скоплений молоди рыб в прибрежье р. Сутка в маловодные (а) и многоводные (б) годы

(а)

Вид	Плотва	Лещ	Густера	Уклейка	Щука
Плотва	1	-0.5	-0.8*	-0.7*	-0.9*
Лещ		1	0.1	0.3	0.3
Густера			1	0.2	0.5
Уклейка				1	0.9*
Щука					1

(б)

Вид	Плотва	Лещ	Густера	Уклейка	Язь	Окунь	Щука
Плотва	1	0.5	0.6	-0.8*	-0.2	-0.3	0.5
Лещ		1	0.1	-0.5	-0.3	-0.2	0.4
Густера			1	-0.5	-0.1	-0.2	0.1
Уклейка				1	-0.3	-0.4	-0.5
Язь					1	0.7*	0.3
Окунь						1	-0.1
Щука							1

Примечание. * — различия достоверны ($P < 0.05$).

В многоводные годы (1997–1999, 2008) в верховьях реки в скоплениях молоди преобладала уклейка, в устьевой области — плотва и окунь. Отмечена отрицательная связь встречаемости уклейки с плотвой ($r = -0.8$; $P < 0.05$) и достоверная положительная корреляция между величинами соответствующих показателей у молоди окуня и язя ($r = 0.7$; $P < 0.05$) (табл. 7.7.7).

В течение летних месяцев (июнь – июль) средняя численность молоди рыб в верхнем незарегулированном участке свободного течения реки была низкой — 0.6 экз./м². В прибрежье

устьевой области реки численность молоди рыб возрастала до 4.0 экз./м². В прилегающей к устьевой области реки защищенной литорали Волжского плеса водохранилища численность молоди составляла 3.5 экз./м², в открытой литорали — 3.3 экз./м².

В период с начала августа до конца сентября средняя плотность прибрежных скоплений молоди рыб в разных участках течения реки снизилась: в верховьях реки — 0.5 экз./м², в устьевой области — 2.6 экз./м². В защищенной литорали Волжского плеса водохранилища средняя численность молоди рыб составляла 3.3 экз./м², в открытой литорали — 2.1 экз./м².

В целом отмечена положительная корреляционная связь между плотностью скоплений молоди рыб и количественными показателями зоопланктона в прибрежье реки. Коэффициент корреляции между численностью, биомассой зоопланктона и численностью молоди рыб в речных биотопах составил 0.7 и 0.9 ($P < 0.05$) соответственно. В период наблюдений наибольшие количественные показатели зоопланктона и молоди рыб были отмечены в устьевой области (переходной зоне приемника), а также в устье “эстуария” (рис. 7.7.4).

Несмотря на высокие значения биомассы зоопланктона в устье “эстуария” р. Сутка (рис. 7.7.4), ростовые показатели молоди рыб здесь были ниже, чем у молоди в биотопах, расположенных выше — в устьевой области реки: фронтальной зоне, а также переходной зоне приемника (табл. 7.7.8). Вероятно, это может быть связано с тем, что отдельные участки прибрежья устья “эстуария” р. Сутка характеризуются высокой степенью зарастаемости прибрежно-водной растительностью. Как известно, для молоди рыб доступность пищи (зоопланктона) в условиях хорошо развитых зарослей макрофитов затруднена (Герасимов, 1983), что сказывается на эффективности питания и ростовых показателях рыб. Кроме этого, одной из причин может быть кормовая база молоди рыб, т.к. подробные исследования зоопланктона в устьевых областях рек Сутка (Крылов, 2005) и Ильдь (Болотов и др., 2010, 2011, 2012 *а, б*; Крылов и др., 2008, 2010; Столбунова, 2011) показали, что наибольшее развитие сообществ в русловых участках, а также среди зарослей макрофитов характерно для фронтальной зоны и переходной зоны приемника устьевой области.

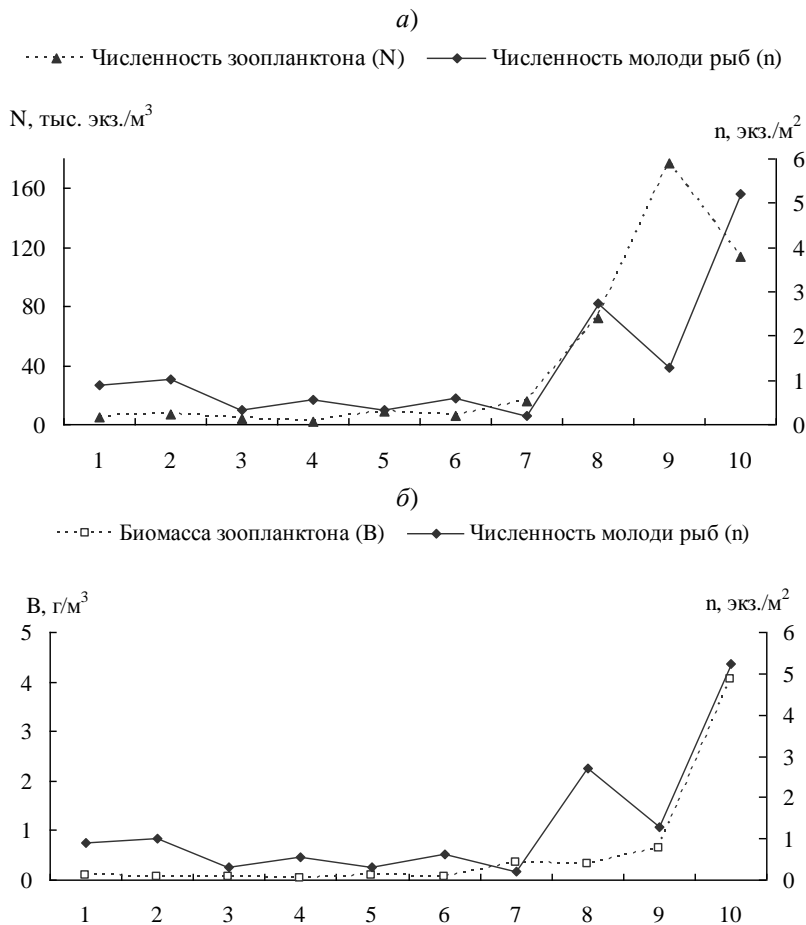


Рис. 7.7.4. Значения плотности скоплений молоди рыб, численности (а) и биомассы (б) зоопланктона в прибрежье р. Сутка (июль, 1998 г.). Нумерация станций: зона свободного течения реки (1 — Старово, 2 — Нечаевское, 3 — Речково, 4 — Фроловское); устьевая область реки: переходная зона притока (5 — Шестихино), фронтальная зона (6 — Горохово, 7 — Золотково), переходная зона приемника (8, 9 — в районе Спицинского о-ва), устье “эстуария” (10).

Таблица 7.7.8. Ростовые показатели молоди рыб в устьевой области (УОР) и устьевом створе (УСР) р. Сутка

Показатели	Вид					
	Плотва		Густера		Лещ	
	УОР	УСР	УОР	УСР	УОР	УСР
Относительный прирост рыб (Brody, 1945, по: Мина, Клевезаль, 1976)	$\frac{0.526}{0.008}$	$\frac{0.362}{0.006}$	$\frac{1.078}{0.087}$	$\frac{0.791}{0.046}$	$\frac{0.665}{0.086}$	$\frac{0.410}{0.031}$
Удельная скорость роста (Шмальгаузен, 1935)	$\frac{0.019}{0.006}$	$\frac{0.017}{0.003}$	$\frac{0.046}{0.006}$	$\frac{0.037}{0.004}$	$\frac{0.026}{0.022}$	$\frac{0.023}{0.003}$

Примечание. Над чертой — первый период малькового развития (июль, 1998 г.), под чертой — второй период малькового развития (август, 1998 г.).

На протяжении первого малькового периода развития интенсивность роста рыб была значительно выше, чем во втором мальковом периоде (табл. 7.7.8).

При сравнении темпа линейного роста молоди массовых видов рыб (плотвы, леща, густеры) в устьевой области р. Сутка и в граничащих участках открытой и закрытой литорали Волжского плеса водохранилища были получены следующие результаты. В первом мальковом периоде развития наибольший относительный прирост и удельная скорость роста выявлены у молоди леща и густеры в открытой литорали водохранилища; у молоди плотвы наибольшие ростовые показатели отмечены в прибрежных биотопах фронтальной и переходной зоны приемника устьевой области реки. В закрытой литорали водохранилища молодь рыб характеризовалась наименьшим темпом роста. Во втором мальковом периоде развития рыб значения ростовых показателей снизились, причем в некоторых случаях почти на порядок. Наибольший относительный прирост и удельная скорость роста наблюдались у молоди плотвы и густеры в открытой литорали водохранилища, у молоди леща — в устьевой области притока.

Особенности распределения молоди рыб в разные по водности годы. Значительные изменения в составе и распределении молоди рыб в мелководном прибрежье Рыбинского водо-

хранилища и его притоках наблюдаются в разные по уровенному режиму годы.

Режим уровня водохранилища влияет на площадь залития нерестилищ и во многом определяет успешность прохождения нереста у рыб: распределения производителей и мощности их подхода к нерестилищам, численности производителей, а также их количество с резорбирующими половыми продуктами. В конечном итоге, все это сказывается на урожайности поколения каждого года, а в наиболее неблагоприятные годы и на урожайности поколения следующего года, поскольку дефицит нерестилищ в маловодные годы приводит к резкому увеличению численности самок с резорбирующей икрой (Герасимов, Поддубный, 2000). Особенно существенное влияние уровенный режим оказывает на эффективность размножения фитофильной группы рыб: семейства щуковые и карповые, молодь которых составляет в среднем 80% от общей численности молоди всех рыб (Столбунов, 2012). На долю молоди рыб ранненерестующих видов (щуки, синца, плотвы, окуня и др.) в водохранилище в среднем приходится 61.5%, на долю позднеерестующих видов (леща, густеры, уклейки и др.) — 38.5%. Ранненерестующие виды нерестуют обычно на подъеме и пике уровня, а позднеерестующие — на фазе стабилизации уровня, поэтому колебания ряда параметров гидрологического режима (максимальный уровень, время достижения максимального уровня, начало летней сработки уровня и др.) сказываются на эффективности нереста и урожайности поколений рыб (Герасимов, Поддубный, 2000). Характер уровенного режима имеет большое значение для роста и развития молоди, поскольку в основном от него зависит степень выживаемости, обусловленная уровнем развития кормовой базы и наличием убежищ от хищников (Ильина, Гордеев, 1980).

В Рыбинском водохранилище в период с мая по сентябрь 1996 г. вследствие практически полного отсутствия паводка наблюдались чрезвычайно низкие уровни (Литвинов, Рошупко, 2007). Максимальная отметка в июне составляла 99.7 м, что на 2.3 м ниже нормального подпорного уровня (НПУ). Площадь Волжского плеса в мае при уровне 99.5 м составляла 350.4 км², т.е. уменьшилась в 1.6 раз по сравнению с проектной площадью при НПУ (550 км²). Площадь залитого побережья в маловодный

год сократилась вдвое по сравнению с многоводными годами. Во время весеннего наполнения водохранилища урез воды не достигал пояса воздушно-водной растительности. Часть погруженной растительности оказалась на обсохшем грунте. Период бурного развития погруженной растительности в Рыбинском водохранилище приходился на первую половину июля (Ляшенко, 1998). К этому времени основная часть фитофильных рыб уже отнерестились. Более многоводным был 1997 г., когда в период массового размножения рыб уровень воды был близок к оптимальной отметке.

В маловодный 1996 г. в прибрежных мелководьях Волжского плеса отмечена молодь 6 видов: плотвы, леща, густеры, уклейки, окуня и щиповки. В устьевой области р. Сутка встречалась молодь 5 видов: плотвы, уклейки, леща, густеры и линя (Столбунов, 2007).

В многоводный 1997 г. видовое разнообразие молоди рыб было выше. В обловах, проводимых в устьевой области р. Сутка, отмечена молодь 7 видов: плотвы, уклейки, густеры, леща, а также молоди синца, язя и щуки, которая в маловодный год не наблюдалась. В литоральной зоне Волжского плеса водохранилища встречалась молодь 9 видов: плотвы, язя, уклейки, густеры, леща, пескаря, щуки, окуня и щиповки (Столбунов, 2007).

В маловодный год среди фитофильных рыб более успешно отнерестились виды с поздним нерестом: лещ, густера и уклейка. Для ранненерестующих видов (щуки, синца и язя) условия года были крайне неблагоприятными, и пополнение этих видов было малочисленным. Исключение составляли окунь и плотва, поскольку данные ранненерестующие виды рыб способны откладывать икру на различных нерестовых субстратах (Берг, 1949). При сравнении урожайности молоди рыб отмечено, что в многоводный год общая численность молоди рыб в мелководной зоне водохранилища возрастала примерно в 2–3 раза, увеличивалась численность молоди каждого вида в отдельности и значительно возрастала доля плотвы в составе прибрежных группировок рыб (Столбунов, 2007).

В многоводный год наблюдалось уменьшение относительной численности леща в общем улове, главным образом, за счет значительного увеличения доли молоди плотвы, в некоторых

случаях достигающей 90% от общего улова. В то же время общая численность молоди леща в проводимых обловах по сравнению с маловодным годом возрастала (Столбунов, 2007). В маловодный год в устьевой области р. Сутка плотность скоплений молоди леща была в 2.8 раза выше, чем в открытой литоральной зоне Волжского плеса. В многоводный год наблюдалась обратная картина: более высокая численность молоди была отмечена в прибрежной зоне водохранилища (в среднем в 20 раз выше, чем в устьевой области притока).

Подобная тенденция связана с тем, что в годы с низким уровнем наполнения водохранилища площади плесовых нерестилищ с залитой растительностью недостаточно — при уровне воды 100.5 м площадь нерестилищ фитофильных рыб сокращается до нуля (Герасимов, Поддубный, 2000), и производители рыб в большей степени используют нерестилища, расположенные в устьевых областях притоков. В многоводный год площадь плесовых нерестилищ увеличивается, и речные нерестилища используются производителями в меньшей мере.

В 2014 г. уровенный режим Рыбинского водохранилища был также крайне неблагоприятным для нереста рыб, выживаемости и развития молоди. В период с мая по октябрь 2014 г. наблюдались чрезвычайно низкие уровни (рис. 7.7.5). Среднемесячная отметка в июне составляла 100.4 м, что на 1.4 м ниже НПУ. Фактически полностью отсутствовала фаза стабилизации уровня.

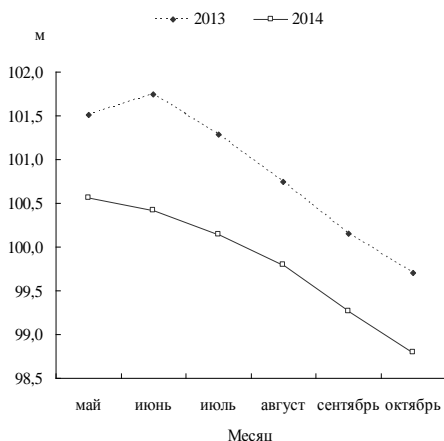


Рис. 7.7.5. Среднемесячные значения уровня Рыбинского водохранилища в 2013–2014 гг.

В маловодный 2014 г. число видов молоди рыб в прибрежье водохранилища и его притоков снизилось. В составе уловов, проведенных в июле, в устьевых областях 20 притоков водохранилища выявлено всего 15 видов молоди рыб, тогда как в многоводный (июль 2013 г.) зарегистрировано 17 видов. В прибрежье водохранилища в маловодный год в уловах отмечена молодь 8 видов молоди рыб, в полноводный год — 11 видов.

В маловодный 2014 г. основную долю общей численности прибрежных скоплений молоди рыб как в устьевых областях притоков (рис. 7.7.6), так и в прибрежных мелководьях водохранилища (рис. 7.7.7) составляли плотва, уклейка и окунь.

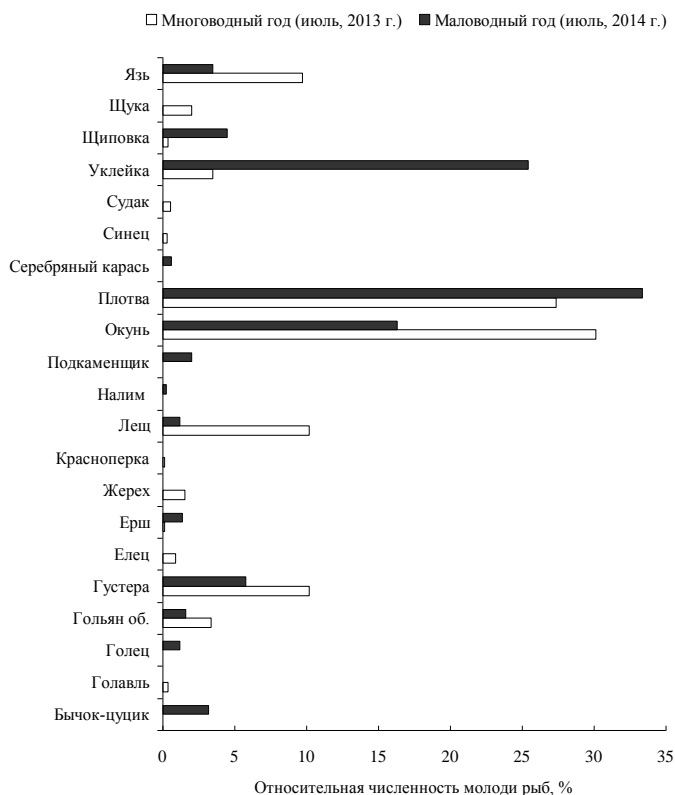


Рис. 7.7.6. Относительная численность молоди рыб (%) в устьевых областях 20-ти притоков Рыбинского водохранилища в разные по водности годы.

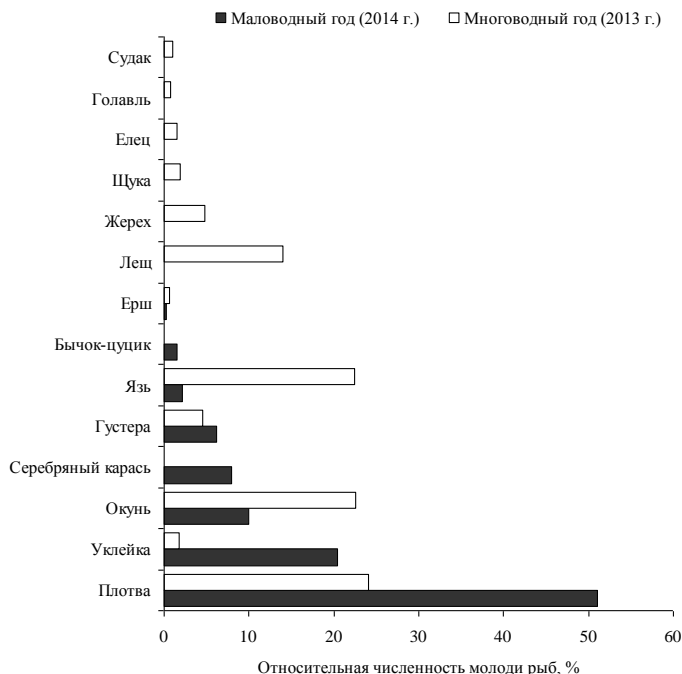


Рис. 7.7.7. Относительная численность молоди рыб (%) в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища (без притоков) в разные по водности годы.

Урожайность молоди рыб ранненерестующих видов (щуки, синца и язя) была чрезвычайно низкой. Молодь синца полностью отсутствовала в уловах и в мелководном прибрежье водохранилища, и в устьевых областях притоков. Численность молоди щуки по сравнению с полноводным годом снизилась в 20 раз. Численность молоди язя в прибрежье водохранилища сократилась в 10 раз, в устьевых областях притоков — в 3 раза.

Также наблюдалось сокращение урожайности молоди поздненерестующих видов рыб. Во время их нереста уровень водохранилища продолжал снижаться, фаза стабилизации отсутствовала (см. рис. 7.7.5), что негативным образом отразилось на условиях размножения рыб. Так, численность молоди леща, по сравнению с полноводным годом, уменьшилась в среднем в 14 раз. Причем в устьевых областях притоков численность мо-

лоди леща была на порядок выше, чем в мелководном прибрежье водохранилища (рис. 7.7.6, 7.7.7). Это в очередной раз свидетельствует о том, что в маловодные годы производители леща в большей мере используют речные нерестилища, главным образом, расположенные в устьевых областях притоков.

Распределение молоди рыб в мелководном прибрежье водохранилища и его притоках имеет неравномерный и лабильный характер. Однако даже в различные по водности годы с разным уровнем подпора вод водохранилища, наибольшая плотность скоплений молоди рыб, как правило, наблюдается в нижней зоне устьевых областей притоков: от фронтальной и переходной зоны приемника до устья “эстуария”. Здесь в это время отмечались наиболее высокие численность и биомасса зоопланктона — основного кормового ресурса молоди рыб (Столбунова, Столбунов, 2010). В биотопах открытой литоральной зоны водохранилища, а также в участках литорали с разреженными зарослями макрофитов плотность скоплений молоди рыб значительно ниже (рис. 7.7.8).

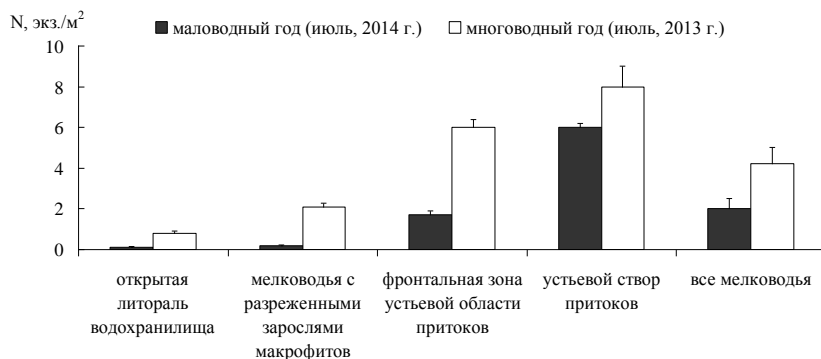


Рис. 7.7.8. Плотность скоплений молоди рыб (N , экз./м²) в разных прибрежных биотопах Рыбинского водохранилища (июль, 2013–2014 гг.).

Таким образом, в настоящее время из 29 видов 11 семейств молоди рыб, обитающих в мелководной зоне Рыбинского водохранилища (Столбунов, Герасимов, 2014), в устьевых областях его притоков встречается молодь 25 видов 10 семейств. Прибрежные группировки молоди рыб устьевых областей притоков

характеризуются высоким видовым разнообразием и наибольшей численностью по сравнению с незарегулированными участками течения рек, а также мелководным побережьем водохранилища. Преобладающими по численности видами устьевых скоплений молоди рыб является плотва, уклейка и окунь. В маловодные годы роль устьевых областей притоков как основных нерестилищ для фитофильных видов рыб Рыбинского водохранилища значительно возрастает.

7.7.2. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЫБ: РЕЗУЛЬТАТЫ ГИДРОАКУСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ*

Изучение динамики пространственного распределения рыб — важная задача экологических исследований. Рыбы, вследствие их высокой в сравнении с другими группами гидробионтов подвижности, оперативно реагируют на воздействие различных факторов, избирая в конкретный момент времени участки водоема с наиболее комфортными условиями. Гидроакустический метод имеет ряд неоспоримых преимуществ для наблюдения таких перемещений, поскольку позволяет в сравнительно короткое время оценить пространственное распределение рыб на значительной акватории. Однако применение гидроакустического метода в условиях малой реки затруднено по ряду причин, о чем косвенно свидетельствует сравнительно небольшое количество опубликованных результатов подобных исследований. Малая глубина, наличие помех разнообразной природы (водная растительность и объекты, переносимые течением в толще воды), а также сложный размерно-видовой состав рыбного населения служат основными причинами таких затруднений.

В настоящем разделе представлены результаты гидроакустических съемок устьевой области р. Ильдъ, проведенных в мае, июле и ноябре 2012 г. с целью изучения сезонной динамики пространственного распределения рыбного населения по продольному профилю устьевой области малого притока равнинного водохранилища.

На протяжении вегетационного периода решалась задача оценки плотности распределения рыб по мере удаления от устья “эстуария” до верхних границ фронтальной зоны устьевой области притока. Также проводился сравнительный анализ сезонной динамики распределения рыб по биотопам двух типов: глубоководному русловому и мелководному пойменному.

Гидроакустические съемки проводили с моторной лодки в светлое время суток. Использовали эхолот Simrad EY 500, оснащенный антенной Simrad ES120-7C (рабочая частота 120 кГц,

**М. И. Малин, Ю. И. Малина*

угол луча 7°). Длительность зондирующего импульса равна 0.1 мс. Заглубление антенны составляло 0.4 м, что в совокупности с верхней мертвой зоной высотой 0.3 м позволило регистрировать рыб и их скопления ниже 0.7 м от поверхности воды.

Во время проведения съемки лодка двигалась пилообразными галсами вдоль исследуемого участка устьевой области. Маршрут выбирался оперативно и во многом зависел от погодных условий. Галсы располагались таким образом, чтобы охватить мелководные и русловые биотопы (рис. 7.7.9).

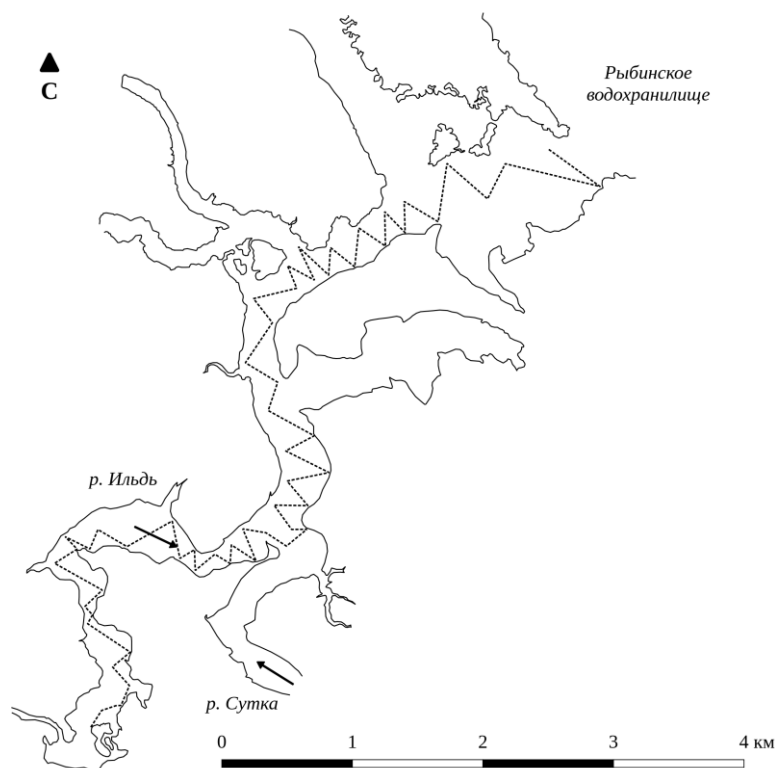


Рис. 7.7.9. Вариант маршрута гидроакустической съемки.

Лодка двигалась с постоянной скоростью около 5 км/ч, пространственно-временные параметры гидроакустических съемок

определялись при помощи сопряженного с эхолотом спутникового приемника, работающего в системе GPS. Общая протяженность участка устьевой области, технически доступного для проведения съемки, составила 8 км.

Плотность пространственного распределения рыб определяли в программном обеспечении Mугiax Echoview 5 методом эхосчета. В выборе метода обработки главную роль сыграли помехи, в значительном количестве присутствующие на эхограммах в периоды весеннего половодья и развития водной растительности летом. Применение метода эхоинтегрирования в таких условиях неизбежно приводит к некорректным результатам вследствие завышения плотности распределения рыб на участках реки с большим количеством помех (Kubečka et al., 1992). Применение автоматических алгоритмов эхосчета может быть причиной систематической ошибки, проявляющейся в занижении плотности распределения рыб вследствие недоучета некоторых полезных сигналов (Parker-Stetter et al., 2009). Руководствуясь вышеприведенными аргументами, было принято решение обрабатывать полученный материал методом визуальной расшифровки эхограмм. В процессе обработки подсчитывали количество объектов, сила цели (TS) которых не менее -60 дБ, что соответствует, например, плотве длиной около 5 см (Foote et al., 1987). Таким образом, учитывали и взрослых рыб, и сеголетков, появившихся в районе исследования осенью. Озвученный объем определялся автоматически в программном обеспечении. Значения плотности распределения рассчитывали как отношение количества полезных эхомишеней к озвученному объему водной толщи (экз./м³) (Parker-Stetter et al., 2009). Следует отметить, что вследствие применения короткого зондирующего импульса на проанализированных эхограммах отсутствовали полезные множественные цели (неразрешимые скопления рыб), что повышает надежность полученных результатов.

Биотопическую классификацию участков устьевой области проводили на основе морфологии дна. На эхограммах отмечали биотопы двух типов: глубоководный русловой (затопленные историческое русло и старицы реки) и мелководный пойменный, сформировавшийся в результате образования Рыбинского водохранилища (рис. 7.7.10).

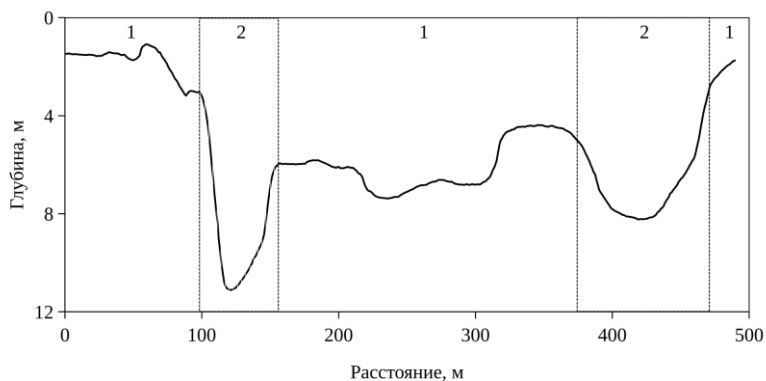


Рис. 7.7.10. Схема биотопической классификации устьевой области на примере поперечного разреза. 1 — мелководный пойменный биотоп, 2 — глубоководный русловой биотоп.

Для оценки пространственного распределения рыб по продольному разрезу устьевой области было выделено 8 участков, длиной 1 км каждый (рис. 7.7.11). Согласно схеме районирования устьевой области (рис. 3.1), участок 1 располагался в пределах предустьевого залива (IIIa), участки 2–6 — переходной зоны приемника (IIb), участки 7–8 — фронтальной зоны (IIб).

На протяжении вегетационного периода определяли плотность распределения рыб во всей устьевой области, отдельно на русловых и пойменных биотопах, а также по продольному профилю на каждом из 8 участков.

Размерно-видовой состав рыбного населения устьевой области летом оценивали по уловам фрагментарных сетей. Фрагментарные сети — стандартное орудие исследовательского лова, применяемое за рубежом (Bonar et al., 2009). Основным достоинством их применения считается меньшая селективность по отношению к размеру объектов лова (Prchalová et al., 2009). Трудоемкость проведения лова значительно ниже в сравнении с использованием набора сетей с разной ячейей. Фрагментарная сеть несколько отличной от зарубежных стандартов конструкции была изготовлена из 10 панелей монофиламентной нейлоновой дели длиной 3 м и высотой 1.8 м, общая длина орудия лова составляла 30 м. Панели имели различный размер ячейи: 22,

25, 30, 35, 40, 45, 50, 55, 60 и 65 мм. Исследовательский лов фрагментарной сетью проводили в конце июня 2012 г. на участках 1, 3, 5 и 8. Кроме того, в ноябре 2011 г. облов скоплений молоди рыб вели рамным тралом с квадратным устьем площадью 1 м² и размером ячеей 4 мм, который буксировали моторной лодкой на участках 5 и 6. В это же время взрослых рыб ловили ставными сетями с ячейей 28 и 45 мм.

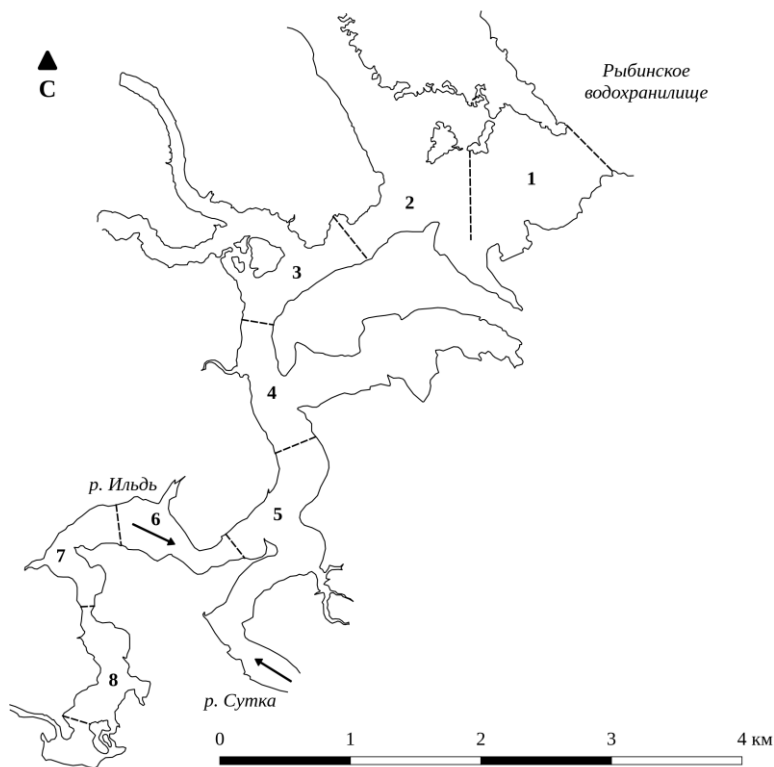


Рис. 7.7.11. Схема деления устьевой области на участки.

Сезонная динамика плотности распределения рыб по средним для устьевой области притока величинам характеризовалась весенним максимумом: в мае плотность распределения была в 1.5 раза выше значений, наблюдаемых в июле и ноябре (табл. 7.7.9).

Причина возникновения весеннего максимума очевидна — заход рыб в приток на нерест. Несмотря на близкие значения средних величин общей плотности распределения рыб в июле и ноябре, выявлены различия в размерной структуре скоплений. В ноябре гидроакустической аппаратурой регистрируется подросшая молодь рыб, скопления которой формируют основу численности рыб в устьевой области в это время года.

Таблица 7.7.9. Динамика плотности распределения рыбного населения (экз./м³) в устьевой области притока водохранилища в 2012 г.

Месяц	Зона	Биотоп		Общая
		Пойменный	Русловой	
V	IIIa	0.18	0.02	0.04
	IIb	0.15	0.05	0.07
	IIб	0.19	0.12	0.16
	В среднем	0.16	0.04	0.07
VII	IIIa	0.02	0.01	0.01
	IIb	0.08	0.03	0.05
	IIб	0.20	0.07	0.11
	В среднем	0.08	0.03	0.05
XI	IIIa	0.03	0.02	0.02
	IIb	0.05	0.01	0.02
	IIб	0.38	0.13	0.30
	В среднем	0.10	0.02	0.04

Однако изменения плотности рыбного населения в разные сезоны в выделенных зонах исследованной акватории несколько отличались. Так, в предустьевом заливе и в переходной зоне приемника устьевой области максимальная плотность регистрировалась весной, а во фронтальной зоне — осенью (табл. 7.7.9).

Полученные данные показали повышение плотности распределения рыб от устья “эстуария” до фронтальной зоны устьевой области. Впрочем, в ноябре значения плотности в предустьевом заливе и переходной зоне были практически равными, что обусловлено схожими гидрофизическими условиями среды и одинаково более низкой численностью кормовых объектов.

Во все сезоны и во всех зонах устьевой области притока плотность распределения рыб на мелководных пойменных био-

топах была в несколько раз (в 1.5–8.2) выше, чем на глубоководных русловых (табл. 7.7.9). Среди основных причин предпочтения рыбами мелководных биотопов можно предположить благоприятные гидрофизические условия (температура, состав и гидродинамика среды), высокая обеспеченность пищей (см. разделы 7.4, 7.6), а также близость укрытий — водной растительности.

В мае по продольному профилю устьевой области максимальная плотность распределения рыб наблюдалась во фронтальной зоне (рис. 7.7.12). Кроме того, высокие значения плотности также были отмечены на мелководных пойменных биотопах предустьевого залива и в нижнего течения переходной зоны приемника (участки 1–2). На русловом биотопе в пределах рассматриваемых участков рыба распределялась в диапазоне глубин от 3.5 до 5.5 м, образуя скопления плотностью около 0.48 экз./м³.

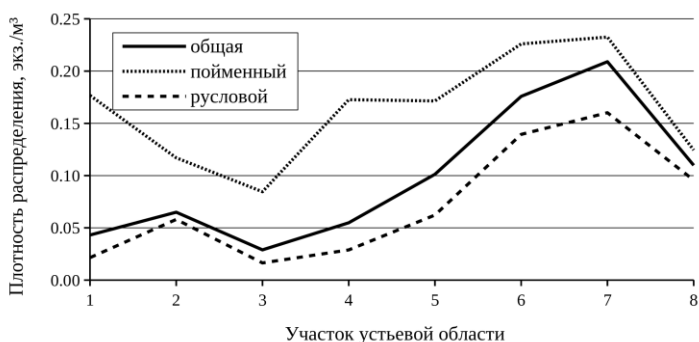


Рис. 7.7.12. Распределение плотности рыбного населения по продольному профилю устьевой области в мае 2012 г.

С высокой долей вероятности можно предположить, что зарегистрированные скопления — нерестовые. Принимая во внимание температуру воды в устьевой области (около 15–16°C), можно судить об их видовом составе. При указанной температуре проходит нерест уклейки (Атлас пресноводных ..., 2002), молодь которой в массе была отмечена в устьевой области позже — осенью (см. ниже).

В июле плотность распределения рыб также нарастала по направлению от устья “эстуария” к фронтальной зоне устьевой области (рис. 7.7.13). Рыба держалась более разрежено, чем вес-

ной, образуя небольшие плотные стайки из нескольких особей, фиксируемые преимущественно на границах мелководных пойменных и русловых биотопов. Плотность разреженных скоплений достигала значений 0.25 экз./м³.

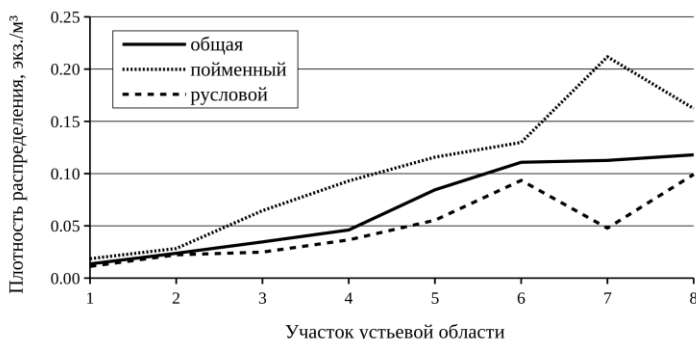


Рис. 7.7.13. Распределение плотности рыбного населения по продольному профилю устьевой области в июле 2012 г.

Результаты сетного лова свидетельствуют о том, что в это время в устьевой области по численности доминировал синец со средней длиной тела 15 см. Его доля в уловах составляла в среднем 62%, в то время как густеры — 11%, плотвы и окуня — 8 и 9% соответственно. Единично встречались ерш, судак, щука, лещ и чехонь. Преобладание синца объясняется, вероятно, высоким уровнем развития его кормовой базы — зоопланктона (см. раздел 7.4). Известно (Современное состояние рыбных запасов ..., 1997), что в реках с низкой плотностью кормовых объектов он не встречается.

В ноябре максимальная плотность распределения рыб также регистрировалась во фронтальной зоне устьевой области (рис. 7.7.14). Основу численности составляла молодь рыб, о чем свидетельствует характер гидроакустических записей. Скопления молоди плотностью до 10 экз./м³ наблюдались в верхнем участке переходной зоны приемника (участок 6) и во фронтальной зоне (участки 7–8, рис. 7.7.14).

Данные обловов, проведенных рамным тралом в аналогичное время 2011 г., показали, что основу рыбного населения составляли сеголетки плотвы (59%), леща (22%), уклейки (19%),

кроме которых единично встречалась молодь окуня, отмечено несколько экземпляров тюльки длиной 4–6 см. В уловах ставных сетей в это время присутствовала плотва, окунь, судак и щука. Синец, доминирующий летом, отсутствовал. Вероятно, представители отмеченных в уловах видов остаются в устьевой области на зимовку. Преимущества такой стратегии для хищников очевидны, поскольку река полна молоди рыб.

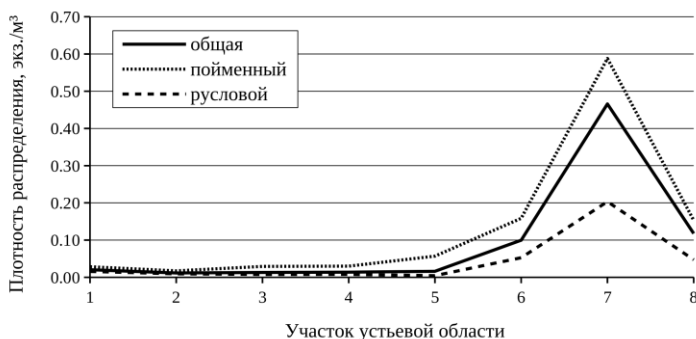


Рис. 7.7.14. Распределение плотности рыбного населения по продольному профилю устьевой области в ноябре 2012 г.

Таким образом, роль устьевой области в качестве среды обитания рыб имеет сезонные различия. Весной она является местом нереста таких видов как плотва, лещ, уклейка и окунь. На протяжении вегетационного периода в устьевой области формируются благоприятные условия для успешного развития молоди этих видов рыб, о чем свидетельствует высокая ее численность поздней осенью. Летом, вследствие развития богатой кормовой базы, устьевая область служит местом нагула рыб, в частности, синца.

Проявление краевого эффекта, фиксируемое по видовому составу, показателям количественного развития водных беспозвоночных во фронтальной зоне устьевой области, очевидно, способствует и концентрации здесь рыб, о чем свидетельствуют максимальные величины плотности их распределения.

Вероятно, устьевая область — место зимовки сеголетков, а также некоторых взрослых рыб, в первую очередь — хищников, для которых скопления молоди представляют потенциальный источник пищи.

Глава 8. ФАУНА ОТДЕЛЬНЫХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ГРУПП ГИДРОБИОНТОВ

8.1. ФАУНА ВОДЯНЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARIFORMES, HYDRACHNIDIA) И ЭКОЛОГИЯ МАССОВЫХ ВИДОВ*

Водяные клещи встречаются практически во всех типах пресноводных систем — от временных водоемов и термических источников до крупных озер, болот и горных рек, являясь многочисленным, разнообразным и экологически важным комплексом гидробионтов пресноводной беспозвоночной фауны. Эти вторичноводные хелицеровые объединены в фалангу Hydrachnidia (Тузовский, 1987), и насчитывают к настоящему времени до 6000 видов из 57 семейств и более чем 400 родов (Di Sabatino et al., 2008). В составе когорты Parasitengona (отр. Acariformes) гидрахнидии входят в обширный класс Паукообразных (Arachnida). Для России известно более 500 видов из 60 родов и 24 семейств (Тузовский, 1997). В настоящее время в акарологии существуют два взгляда на происхождение водяных клещей. Часть систематиков-акарологов считает водяных клещей монофилетическим комплексом, произошедшим от анцестральных наземных предков после инвазии сначала в пограничные водные биотопы, затем в водные среды обитания (Дубинин, 1959; Spang, 1959; Cook, 1974; Тузовский, 1978, 1990). Приверженцы другой точки зрения полагают, что водяные клещи — полифилетическая группа, объединенная сходными экологическими и биологическими признаками, представленная рядом таксонов, произошедших от разных анцесторов (Соколов, 1940; Захваткин, 1952; Baker, Wharton, 1959; Вайнштейн, 1980; Smith, 1991).

Происхождение гидрахнидий относят ко времени Юрского периода (Smith, 1991). Благодаря адаптивной реорганизации жизненного цикла и модификации стадий онтогенеза, водяные

* О. Д. Жаворонкова

клещи заселили самые разнообразные водные среды обитания (Smith, 1991; Di Sabatino et al., 2002).

Водяные клещи раздельнополы, но половой диморфизм выражен не всегда отчетливо. Общая схема развития гидрахнидий включает: яйцо – предличинку – личинку – протонимфу – дейтонимфу – тритонимфу – взрослого клеща (Böttger, 1977; Вайнштейн, 1978, 1980; Тузовский, 1990), представляя чередование покоящихся, куколкоподобных состояний и подвижных питающихся форм. Яйца откладывают на субстрат, на погруженную водную растительность, на камни, мы наблюдали отложенные яйца клещей рода *Eylais* на раковине прудовика. Клещи рода *Hydrachna* откладывают яйца в живые водные сосудистые растения. Некоторые виды рода *Unionicola* откладывают яйца в мантию, ногу или жабы двустворчатых пластинчатожаберных моллюсков. Количество откладываемых яиц, в зависимости от вида, различно: от 2–5 до нескольких сотен штук, самки клещей рода *Eylais* способны отложить от 10 до 13 тыс. яиц в течение полутора месяцев (Davids, 1973). Появлению каждой активной стадии предшествует радикальная перестройка организма, т.к. подвижные формы отличаются друг от друга и свидетельствуют достижение нового морфологического уровня. Активные 8-ногие дейтонимфы и взрослые клещи — сосущие хищники, питающиеся кладками водных насекомых, ракообразными, личинками хирономид, в некоторых олиготрофных водоемах гидрахнидии высасывают икру рыб. Первый этап переваривания у дейтонимф и половозрелых клещей происходит внекишечно. Шестиногие личинки большинства водяных клещей паразитируют на летающих водных и околотовдных насекомых, являясь паразитной и расселительной стадией. Насекомые-хозяева разнообразны: Collembola, Odonata, Plecoptera, Hemiptera, Thysanoptera, Coleoptera, Diptera, Trichoptera (Di Sabatino et al., 2000). Питающиеся личинки разных видов могут находиться на хозяине от нескольких дней до нескольких месяцев (Wiggins et al., 1980), некоторые виды в процессе питания увеличивают свой объем до 200 раз (Вайнштейн, 1980). Паразитирование личинок водяных клещей может привести к смерти хозяина, понизить его летательную способность, плодовитость и вызвать морфологические уродства (Di Sabatino et al., 2002). Личинки так же ис-

пользуют сосание при питании, но механизм высасывания жертвы иной (Davids, 1973). Подвижные стадии одного и того же вида отличаются друг от друга внешней и внутренней организацией, пищевыми стратегиями и, часто, разными средами обитания. Соответственно, водяные клещи занимают самые различные звенья в трофических цепях гидроценозов.

Приведенная схема развития не является неизменной для водяных клещей, существует много вариантов общей модели онтогенеза. Так, большинство представителей рода *Unionicola* проводят весь жизненный цикл или отдельные стадии развития, паразитируя на пресноводных двустворчатых моллюсках, губках (Mitchell, 1955; Nevers, 1980), известны случаи паразитирования униониколлин на гастроподах (Gledhill, 1985). Личинки некоторых видов гидрахнидий не паразитируют вовсе, преобразуясь в протонимф и далее в дейтонимф в яичевых оболочках, что дает преимущество ускоренного развития (Вайнштейн, 1980; Sabatino et al., 2000).

Согласно классификации прибрежной фауны по Л.Н. Зимбалева (1966), водяные клещи входят в группу прибрежно-фитофильных форм. Их распространение в водоемах лимитируется глубиной, и определяется присутствием подходящих микросред обитания (скорость течения водотока, заросли макрофитов, циновки плавающих водорослей, илистое или песчаное дно), наличием определенных видов добычи для хищных стадий и потенциальных хозяев для паразитных личинок. Среди гидрахнидий имеются космополиты, массовые эвритопные формы и специфические виды — индикаторы водоемов разных типов. Часть пресноводных клещей освоила морские биотопы (Соколов, 1940).

Изучение водяных клещей р. Ильдь начал Б.А. Вайнштейн в 1959 г. в связи с общими исследованиями фауны водяных клещей бассейна Верхней Волги и Рыбинского водохранилища. Значительно позднее, в июле и сентябре 2001 г., были проведены качественные сборы водяных клещей на р. Ильдь на нескольких стандартных станциях (Жаворонкова, 2003).

В полевые сезоны 2008–2010 гг. предпринята серия эколого-фаунистических исследований гидрахнидий р. Ильдь с особым вниманием к устьевой области реки. К настоящему времени

известно только одно исследование, посвященное изучению фауны водяных клещей именно устьевого участка малой реки (Туззовский, 1987).

Район исследований охватывал всю область слияния притока и водохранилища с последовательно выделенными зонами, а также участки граничащих водных объектов (см. рис. 3.1). Качественные сборы водяных клещей осуществляли планктонным сачком (газ с размером ячеей 73 мкм) на стандартных станциях в прибрежных зонах, на глубинах 0.2–1.5 м. При этом стремились облавливать одинаковые водные пространства. Собранный материал фиксировали жидкостью Удеманса [состав (по: Вайнштейн, 1980): 87 частей 70%-го спирта-ректификата, 8 частей уксусной кислоты, 5 частей очищенного глицерина].

Пробы собирали в 2008–2010 гг. Всего собрано и обработано 132 пробы, определено до вида 3163 экз. гидрахнидий.

При подготовке общего списка видов использовались архивные материалы полевых журналов Б.А. Вайнштейна, наши данные за 2001 г. (Жаворонкова, 2003) и материалы, полученные за период работы в 2008–2010 гг. (табл. 8.1.1).

Таблица 8.1.1. Видовой состав водяных клещей (Hydrachnidia) р. Ильдь и ее устьевой области*

Таксон	1959–1977	2001	2008	2009	2010
Сем. LIMNOCHARIDAE Grube, 1859					
<i>Limnochares aquatica</i> (L., 1758)	+	+	–	–	+
Сем. PERSIGIIDAE Oudemans, 1902					
<i>Persigia</i> sp.	+	–	–	–	–
Сем. EYLAIIDAE Leach, 1815					
<i>Eylais globokensis</i> Udalzow, 1907	+	–	+	+	+
<i>E. mülleri</i> Koenike, 1897	–	+	–	+	–
<i>E. setosa</i> Koenike, 1897	–	–	+	–	+
<i>E. extendens</i> Müller, 1776	–	–	+	+	+
<i>E. rimosa</i> Piersig, 1899	–	–	+	+	+
<i>E. bisinuosa</i> Piersig, 1899	–	–	–	–	+
<i>E. triarcuata</i> Piersig, 1899	–	–	+	–	–
Сем. HYDRACHNIDAE Leach, 1815					
<i>Hydrachna cruenta</i> Müller, 1769	–	–	+	–	+
<i>H. globosa</i> (Geer, 1778)	–	–	+	+	+
<i>H. uniscutata</i> Thor, 1897	–	–	+	+	+
<i>H. uniscutata uniscutata</i> Thor, 1897	–	–	+	+	–
<i>H. uniscutata sinuata</i> Sok. 1940	–	–	+	+	–

Таблица 8.1.1. (продолжение)

Таксон	1959–1977	2001	2008	2009	2010
<i>H. conjecta</i> Koenike, 1895	–	–	–	–	+
<i>E. infundibulifera</i> Koenike, 1897	–	–	–	+	–
<i>E. mosquensis</i> Cron., 1899	–	–	+	–	–
<i>E. mutila</i> Koenike, 1897	–	–	+	+	+
<i>E. tullgreni</i> Thor, 1899	–	–	+	–	+
<i>H. goldfeldi</i> Thor, 1916	–	–	+	+	+
<i>H. leegei</i> Koenike, 1895	+	–	–	–	–
Сем. HYDRYPHANTIDAE Piersig, 1896					
<i>Hydryphantes ruber</i> (Geer, 1778)	–	–	–	–	+
<i>H. placationis</i> Thon, 1899	+	–	+	–	+
<i>H. hellichi</i> Thon, 1899	–	–	+	+	+
<i>H. dispar</i> (Schaub, 1888)	–	–	+	+	+
Сем. HYDRODROMIDAE Viets, 1936					
<i>Hydrodroma despicens</i> (Müller, 1776)	+	+	+	+	+
Сем. SPERCHONIDAE Thor, 1900					
<i>Sperchon elegans</i> Thor, 1898	–	–	–	–	+
Сем. LEBERTIIDAE Thor, 1900					
<i>Lebertia porosa</i> Thor, 1900	–	+	+	+	+
<i>L. insignis</i> Neuman, 1880	–	+	+	–	+
<i>L. inaequalis</i> (Koch, 1837)	–	–	+	–	+
<i>L. fimbriata</i> Thor, 1899	–	–	–	–	+
<i>L. gladiator</i> Thor, 1913	–	+	–	–	+
<i>Lebertia</i> sp.	–	–	–	–	+
Сем. TORRENTICOLIDAE Piersig, 1902					
<i>Torrenticola amplexa</i> (Koenike, 1908)	–	+	–	+	+
Сем. OXIDAE Viets, 1926					
<i>Oxus tenuisetis</i> Piersig, 1898	–	–	–	–	+
<i>O. longisetus</i> (Berlese, 1886)	–	–	–	–	+
<i>Frontipoda</i> sp.	+	–	–	–	–
Сем. LIMNESIIDAE Thor, 1900					
<i>Limnesia angustata</i> Sokol., 1930	+	–	+	+	–
<i>L. maculata</i> (Müller, 1776)	+	–	+	+	+
<i>L. fulgida</i> Koch., 1836	–	–	+	+	+
<i>L. undulata</i> (Müller, 1776)	–	–	+	+	+
<i>L. media</i> Tuz., 1997	–	+	+	+	+
<i>L. polonica</i> Schechtel, 1910	+	–	+	–	+
<i>L. koenikei</i> Piersig, 1894	+	–	–	–	–
<i>L. curvipalpis</i> Tuz., 1997	–	–	–	–	+
Сем. HYGROBATIDAE Koch, 1842					
<i>Hygrobates longipalpis</i> (Herm., 1804)	+	+	+	+	+
<i>H. foreli</i> (Lebert, 1874)	–	+	+	–	+
<i>H. nigromaculatus</i> Lebert., 1879	–	–	+	–	+
<i>H. longiporus</i> Thor, 1898	–	–	+	–	+

Таблица 8.1.1. (продолжение)

Таксон	1959–1977	2001	2008	2009	2010
<i>H. calliger</i> Piersig, 1896	–	–	+	–	+
<i>H. squamifer</i> Thor, 1898	–	+	–	+	–
<i>H. fluvialis</i> (Strom, 1768)	–	+	+	–	+
<i>Atractides ovalis</i> (Koenike, 1883)	–	+	+	–	+
<i>A. nodipalpis</i> Thor, 1899	–	–	–	–	+
<i>A. spinipes</i> (Koch, 1837)	–	+	+	–	–
<i>Atractides</i> sp.	+	–	–	–	–
Сем. UNIONICOLIDAE Oudemans, 1909					
<i>Neumania vernalis</i> (Müller, 1776)	–	–	+	–	+
<i>N. deltoides</i> (Piersig, 1894)	–	–	–	–	+
<i>N. limosa</i> (Koch, 1836)	–	–	–	+	–
<i>Unionicola aculeata</i> (Koenike, 1890)	–	–	+	+	+
<i>U. crassipes</i> (Müller, 1776)	+	–	+	+	+
<i>U. gracilipalpis</i> Viets, 1908	+	–	–	–	–
Сем. PIONIDAE Thor, 1900					
<i>Forelia variegator</i> (Koch, 1837)	+	–	–	–	–
<i>F. liliacea</i> (Müller, 1776)	–	–	–	–	+
<i>Piona clavicornis</i> (Müller, 1776)	–	–	–	–	+
<i>P. conglobata</i> (Koch, 1836)	–	–	+	+	+
<i>P. longipalpis</i> Krendl., 1878	+	+	+	+	+
<i>P. coccinea</i> (Koch, 1836)	+	+	+	+	+
<i>P. carnea</i> (Koch, 1836)	–	–	–	–	+
<i>P. nodata</i> (Müller, 1781)	+	–	+	+	+
<i>P. nodata</i> var. <i>lacerata</i> Sokol., 1928	–	–	–	+	–
<i>P. rotunda</i> (Kramer, 1879)	+	–	+	+	+
<i>P. pusilla</i> (Neuman, 1875)	+	–	–	–	–
<i>P. variabilis</i> (Koch, 1836)	+	–	+	+	+
<i>P. variabilis</i> var. <i>dispersa</i> Sokol., 1926	+	–	+	–	+
<i>P. discrepans</i> (Koenike, 1895)	–	–	–	+	+
<i>P. uncata</i> Koenike, 1888	–	–	–	+	+
<i>Pionopsis lutescens</i> (Hermann, 1804)	+	–	–	–	–
<i>Hydrochoreutes krameri</i> Piersig, 1895	+	–	+	–	+
<i>H. unguatus</i> (Koch, 1836)	–	–	–	–	+
<i>Tiphys ornatus</i> (Koch, 1831)	–	–	+	–	–
Сем. ATURIDAE Thor, 1900					
<i>Brachypoda versicolor</i> (Müller, 1776)	+	–	–	–	+
<i>Axonopsis complanata</i> (Müller, 1776)	–	–	+	–	–
Сем. MIDEOPSIDAE Koenike, 1910					
<i>Mideopsis orbicularis</i> (Müller, 1776)	+	+	–	–	+
Сем. ARRENURIDAE Thor, 1900					
<i>Arrenurus maculator</i> (Müller, 1776)	–	–	–	–	+
<i>A. batillifer</i> Koenike, 1896	–	+	–	–	–
<i>A. affinis</i> Koenike, 1887	–	–	–	–	+

Таблица 8.1.1. (продолжение)

Таксон	1959–1977	2001	2008	2009	2010
<i>A. tricuspidator</i> (Müller, 1776)	–	–	–	–	+
<i>A. bicuspidator</i> Berlese, 1885	–	+	–	+	+
<i>A. neumani</i> Piersig, 1895	–	+	–	–	–
<i>A. crenatus</i> Koenike, 1896	–	+	–	–	–
<i>A. bruzelii</i> Koenike, 1885	–	+	+	–	–
<i>A. papillator</i> (Müller, 1776)			+		+
<i>A. pustulator</i> (Müller, 1776)		+			
(A.) <i>Micrarrenurus albator</i> (Müller, 1776)		+	+	+	+
(A.) <i>Megaluracarus globator</i> (Müller, 1776)	+		+	+	+
(A.) <i>Mg. caudatus</i> (de Geer, 1778)			+		
(A.) <i>Micruracarus sinuator</i> (Müller, 1776)				+	+
<i>Arrenurus</i> sp. ₁				+	+
<i>Arrenurus</i> sp. ₂			+		+

*1959–1977 гг. — по архивным материалам Б.А. Вайнштейна, 2001, 2008–2010 гг. — собственные данные.

При аналитической обработке собранного материала применили некоторые термины и положения, предложенные П.В. Тузовским (1996). Фауну водяных клещей оценивали по видовому разнообразию и удельному обилию. Относительная численность или обилие (n) определялась как численность особей, собранных, используя один и тот же постоянный метод; обилие в данном случае — число экземпляров одного вида, содержащихся в пробе (Тузовский, 1996). Суммарное обилие (N) — сумма обилий всех видов в данной пробе. Удельное обилие (O) — отношение обилия конкретного вида к суммарному обилию, выраженное в процентах (Вайнштейн, 1967). Встречаемость — процент проб, в которых содержались особи данного вида, по отношению ко всему количеству проб, взятых в данном биотопе в соответствующий временной период (Беклемишев, 1931).

Состав фауны гидрахнидий отдельных биотопов р. Ильдь, ее устьевой области и граничащего участка водохранилища, при основных доминирующих видах, лабилен. Его межсезонная и межгодовая динамика определяется следующими факторами: скоростью течения, уровнем воды, температурным режимом воды, присутствием или отсутствием высшей водной растительности. Приведем описание биотопов и фауны водяных клещей в выделенных зонах и на исследованных станциях.

Зона свободного течения реки. Станция 1 расположена на участке с заметной проточностью (> 0.2 м/с) на каменисто-галечном перекате с выходами грунтовых вод. Выдающиеся над потоком крупные камни у дна обросли водным мхом и шелковником. Состав сообществ гидрахнидий проточных участков диктуется гидрохимическими параметрами, температурой, скоростью течения и типом субстрата. Температура воды в вегетационный период здесь обычно ниже, чем в других исследованных зонах, благодаря многочисленным выходам грунтовых вод. В 2008 и 2009 гг. температура воды не превышала 16.8°C (июль, 2008 г.), в июле 2010 г. температура воды здесь достигала наибольшего значения: $+23.4^{\circ}\text{C}$.

Основу акарофауны на ст. 1 составляют реофильные и полуреофильные виды. В 2008, 2009 гг. преобладали представители сем. Lebertiidae: *Lebertia porosa*, *L. insignis*, *L. inaequalis* и сем. Hygrobatidae: *Hygrobates longipalpis*, *H. fluvialis*, *H. foreli*, *H. calliger*, *Atractides ovalis* и *A. spinipes*. Виды *Lebertia porosa*, *Hygrobates longipalpis* и *Atractides spinipes* характерны для олиготрофных вод (Олексив, 1992).

Семейство Lebertiidae включает, в основном виды, обитающие в условиях проточности. Живущие в р. Ильдь взрослые и дейтонимфы голарктического рода *Lebertia* сглажены дорсовентрально, снабжены вентральным панцирем, плавают, но в основном, предпочитают ползать в зарослях растительности или по дну, охотясь на личинок хирономид (Smith, 1991; Жаворонкова, 2000). Личинки лебертиид паразитируют на хирономидах (Smith, 1991).

Для представителей сем. Hygrobatidae характерен более широкий диапазон сред обитания. Голарктический *Hygrobates longipalpis* часто встречается и в озерах, и в проточных водах; палеарктический стенотермный *H. foreli* обитает в текучих водах и в профундали крупных озер; палеарктический вид *H. calliger* обычен в чистой проточной воде (Соколов, 1940; Von Viets, 1978; Di Sabatino et al., 2002). Личинки гигробатид паразитируют на хирономидах (Smith, 1991). Половозрелые и дейтонимфы могут питаться ракообразными, яйцекладками водных насекомых, но основной добычей им служат личинки хирономид (Smith, 1991).

Обитающие на ст. 1 водяные клещи со слабо склеротизированным телом (сем. Hygrobatidae), приспособлены к жизни в быстром потоке, они находят убежища в плотных зарослях водного мха, шелковника, в неровностях галечно-каменистого дна, под камнями. Объекты их питания — свободно живущие личинки хирономид, так же обитают в моховых “подушках”, среди “нитей” шелковника. На ст. 1 эти плавающие гидрахнидии предпочитают передвигаться медленно ползая. Специалисты, исследующие водяных клещей, обитающих в быстротекущих водах, считают, что таксоны, хорошо приспособленные к быстрым потокам, плавать вообще не способны (Di Sabatino et al., 2002).

У самого берега на ст. 1 образовались маленькие заводи с зарослями рдеста, калужницы, кубышки, где в разные годы обнаружены единичные экземпляры представителей семейств Eylaidae, Pionidae и Arrenuridae.

Число видов и общая численность водяных клещей на ст. 1 в 2008–2009 гг. были не велики, в пробах насчитывалось максимум до 7 видов при общей численности 28 экз., без выраженных доминантных форм. Лишь в июле 2008 г. максимальное удельное обилие эвритермного вида *Atractides ovalis* в пробе достигло 39.3% (11 экз.). Личинки рода *Atractides* паразитируют на хирономидах (Smith, Oliver, 1976). Основная добыча половозрелых особей — личинки хирономид (Smith, 1991).

В неестественно жаркий для наших широт 2010 г. фауна водяных клещей на перекате характеризовалась контрастными изменениями видового состава и общей численности. Уровень воды сильно колебался в течение всего вегетационного периода, повышаясь вследствие недолгих обильных ливневых дождей и резко понижаясь в длинные засушливые периоды. Быстрые и резкие перемены гидрологического режима объясняют значительные различия видового состава гидрахнидий в этом биотопе, начиная с середины июня. Так, когда 17 июня после насыщенных грозových дождей стремительный водный поток залил берега и скрыл выступающие валуны на дне переката, гидрахнидии отсутствовали.

В июле 2010 г. уровень воды на ст. 1 постоянно понижался, скорость течения снизилась. Температура воды за июль поднялась от +17.8 до +23.4°C. В начале июля здесь появился и доминировал весь месяц *Atractides nodipalpis* — палеарктический (Von

Viets, 1978), ксеносапробный, реофильный, стенотермный вид (Соколов, 1940; Олексив, 1992) (табл. 8.1.2). Его удельное обилие в начале месяца составляло 96.3% (79 экз. в пробе), в середине — 94.9% (37 экз. в пробе), в конце июля — 47.4% (17 экз.). В начале августа температура воды на станции продолжала оставаться высокой: +22.5°C. Гидрахнидии были представлены 3 видами: *Hydrodroma despiciens*, *Mideopsis orbicularis* и *Atractides ovalis*.

Mideopsis orbicularis — склеротизированная, дорсо-вентрально сглаженная, бентическая форма, обитает в стоячих и проточных водах, встречается в кислых водах (Di Sabatino et al., 2000). Питается личинками хирономид, прикрепляясь к выростам тела личинки — к передним или задним подталкивателям, или к вентральным отросткам задних брюшных сегментов (Жаворонкова, 2009). В непроточных водах *M. orbicularis* обитает в верхних слоях ила, в р. Ильдь он обнаружен в густых зарослях водного мха, где избивают свободноживущие личинки хирономид. Личинки мидеописид паразитируют на хирономидах (Smith, 1991).

Hydrodroma despiciens — красный мягкотелый клещ, космополит (Von Viets, 1978), обитает в очень широком диапазоне постоянных непроточных и слабопроточных вод, встречается во временных водоемах, переживая зимний сухой период на половозрелой стадии (Wiggins et al., 1980). Клещ способен жить в дистрофных истощенных водах (Biesiadka, Cichocka, 1997), в очень кислых трясиновых водоемах, часто образуя большие, плотные скопления (Smith, 1987). Взрослые и дейтонимфы питаются, высасывая яйца хирономид (Wiles, 1982). Личинки *H. despiciens* паразитируют на двукрылых насекомых (Wiles, 1982; Smith, Oliver, 1976 Smith, Oliver, 1976).

К концу августа на ст. 1 скорость течения снизилась. Доминировал *Hydrodroma despiciens*, единичными экземплярами встречались *Lebertia insignis* и *Hygrobates fluviatilis*.

Фауна водяных клещей в сентябре представлена смешанным составом видов: обитателей разнотипных водных объектов *Limnochares aquatica*, *Hydryphantes hellichi*, *Hydrodroma despiciens*, *Lebertia inaequalis*, *Hygrobates longipalpis*, *H. foreli* и обитатель текучих и стоячих вод, эвритермный эвтрофный вид *Hygrobates nigromaculatus* (Di Sabatino et al., 2000). Вид *Hydryphantes hellichi* обнаружен в зарослях водного мха.

Таблица 8.1.2. Фауна водяных клещей (Hydrachnida) в зонах устьевой области р. Ильядь и исследованных участках границ водных объектов

Таксон	Год / Зона									
	2008				2009				2010	
	I	IIб	IIв	IIIa	III	I	IIб	IIв	IIIa	III
<i>Limnochares aquatica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Eylais glubokensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>E. mülleri</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>E. setosa</i>	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-
<i>E. extendens</i>	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>E. rimosa</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>E. bisinuosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>E. infundibulifera</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>E. mosquensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>E. mutila</i>	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>E. tullgreni</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hydrachna cruenta</i>	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-
<i>H. globosa</i>	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-
<i>H. uniscutata</i>	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>H. uniscutata uniscutata</i>	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>H. uniscutata sinuate</i>	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>H. conjecta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. goldfeldi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hydryphantes ruber</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>H. placationis</i>	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-
<i>H. hellichi</i>	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-
<i>H. dispar</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
<i>Hydrodroma despicens</i>	-	+	+	-	-	+	+	+	+	+

Таблица 8.1.2. (продолжение)

Таксон	Год / Зона											
	2008						2009					
	I	IIб	IIв	IIIa	III	I	I	IIб	IIв	IIIa	III	I
<i>Sperchon elegans</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Leberitia porosa</i>	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+
<i>L. insignis</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. inaequalis</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. fimbriata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. gladiator</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Leberitia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Torrenticola amplexa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oxus tenuisetis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>O. longisetus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Limnesia angustata</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. maculata</i>	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. fulgida</i>	-	+	+	-	-	-	-	+	+	+	-	-
<i>L. undulata</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	+
<i>L. media</i>	-	+	+	-	-	-	-	+	+	+	-	+
<i>L. polonica</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. curvipalpis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hygrobates longipalpis</i>	-	+	+	-	-	+	+	-	+	-	-	+
<i>H. foreli</i>	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. nigromaculatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. calliger</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. squamifer</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. fluvialis</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Atractides ovalis</i>	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+

Таблица 8.1.2. (продолжение)

Таксон	Год / Зона											
	2008						2009					
	I	IIб	IIв	IIIa	III	I	I	IIб	IIв	IIIa	III	I
<i>A. nodipalpis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. spinipes</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Neumania vernalis</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. deltoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. limosa</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Unionicola aculeata</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>U. crassipes</i>	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Forelia liliacea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Piona clavicornis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. conglobata</i>	-	+	+	-	-	-	-	+	+	-	-	+
<i>P. longipalpis</i>	+	+	+	+	-	+	-	+	+	-	-	+
<i>P. coccinea</i>	+	+	+	-	-	-	-	+	+	+	-	-
<i>P. carnea</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>P. nodata</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>P. nodata</i> var. <i>lacerata</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>P. rotunda</i>	-	-	+	-	-	-	-	+	+	+	-	-
<i>P. variabilis</i>	-	+	+	-	-	-	-	+	+	+	-	-
<i>P. variabilis</i> var. <i>dispersa</i>	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>P. discrepans</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>P. uncata</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Hydrochoreutes krameri</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>H. unguulatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Tiphys ornatus</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Brachypoda versicolor</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+

Таблица 8.1.2. (продолжение)

В октябре уровень воды на станции повысился, температура воды равнялась $+3^{\circ}\text{C}$, скорость течения возросла. В первой половине октября водяные клещи были представлены видами *Sperchon elegans* и *Hygrobates fluviatilis*. Виды рода *Sperchon* населяют многие типы проточных водоемов и приспособлены к ползанию на водной растительности и камнях (Smith, 1991). Во второй половине месяца температура воды упала до 2.3°C . На дне сохранились кочки водного мха. В биотопе обнаружены *Torrenticola amplexa* (3 экз. в пробе) и *Hygrobates longipalpis* (2 экз.).

Реофильный вид *Torrenticola amplexa* со склеротизированным и сглаженным дорсо-вентрально телом, найден в зарослях водного мха. Дорсальный панцирь, составленный 4 латеральными небольшими щитками и 1 крупным, отделен от вентрального кольцевой мембранозной бороздой, длина тела $\approx 0.7\text{--}0.8$ мм. Взрослые питаются, высасывая личинок хирономид (Smith, 1991; Жаворонкова, 1999). Личинки торрентиколид паразитируют на представителях сем. Chironomidae (Smith, Oliver, 1976).

Станция 2, расположенная ниже, представляет собой плесовый участок. Здесь наблюдается резкое уменьшение скорости водотока, течение ощутимо только в центре потока. Топкое вязкое дно составлено песком с большой примесью глины и заилено принесенными течением и осажденными здесь взвесями, а также отмирающими макрофитами. Водная растительность разнообразна: куртины кубышки, заросли осоки, стрелолиста, камыша, элодеи. При обычных условиях, максимальная глубина ≥ 0.7 м, после обильных дождей глубина на станции превышала 1.5 м.

Население клещей представлено обитателями стоячих и слабопроточных вод. В отличие от реофильных форм, большинство видов непроточных водоемов может обитать в широком диапазоне химических и температурных режимов, с которыми они вынуждены сталкиваться в заросших растительностью придонных средах, в илистых субстратах мелких водоемов, в прибрежье, где температура резко меняется в течение суток.

В июле 2008 г. при температуре воды $+16.8^{\circ}\text{C}$ фауна гидрахнидий была представлена 14 видами из 5 семейств, типичными для непроточных сред обитания (*Eylais glubokensis*, *E. rimosa*, *E. mutila*, *E. tullgreni*, *Hydrachna goldfeldi*, *H. globosa*, *H. uniscutata*, *H. uniscutata uniscutata*, *H. uniscutata sinuata*, *Hy-*

drodroma despiciens, *Piona coccinea*, *P. longipalpis*, *Hygrobatas longipalpis*). Наиболее богато был представлен род *Hydrachna* (5 видов). По обилию доминировал вид *H. uniscutata sinuata* (удельное обилие — 22.6%, 12 экз. в пробе).

Виды космополитического рода *Eylais* — хорошо плавающие, красные, большие (длина тела достигает у самок некоторых видов 8 мм), мягкотелые клещи. Питаются эйлаиды, прикрепляясь к покровам ракообразных гипостомальным диском, затем пробивают покров жертвы хелицерами и высасывают добычу (Жаворонкова, 1992). Многие виды рода *Eylais* могут обитать в непроточных временных водоемах, имеющих в своем развитии ежегодно две стадии — сухую и влажную; а также в непроточных бассейнах с колеблющимся уровнем воды (Wiggins et al., 1980). Личинки рода *Eylais* поднимаются на поверхностную пленку натяжения воды и здесь отыскивают своих хозяев — водных клопов (Hemiptera) или водных жуков, закрепляясь под хитинизированными надкрыльями, в воздушных промежутках, т.к. личинки клещей воздушно-дышащие (Böttger, 1962; Smith, Oliver, 1986; Wiggins et al., 1980).

Представители рода *Hydrachna* — типичные обитатели эвтрофных стоячих и слабо текущих, заросших, неглубоких водоемов. Питаются, высасывая яйца водных насекомых с помощью клювообразно вытянутого рострума (Davids, 1973). Форма тела шаровидная, длина — до 4.5 мм. Самки, острыми хелицерами, находящимися в роструме, проделывают каналы в сосудистых водных растениях и помещают в отверстия яйца (Mitchell, 1962; Жаворонкова, 1993, 2006). Некоторые виды рода *Hydrachna* адаптировались к обитанию во временных водоемах (Wiggins et al., 1984). Личинки гидрахнид находят хозяев, плавая в толще воды, они паразитируют на водных клопах (Davids, 1973; Wiggins et al., 1980) и на некоторых водных жуках (Smith, Oliver, 1986). Личинки *Hydrachna globosa* паразитируют на водяных скорпионах *Nepa cinerea* (Böttger, 1972; Biesiadka et al., 2004).

Виды различных родов космополитического семейства Pionidae обитают практически во всех типах пресноводных сред обитания (Smith, 1987). Представители рода *Piona* отличные пловцы, активные хищники яйцекладок насекомых, ракообразных, личинок хирономид и других групп Diptera, Личинки этих

клещей паразитируют на хирономидах (Smith, 1991). Пищевое поведение обнаруженного здесь и в большинстве других биотопов вида *Piona longipalpis* сводится к активному поиску жертвы. Этот вид, пожалуй, самый большой среди представителей сем. Pionidae, населяющих водоемы пояса умеренного климата. Длина красного мягкого тела у некоторых экземпляров *P. longipalpis* достигает 5 мм.

В августе и сентябре 2008 г. шли сильные затяжные дожди. На ст. 2 заметно усилилось течение, уровень воды повысился, температура воды равнялась +16.1°C. В это время здесь были обнаружены только *Hygrobates longipalpis* и *H. foreli*, очевидно, занесенные течением со ст. 1.

Летом 2009 г. на ст. 2 фауна водяных клещей состояла из 13 видов и была почти идентична таковой 2008 г.: *Eylais rimosa*, *E. mutila*, *Hydrachna goldfeldi*, *H. globosa*, *H. uniscutata*, *H. uniscutata uniscutata*, *H. uniscutata sinuata*, *Limnesia maculata*, *L. undulata*, *Hygrobates longipalpis*, *H. hellichi*, *Neumania limosa*, *Arrenurus* sp., *Hydrachna goldfeldi* и *H. uniscutata* присутствовали в большинстве — по 6 экз., *E. rimosa* — 4 экз., другие виды представлены 1–3 особями. В августе видовое разнообразие гидрахнидий снизилось до 2 видов: занесенная со ст. 1 *Lebertia porosa* — 2 особи, *Hygrobates longipalpis* — 2 особи.

В мае 2010 г. на ст. 2 при температуре воды +15.7°C обнаружен один вид в единственном числе — (*Arrenurus*) *Megaluracarus globator*. Род *Arrenurus*, включающий 4 подрода (Соколов, 1940) — один из самых больших родов водяных клещей (> 700 описанных видов (Smith, 1991)) состоит, в основном, из эвритермных форм, обитающих в заросших зонах стоячих и слабопроточных водоемов. Многие представители арренурид обитают в родниках (Smith, 1991), встречаются во временных водоемах, некоторые освоили заболоченные воды и сфагновые трясины (Smith, 1987). Тело арренурид покрыто жестким панцирем, составленным вентральным и дорсальным щитками. Они способны плавать, но, в основном, передвигаются, ползая по субстрату и по стеблям водных растений. Самцы отличаются от самок наличием придатка на конце тела и различными выростами. Питаются остракодами и ракообразными (Davids et al., 1981; Жаворонкова, 1990). Личинки

паразитируют на стрекозах, мухах некоторых семейств, на комарах (Smith, Oliver, 1986; Smith, 1987, 1991).

В начале июня 2010 г. уровень воды поднялся, температура воды достигла +17.6°C. Акарофауна была представлена 5 видами: *Eylais extendens*, *Hydrodroma despiciens*, *Hygrobates longipalpis*, *Piona coccinea* и *Arrenurus globator* (численность видов в пробе — от 1 до 2 экз.).

В середине июня уровень воды значительно поднялся, скорость потока увеличилась, температура воды понизилась до +14.3°C. Обнаружено 5 видов водяных клещей: *Eylais mutila*, *Hydrachna conjecta*, *H. goldfeldi*, *Hygrobates fluviatilis*, *H. foreli* (1–2 экз. в пробе). К концу июня – началу июля станция оставалась полноводной, температура воды составляла +19.2°C. Отловили 3 вида: *Eylais* sp., *Piona variabilis* и *Hydrachna globosa*. Последний вид — типичный обитатель эвтрофных стоячих и слабо текущих, заросших, неглубоких водоемов. Встречается в солоноватых и щелочных озерах, в торфяных болотах (Соколов, 1940; Davids et al., 2007).

В середине и в конце июля температура воды на станции поднялась до +23.6°C. Здесь обнаружили 7 видов водяных клещей в единичных экземплярах: *Limnochares aquatica*, *Eylais extendens*, *Hydrodroma despiciens*, *Hydrachna conjecta*, *Hygrobates longipalpis*, *H. calliger*, *H. nigromaculatus*, *H. calliger*, скорее всего, был занесен течением со ст. 1.

К началу августа участок реки сильно обмелел, глубина на русле составляла ≈ 0.6 м, температура воды +22.4°C, но течение было достаточно сильным. Видовое разнообразие водяных клещей, имевшее смешанный характер из форм, характерных для проточных, полупроточных и непроточных участков, представлено 7 видами: *Hydrodroma despiciens*, *Lebertia fimbriata*, *Lebertia* sp., *Hygrobates longipalpis*, *H. fluviatilis*, *Piona longipalpis* и *Brachypoda versicolor*. Доминирующих видов не было.

Вид *Brachypoda versicolor*, живущий в слабопроточных и стоячих водоемах с заиленным дном, имеет плоское тело с дорсо-вентральным панцирем, разделенным латерально мембранозной бороздой, длина тела — 0.5–0.7 мм. Взрослые и дейтонимфы плавают. Питание неизвестно. Личинки рода *Brachypoda* па-

разитируют на хирономидах (*Orthoclaadiinae* и *Chironominae*) (Smith, 1984)

В конце августа на станции было зафиксировано 5 видов гидрахнидий, доминировали *Hygrobates longipalpis* (уд. обилие — 80%, 66 экз. в пробе) и *Limnochares aquatica* (уд. обилие — 19.4%, 18 экз.). Кроме того здесь были обнаружены *Hydrodroma despiciens*, *Hygrobates longipalpis*, *H. foreli* и *Arrenurus globator*. Общая численность гидрахнидий в пробе составляла 93 экз.

Limnochares aquatica — не плавающий красный мягкотелый клещ, с длиной тела до 4.2 мм, распространен в Голарктике (Von Viets, 1978). Жизненный цикл развития *L. aquatica* усложнен несколькими вставочными линьками (Вайнштейн, 1980). Личинки этого вида используют в качестве хозяев клопов-водомеров (*Hydrometridae* и *Gerridae*) (Böttger, 1972; Smith, 1987). Половозрелые и дейтонимфы питаются личинками хирономид, прикрепляясь гипостомальным диском к головной капсуле личинки (Жаворонкова, 1990 а). Обычен на заиленном грунте стоячих и слабoproточных водоемов, встречается в трясинных средах обитания (Smith, 1987).

В начале сентября на ст. 2 обнаружено 7 видов водяных клещей, продолжали доминировать *Hygrobates longipalpis* (уд. обилие — 61%, 57 экз. в пробе) и *Limnochares aquatica* (уд. обилие — 15%, 13 экз.). В сентябре появились дополнительные виды: *Neumania vernalis*, *Unionicola crassipes*, *Mideopsis orbicularis* и *Torrenticola amplexa*, занесенная сюда со ст. 1. К концу сентября качественное разнообразие сократилось до 4 видов при количественном преобладании тех же *Hygrobates longipalpis* и *Limnochares aquatica*. Общая численность клещей в пробе снизилась до 15 экз.

В октябре при температуре воды +3°C, подъеме уровня и выраженном течении в пробах обнаруживалось 2–3 вида водяных клещей в единичных экземплярах.

Фронтальная зона устьевой области р. Ильдь. Сборы на ст. 4 проводили в заливе на левом берегу. Сильно заиленное топкое, с включениями глины дно резко обрывается в русловую часть реки. Глубина в обычные годы варьировала от 0.3 до 1 м. На дне залива изредка попадались большие, занесенные разлагающимся органическим детритом, камни. Залив характеризует-

ся неустойчивым бассейном, что типично для временных водоемов. Его объем диктуется климатическими показателями, в периоды дождей залив довольно широк и заметно подтопляет берег. Во время засухи его акватория значительно сокращается, оставляя на берегу вязкую полосу глины с илом. В летние сезоны в заливе наблюдается обильная водная растительность: рдесты, кувшинка, омежник, тростник, гречиха водная, стрелолист, ряска, нитчатая — в большом количестве.

Фауна водяных клещей весной 2008 г. была представлена 13 эвритермными формами — обитателями стоячих и слабопроточных вод: 2 вида сем. Hydryphantidae, 5 видов сем. Pionidae, 3 — сем. Limnesiidae, по 1 — семейств Hydrodromidae, Unionicolidae, Arrenuridae. Численность всех клещей в пробе составляла 75 экз. Доминировали стагнобионтные виды: *Limnesia maculata* (уд. обилие — 37.3%, 28 экз. в пробе) и *Piona coccinea* (уд. обилие — 17.3%, 13 экз.).

Limnesia maculata, как все виды сем. Limnesiidae, хороший пловец, с широким диапазоном жертв, включающим личинок хирономид, ракообразных, кладки насекомых, икру рыб. Длина яйцевидного тела взрослых лимнезиид варьирует, достигая 2.2 мм. Водные личинки паразитируют на хирономидах (Böttger, 1972; Smith, Oliver, 1986).

Летом наблюдалось “цветение” синезеленых водорослей. Уровень воды повысился вследствие прошедших ранее ливневых дождей. Качественный состав гидрахнидий на станции включал 8 видов с максимальной численностью в пробе *Piona variabilis* var. *dispersa* (7 экз. в пробе), при общей численности всех видов 20 экз.

Осенью отмечено всего 2 вида: *Arrenurus globator* (5 экз. в пробе) и *Unionicola aculeata* (2 экз. в пробе).

В 2009 г. в июле на ст. 4 обнаружено 13 видов водяных клещей из 8 семейств. Больше число видов содержало сем. Hydrachnidae: *Hydrachna globosa*, *H. goldfeldi*, *H. uniscutata*, *H. uniscutata uniscutata*. Присутствовали так же *Limnesia undulata*; 2 вида сем. Eylaidae: *Eylais rimosa* и *E. mutila*. Большинство форм было представлено 1 экз.

В начале августа качественное разнообразие гидрахнидий здесь включало 11 видов, при общей численности в пробе

52 экз. Доминировали *Hydrodroma despiciens* (уд. обилие — 30%, 14 экз. в пробе), *Limnesia maculata* (уд. обилие — 25%, 13 экз.) и *Piona globata* (уд. обилие — 15.4%, 8 экз.).

Весной 2010 г. температура воды на станции равнялась +22.8°C. При общей численности 15 экз. выявлено 4 вида гидрахнидий: *Piona coccinea*, *P. longipalpis*, *Limnesia maculata* и *Arrenurus* sp. Наибольшая численность в пробе была у *P. coccinea* (11 экз.).

В начале июня на водной растительности станций 4 и 5 обнаружены многочисленные яйцекладки эйлайд. Кладки содержали до 3000 и более яиц. На ст. 4 отловлено 13 видов водяных клещей из 7 семейств: сем. Eylaidae насчитывало 2 вида, сем. Hydrachnidae — 1, сем. Hydryphantidae — 2, сем. Hydrodromidae — 1, сем. Limnesiidae — 1, сем. Pionidae — 4 вида. Гидрахнидии этого биотопа — обитатели стоячих или слабопроточных водоемов. Доминировали *Piona coccinea* (уд. обилие — 38%, 26 экз. в пробе) и *Hydrodroma despiciens* (уд. обилие — 14.3%, 11 экз.). Общая численность составила 77 экз. особей.

Водяные клещи сем. Hydryphantidae (на этой станции — *Hydryphantes dispar* и *H. placationis*) сохранили на разных этапах развития многие примитивные экологические, морфологические и поведенческие характеристики, свойственные наземным краснотелковым клещам (Вайнштейн, 1980; Wiggins et al., 1980; Тывзовский, 1990; Smith, 1991). Они адаптированы к пограничным водным средам: к зарослевым прибрежным зонам озер, прудов, болот, к зонам водного мха в потоках (в сентябрьском сборе 2010 г. вид *H. hellichi* был обнаружен именно в моховой “подушке”). Виды сем. Hydryphantidae отмечены во всех типах проточных сред обитания (Di Sabatino et al., 2000), где обитают в убежищах, обеспечивающих укрытия от быстрого течения: под камнями, в моховых “подушках”, в плотных зарослях шелковника. Во временных водоемах гидрифантиды приспособились на стадиях дейтонимфы и имаго, пережить сухую фазу бассейна в микросредах с устойчивой влажностью: под камнями, в щелях упавших в воду деревьев, в грязевом субстрате (Соколов, 1940; Wiggins et al., 1980). Когда вода весной возвращается в водоем, дейтонимфы и взрослые становятся активными. Питаются гидрифантиды яйцами водных насекомых (Smith, Oliver,

1986). Вылупившиеся личинки поднимаются на поверхностную пленку воды и, бегая по ней, отыскивают своих хозяев — насекомых отр. Diptera (п/отр. Nematocera), находящихся в состоянии линьки (Smith, Oliver, 1976).

В середине июня на ст. 4 отловлено 10 видов гидрахнидий: *Eylais rimosa*, *Hydrodroma despiciens*, *Hydryphantes ruber*, *H. placationis*, *Oxus tenuisetis*, *Piona uncata*, *P. coccinea*, *Hydrochoreutes krameri*, *Arrenurus papillator*, *Arrenurus* sp.2. Общее количество клещей в пробе — 27 экз. Самым многочисленным был *Eylais rimosa* — 5 экз. в пробе. Вода заметно прибыла, температура воды была +16.4°C.

Семейство Oxidae представлено в нашем материале двумя представителями рода *Oxus*: *O. tenuisetis* и *O. longisetus*. Оксиды, по данным Смита (Smith, 1987), встречаются в торфяниках и болотистых средах обитания, их находят в постоянных водоемах, на границах сфагновых трясин. Они типичные обитатели непроточных заросших водных сред с заиленным или песчаным дном. Сигарообразное тело оксид покрыто вентральным панцирем и имеет длину до 1.4 мм. Ноги сгруппированы мутловчато у фронтального конца тела. Личинки паразитируют на хирономидах (Smith, 1987). Взрослые клещи питаются, высасывая личинок хирономид, прикрепляясь к выростам тела (Жаворонкова, 2009).

К концу июня — началу июля температура воды повысилась до 24.3°C. На станции обнаружено 8 видов гидрахнидий, общее количество клещей в пробе равнялось 18 экз. По численности выделялся олиготрофный голарктический вид *Piona nodata* (Олексив, 1992; Von Viets, 1978) — 6 экз., остальные виды представлены по 1, 2 и 4 экз.

В середине июля число видов гидрахнидий возросло до 12, их общая численность в пробе составила 38 экз. Преобладала по количеству *Limnesia maculata* — 8 экз. в пробе, другие виды были малочисленны. При относительно большом видовом разнообразии, количественные значения конкретных видов не велики (1–2 экз.). Вода на станции «зацвела», источая запах сероводорода, уровень упал. На берегу образовалась топь с гниющими остатками высшей водной растительности. Температура воды равнялась +28.2°C.

К концу месяца вода в заливе отступила от берега примерно на 1 м, усилился запах сероводорода. В сборе обнаружено 14

видов клещей из 7 семейств: Hydrodromidae — 1 вид, Hydriphantidae — 1, Pionidae — 5, Limnesiidae — 1, Unionicolidae — 2, Aturidae — 1, Arrenuridae — 3 вида. Почти все виды имели минимальную численность по 1–3 экз. Тем поразительнее оказалось господство на станции вида *Hydrodroma despiciens* (уд. обилие — 75.3%, 73 экз. в пробе). Общая численность всех клещей составила 97 экз. Очевидно, сложившиеся условия были комфортны для *Hydrodroma despiciens*, учитывая наличие в биотопе огромного количества пищи — кладок водных насекомых, и известную эвритермность и эврибионтность этого вида.

В середине августа 2010 г. температура воздуха достигала +40°C, воды — +28.1°C. Уровень воды значительно упал, залив почти высох, река вошла в свои истинные берега. Вода — зеленая от “цветущих” водорослей. Фауна гидрахнидий, при общей численности 15 экз. в пробе, содержала 3 вида: *Hydrachna globosa*, *Eylais rimosa* и *Limnesia media*. Вид *Hydrachna globosa* был представлен 6 половозрелыми формами и 6 дейтонимфами, являясь наиболее многочисленным на станции.

К концу августа фауна водяных клещей увеличилась до 8 видов: *Hydrodroma despiciens*, *Hydrachna globosa*, *H. uniscutata*, *Limnesia media*, *Unionicola aculeata*, *Piona longipalpis*, *Arrenurus tricuspidator*, (A.) *Micruracarus sinuator*. Наибольшую численность имела *Unionicola aculeata* — 9 экз. в пробе. Всего было собрано 19 экз. гидрахнидий.

Вид *Unionicola aculeata* посещает и использует хозяев — двустворчатых моллюсков (в основном, представителей сем. Unionidae) для откладки яиц и трансформации покоящихся стадий (Hevers, 1980). Самки *U. aculeata* откладывают свои яйца с помощью модифицированного яйцеклада в ногу и мантию моллюсков (Mitchell, 1955). Половозрелые клещи и дейтонимфы ведут планктонный образ жизни, хищничая и питаясь ракообразными и личинками хирономид (Hevers, 1980). Вылупившиеся личинки *U. aculeata* покидают раковину и плавают в придонном слое, отыскивая личинок хирономид, к которым они прикрепляются, перебираясь затем на куколку хирономиды. Куколка поднимается к поверхности воды, для преобразования в имаго — летающее насекомое. Личинка *U. aculeata* перебирается на насекомое, и

начинает питаться. Настоящая паразитическая фаза начинается только на имаго хирономиды (Hevers, 1980).

В сентябре на ст. 4 обнаружено 5 видов гидрахнидий: *Limnesia media*, *L. undulata*, *Unionicola aculeata*, *Neumania vernalis*, *Arrenurus globator*. По численности лидировала *U. aculeata* — 37 экз. в пробе (уд. обилие — 88.4%), остальные виды были представлены 1–2 экз.

В начале октября уровень воды упал примерно на 2 м. Температура воды у берега равнялась +6.1°C. Высшая водная растительность отсутствовала, за исключением нескольких листьев кубышки. Фауна клещей состояла из 3 видов: *Unionicola aculeata*, *Neumania vernalis* и *Mideopsis orbicularis*. Два последних вида найдены в единичных экземплярах. Численность *Unionicola aculeata* равнялась 28 экз. (уд. обилие — 93%).

К концу октября температура воды понизилась до +3.2°C. На станции в единичных экземплярах обнаружены *Hydrodroma despicens* и *Unionicola crassipes*.

Станция 5 находилась на правом берегу. Глубина у берега 0.2–0.5 м, грунт — заиленный песок с включениями фрагментов отмерших макрофитов, заметно течение реки. Водная растительность представлена тростником, кувшинкой, рдестами, омежником, рогозом, стрелолистом, камышом, ряской, шелковником. На урезе воды располагался пояс осоки.

В 2008 г. в мае температура воды у берега равнялась +16°C. Отловлено 10 видов водяных клещей из 6 семейств: Eylaidae — 1 вид, Hydryphantidae — 2, Pionidae — 4, Limnesiidae — 1, Unionicolidae — 1, Arrenuridae — 1 вид. Наиболее многочисленными были *Piona coccinea* (уд. обилие — 38.5%, в пробе 25 экз.) и *P. variabilis* (уд. обилие — 23%, 15 экз.). Всего в пробе было 65 экз. гидрахнидий.

Июльский сбор выявил 7 видов водяных клещей, представленных 1–2 экз.: *Eylais extendens*, *E. setosa*, *Limnesia angustata*, *Piona coccinea*, *P. variabilis*, *P. variabilis* var. *dispersa*, *Arrenurus* sp. Общая численность составила 13 экз. в пробе.

В сентябре 2008 г. было отловлено 5 экз. клещей 4 видов: *Eylais mosquensis*, *Piona coccinea*, *Hygrobates longipalpis* и *Arrenurus globator*.

В июле 2009 г. зарегистрировано 6 видов гидрахнидий: *Piona conglobata*, *Limnesia maculata*, *L. fulgida*, *Hydrodroma despiciens*, *Eylais infundibulifera*, *E. glubokensis*. Августовская фауна содержала 12 видов с общей численностью 57 экз. Доминировали по численности *Limnesia maculata* (уд. обилие — 26.3%, в пробе — 15 экз.), *Piona conglobata* (уд. обилие — 15.8%) и *Unionicola crassipes* (уд. обилие — 14%).

Самки водяных клещей голарктического олигосапробного вида *Unionicola crassipes* (Von Viets, 1978; Олексив, 1992), используя снабженный шипообразными щетинками яйцеклад, откладывают яйца под покровную ткань пресноводных губок сем. Spongillidae (Böttger, 1972). Вылупившиеся личинки, плавая у дна, отыскивают своих хозяев — личинок хирономид. Личинки хирономид поднимаются к поверхности воды и преобразуются в куколок, при этом личинки клещей перебираются на куколок, прикрепляясь гнатосомой в области ног будущего имаго насекомого. При линьке куколки в насекомое, личинки клещей пассивно перетаскиваются через покров куколки на появляющееся имаго, где начинается паразитическая фаза. Напитавшиеся личинки клещей покидают хозяина и падают в воду, где вновь отыскивают пресноводных губок и внедряются в них для трансформации в нимфохризалис, и, затем, в активную дейтонимфу. Преобразование дейтонимфы во взрослого клеща происходит так же в губке (Böttger, 1972). Половозрелые клещи *U. crassipes* — хорошие пловцы и ведут жизнь планктонных организмов, встречаются в открытых областях больших озер, в реках, небольших водоемах, болотах и торфяниках (Smith, 1987). Питается этот вид ракообразными.

Наибольшее видовое разнообразие на ст. 5 в 2009 г. наблюдали в августе — 12 видов водяных клещей при общей численности 57 экз. в пробе. Доминировали *Limnesia maculata* (уд. обилие — 29%, 15 экз. в пробе) и *Piona conglobata* (17%, 9 экз.).

Весной 2010 г. было обнаружено 6 видов гидрахнидий при общем числе в пробе 32 экз. Преобладала *Hydrodroma despiciens* (уд. обилие — 50%, 16 экз. в пробе).

В начале июня произошло резкое изменение видового богатства и численности клещей. Качественное разнообразие на станции возросло до 21 вида, общая численность до 327 экз. в пробе.

Все обнаруженные формы можно отнести к стагнобионтам, предпочитающим непроточные воды. Наибольшим видовым разнообразием выделялось сем. Pionidae — 6 видов, сем. Hydrachnidae включало 3 вида, сем. Hydryphantidae — 2, сем. Hydrodromidae — 1, сем. Limnesiidae — 3, семейства Unionicolidae, Eylaidae, Arrenuridae — по 2 вида. Доминировали по удельному обилию *Hydrodroma despiciens* (50.2%, 164 экз. в пробе), *Piona coccinea* (21.4%, 70 экз.), *Limnesia maculata* (6.4%, 21 экз.) и *Piona conglobata* (6.4%, 21 экз.).

На этой станции отловлены два вида, характерных для непроточных водных объектов — представители сем. Pionidae рода *Hydrochoreutes*: *H. unguatus* и *H. krameri*, питающиеся ракообразными. Личинки этих видов паразитируют на хирономидах (Smith, Oliver, 1986).

К середине июня 2010 г. акарофауна в данном биотопе насчитывала 14 видов при общей численности в пробе 133 экз. Семейству Pionidae принадлежало 5 видов, сем. Limnesiidae — 3, сем. Hydryphantidae — 2, семействам Hydrachnidae, Hydrodromidae, Eylaidae, Arrenuridae — по 1 виду. Доминировали по удельному обилию *Piona coccinea* (55.6%, 74 экз. в пробе) и *P. variabilis* (15.8%, 21 экз.).

В конце июня на ст. 5 было зарегистрировано 10 видов водяных клещей общей численностью в пробе 62 экз. По удельному обилию преобладали *Piona conglobata* (40.3%) и *P. coccinea* (19.4%). В сборе присутствовал реофильный вид *Hygrobates foreli*.

В середине июля температура воды здесь поднялась до +29.2°C. Акарофауна была представлена 11 видами: 5 видов сем. Pionidae, 3 — сем. Limnesiidae, отмечены так же *Unionicola crassipes*, *Hydrodroma despiciens* и *Arrenurus globator*. Всего в пробе находилось 33 экз. клещей. Наибольшее удельное обилие отмечено у *Piona variabilis* (18.2%) и у *P. discrepans* (15.1%).

В конце месяца на ст. 5 наблюдалось обильное “цветение”, отрицательно сказавшееся на присутствии кислорода в воде, температура которой равнялась +28°C. В это время обнаружено всего 2 вида водяных клещей: *Piona conglobata* (4 экз.) и *P. coccinea* (1 экз.).

В первой половине августа “цветение” воды на станции усилилось, у берега обнаружился замор мелких рыб (ерши, неболь-

шие окуни, всего 8 экз.). Активно разрослись ряска, тростник, много нитчатки, на глубине до 1 м — несколько листьев кувшинки. Водные растения начали гнить. Грунт стал топким. Отловлено 3 вида клещей в количестве 11 экз.: *Hydrodroma despiciens* (7 экз.), *Unionicola crassipes* (1 экз.) и *Eylais tullgreni* (3 экз.).

К концу августа видовое разнообразие клещей увеличилось до 8 видов: *Hydrachna globosa*, *H. uniscutata*, *Hydrodroma despiciens*, *Limnesia media*, *Unionicola aculeata*, *Piona longipalpis*, *Arrenurus tricuspidator* и *A. sinuator*. В пробе насчитывалось 19 экз. клещей. Наибольшая численность в сборе была у *Unionicola aculeata* (9 экз.) другие виды были представлены 1–2 экз.

В начале сентября выявлено 4 вида гидрахнидий (15 экз. в пробе): *Hydrachna globosa*, *Hydrodroma despiciens*, *Unionicola aculeata* и *Piona coccinea*. По количеству особей в сборе выделялись *Hydrachna globosa* (6 экз.) и *Piona coccinea* (5 экз.).

К концу сентября фауна гидрахнидий биотопа включала 5 видов при общей численности в пробе 43 экз. Наибольшее удельное обилие было у *Unionicola aculeata* (86%, 37 экз.).

В начале октября в биотопе было обнаружено 16 экз. *Unionicola aculeata*. Уровень воды упал примерно на 1.5 м, температура воды — до 7.9°C.

В конце октября уровень воды еще более снизился, температура воды упала до 3°C, водяных клещей не обнаружено.

Переходная зона приемника устьевой области р. Ильдъ. Станция 7 расположена в районе затопленного места слияния рек Ильдъ и Сутка на левом берегу. Дно твердое, песчаное с осколками раковин отмерших моллюсков. В летние периоды растительность представлена рдестами, кисточником, земноводной гречихой, кувшинкой, стрелолистом, камышом озерным, жерушником, осокой, нитчаткой.

Весной 2008 г. температура воды в прибрежье составляла +20°C. Акарофауна насчитывала 19 видов в количестве 153 экз. в пробе. Наиболее полно было представлено сем. Pionidae — 9 видов, сем. Limnesiidae содержало 4 вида, семейств Arrenuridae и Hydryphantidae — по 2, семейств Eylaidae и Hydrodromidae — по 1 виду. По удельному обилию преобладали *Piona variabilis* (22.9%, 35 экз.), *Limnesia maculata* (20%, 29 экз.), *Piona coccinea* (17.6%, 27 экз.) и *P. variabilis* var. *dispersa* (11%, 17 экз.). Фор-

мы, обнаруженные здесь, предпочитают непроточные или медленнотекущие воды.

Летом 2008 г. на ст. 7 наблюдалось снижение видового разнообразия и численности гидрахнидий. Отмечено 7 видов водяных клещей: *Eylais mutila*, *Hydrodroma despiciens*, *Hygrobates longipalpis*, *H. foreli*, *Limnesia undulata*, *L. maculata*, *Piona coccinea* (общее число клещей в пробе — 9 экз.).

Осенью 2008 г. на данном участке было обнаружено 4 вида клещей в единичных экземплярах: *Eylais tullgreni*, *Hydrodroma despiciens*, *Hygrobates longipalpis* и *Axonopsis complanata*.

В июле 2009 г. на ст. 7 отмечено 6 видов клещей: *Eylais infundibulifera*, *Hydrodroma despiciens*, *Limnesia maculata*, *Piona variabilis*, *P. conglobata* и *P. rotunda*. Общая численность клещей в пробе составляла 15 экз., наиболее многочисленной была *P. conglobata* (5 экз.).

В августе 2009 г. качественное богатство клещей значительно увеличилось. В пробе насчитывалось 17 видов клещей из 7 семейств: сем. Pionidae было представлено 8 видами, сем. Limnesiidae — 3, сем. Unionicolidae — 2, присутствовали так же *Hydrodroma despiciens*, *Hydrachna globosa*, *Hygrobates squamifer* и *Arrenurus globator*. Общая численность всех клещей в пробе составила 61 экз. Наиболее многочисленным был вид *Piona coccinea* (удельное обилие — 21.3%, 13 экз. в пробе).

Весной 2010 г. вода на ст. 7 стояла высоко, водой были залиты прибрежные кусты ив. Температура воды равнялась +19.4°C, у берега появилась водная растительность: жерушник, шелковник, на глубине 1 м были прошлогодние стебли камыша. В пробе обнаружено 10 видов водяных клещей (95 особей в пробе). По удельному обилию преобладали *Piona coccinea* (36.8%, 35 экз. в пробе), *Limnesia undulata* (18.9%, 18 экз.) и *L. fulgida* (13.7%, 13 экз.). Все три вида относятся к прудово-озерным формам.

К началу июня вода прогрелась до +20°C. Более разнообразной стала водная растительность, появились рдест, камыш, хвощ, водная гречиха листья кувшинки. На станции выявлено 10 видов гидрахнидий, общим числом 136 экз. Наибольшим удельным обилием обладали *Limnesia maculata* (30.9%, 42 экз.),

L. fulgida (17.6%, 24 экз.), *Hydrodroma despiciens* (16.2%, 22 экз.) и *Piona coccinea* (16.2%, 22 экз.).

В середине июня перед нашими сборами материала, прошли сильные грозы, накануне ночью температура воздуха была всего +13°C, а днем — +18°C, что не могло не повлиять на температуру воды в исследуемых биотопах: она снизилась до +17°C. В пробе обнаружено 6 видов водяных клещей по 1–2 экз.: *Hydrodroma despiciens*, *Piona coccinea*, *P. variabilis*, *P. conglobata* и *Arrenurus globator*.

К концу июня температура воды поднялась до +22.9°C. Число видов увеличилось, но количество особей оставалось не большим. В пробе были отмечены *Eylais extendens*, *Hydrodroma despiciens*, *Limnesia fulgida*, *L. maculata*, *Piona coccinea*, *P. conglobata*, *P. variabilis* и *Arrenurus globator*.

В середине июля 2010 г. “цветение” у берега простиралось полосой шириной до 4–5 м. Вода прогрелась до +29.4°C. Фауна водяных клещей включала 11 видов (35 экз. в пробе). По удельному обилию выделялись *Piona coccinea* (22.9%, 8 экз. в пробе) и *Limnesia maculata* (22.9%, 8 экз.).

В конце июля температура воды в биотопе продолжала оставаться высокой: +28.2°C. У берега отмечен замор мальков окуней. Вода стала “густой” от “цветения” водорослей. На станции обнаружили единичные экземпляры *Piona coccinea* и *Mideopsis orbicularis*.

В начале августа было обнаружено 5 видов гидрахнидий, представленных 1–3 особями: *Hydrodroma despiciens*, *Piona coccinea*, *Mideopsis orbicularis*, *Arrenurus globator* и *A. sinuator*. В конце августа фауна водяных клещей включала 7 видов: *Hydrodroma despiciens*, *Piona coccinea*, *P. conglobata*, *Forelia liliacea*, *Limnesia maculata*, *L. media*, *Arrenurus sinuator* общей численностью 26 экз. в пробе. Наибольшее удельное обилие было у *Limnesia maculata* (34.6%, 9 экз.).

В начале сентября на ст. 7 обнаружено 10 видов водяных клещей при общей численности 42 экз. в пробе. По удельному обилию преобладала *Piona coccinea* (57.1%, 24 экз.).

В конце сентября и в конце октября гидрахнидий на данном участке не обнаружили. Однако в начале октября 2010 г., когда вода на станции упала примерно на 1.5 м, а температура воды

снизилась до +9.4°C, в пробе содержались 3 вида водяных клещей: *Hydrodroma despiciens* (1 экз.), *Unionicola aculeata* (7 экз.) и *Arrenurus globator* (1 экз.).

Станция 8 характеризовалась заиленным, но твердым песчаным дном, глубиной у берега около 1.2 м, частым прибойным волнением. Водная растительность представлена доминирующим тростником, хвощем, водокрасом, кубышкой, жерушником.

В 2008 г. первые сборы клещей на ст. 8 удалось провести лишь в июле. Проба содержала 7 видов гидрахнидий по 1–2 экз.: *Eylais mutila*, *Hydrodroma despiciens*, *Hygrobates longipalpis*, *H. foreli*, *Limnesia maculata*, *L. undulata*, *Piona coccinea*.

Осенью зарегистрированы единичные особи 4-х видов клещей: *Eylais tullgreni*, *Hydrodroma despiciens*, *Hygrobates longipalpis* и *Axonopsis complanata*.

В июне 2009 г. было отмечено 5 видов клещей: *Eylais mül-leri*, *Hydrodroma despiciens*, *Limnesia undulata*, *Piona conglobata*, *P. longipalpis* общей численностью 19 экз. Наибольшее удельное обилие было у *P. conglobata* (42.1%, 8 экз.). В августе было обнаружено всего 2 вида: *Unionicola crassipes* (1 экз.) и *Piona conglobata* (2 экз.).

Весной 2010 г. водяных клещей на данном участке не обнаружено. В начале июня в сборе зарегистрировано 9 видов гидрахнидий общей численностью 94 экз. в пробе. По удельному обилию доминировали *Limnesia maculata* (28.7%, 27 экз.) и *L. undulata* (27.6%, 26 экз.). Многочисленны были *L. fulgida* (11.7%, 11 экз.) и *Piona conglobata* (11.7%, 11 экз.). Обнаружено много кладок эйлайд, содержащих до тысячи и больше яиц в одной кладке. В середине июня было отмечено 5 видов гидрахнидий по 1–2 экз. в пробе: *Eylais extendens*, *Hydrodroma despiciens*, *Piona variabilis*, *P. coccinea* и *Limnesia undulata*. В конце месяца здесь был отмечен лишь 1 вид в единственном числе — *Eylais extendens*.

В середине июля было отловлено 2 экз. *Piona conglobata* и 1 экз. *P. variabilis*, а к концу месяца, когда температура воды поднялась до 27.2°C, а высшая водная растительность начала гнить, в массе развилась нитчатка, а среди мальков рыб начался замор, водяные клещи в пробе отсутствовали.

В первой декаде августа здесь были обнаружены *Hydrodroma despicens* (1 экз.), *Limnesia fulgida* (3 экз.), *Piona longipalpis* (3 экз.), *P. nodata* (2 экз.), *Unionicola aculeata* (3 экз.) и *U. crassipes* (2 экз.). В конце августа на ст. 8 было отмечено 2 вида: *Unionicola crassipes* (3 экз.) и *Hygrobates longipalpis* (2 экз.).

В начале сентября здесь выявлено 8 видов гидрахнидий в небольших количествах: *Eylais bisinuosa* (1 экз.), *Hydrachna globosa* (1 экз.), *H. uniscutata* (1 экз.), *Limnesia undulata* (4 экз.), *Unionicola crassipes* (1 экз.), *U. aculeata* (1 экз.), *Piona conglobata* (7 экз.), *P. coccinea* (2 экз.). В конце сентября фауна гидрахнидий была представлена, в основном, 1 видом — *Unionicola crassipes* (13 экз. в пробе), кроме которого обнаружено по 1 экз. *Hydrachna globosa* и *Piona coccinea*.

В начале октября 2010 г. на ст. 8 зарегистрировано 2 вида: *Unionicola aculeata* (2 экз.) и *Hydrodroma despicens* (1 экз.). К концу октября, когда температура воды снизилась до +3.2°C, также было обнаружено всего 2 вида по одному экземпляру: *Hydrodroma despicens* и *Unionicola crassipes*.

В **предустьевом заливе** сборы проводили в районе устья “эстуария”. Дно песчано-илистое, вязкое. Растительность представлена рдестами, кисточником, элодеей, роголистником, водной гречихой, доминирующее растение — тростник. Здесь часто наблюдается волновое перемешивание, из-за чего весной 2008 и 2009 гг. не удалось провести сбор первичных материалов. В июле 2008 г. в заливе было обнаружено 2 вида водяных клещей в единственных экземплярах: *Hydrachna cruenta* и *Piona longipalpis*. В сентябре 2008 г. и в июле 2009 г. гидрахнидии в пробах отсутствовали.

В августе 2009 г. было выявлено 6 видов водяных клещей общей численностью 28 экз.: *Limnesia angustata*, *L. maculata*, *L. media*, *Piona coccinea*, *P. variabilis*, *P. discrepans*. По удельному обилию доминировала *Limnesia maculata* (60.7%, 17 экз.).

Весной 2010 г. в предустьевом заливе при температуре воды в прибрежье 17.2°C зарегистрировано 6 видов гидрахнидий (общее число особей в пробе — 17 экз.): *Hydrachna globosa*, *Hydrodroma despicens*, *Limnesia maculata*, *L. undulata*, *Piona coccinea* и *Unionicola crassipes*. Наиболее многочисленной была *L. undulata* (удельное обилие — 58.8%, 10 экз. в пробе).

В начале июня было выявлено 6 видов клещей общей численностью 48 экз. в пробе. По удельному обилию доминировали *Hydrodroma despiciens* (52.1%, 25 экз. в пробе) и *Limnesia maculata* (20.8%, 10 экз. в пробе). Отловлены так же *Piona coccinea*, *P. longipalpis*, *Limnesia fulgida* и *Arrenurus* sp.2.

К середине месяца акарофауна была представлена 11 видами: *Hydryphantes hellichi*, *Hydrodroma despiciens*, *Limnesia maculata*, *L. undulata*, *L. fulgida*, *L. media*, *Piona coccinea*, *P. longipalpis*, *P. rotunda*, *P. carnea*, *Arrenurus affinis*. Последний вид — ацидофильная форма, типичен для дистрофных истощенных вод (Biesiadka, Cichocka, 1997). В конце июня клещей на станции не обнаружено.

В середине июля при температуре воды +29.2°C отмечено 5 видов водяных клещей по 1–2 экз. каждый: *Hydrodroma despiciens*, *Piona conglobata*, *P. discrepans*, *P. variabilis*, *Limnesia fulgida*. К концу месяца вода “зацвела”, обнаружено 2 единично представленных вида: *Piona longipalpis* и *Eylais setosa*.

В начале августа в заливе зарегистрировано 5 видов гидрахнидий (по 1–2 экз.): *Limnochares aquatica*, *Piona coccinea*, *P. nodata*, *P. carnea*, *Arrenurus globator*. К концу августа на станции появились дейтонимфы вида *Piona coccinea* (29 экз. в пробе) и по 1 экз. *Limnesia maculata* и *Hydrodroma despiciens*.

Фауна водяных клещей в начале сентября здесь была представлена единичными экземплярами 4 видов: *Hydrachna globosa*, *Piona coccinea*, *P. conglobata*, *Arrenurus sinuator*, но в конце месяца и в октябре водяных клещей не обнаружено.

В литоральной зоне **Волжского плеса Рыбинского водохранилища** часто наблюдается сильное волнение, поэтому к ним трудно, а иногда невозможно подойти на судне или лодке. Качественное разнообразие фауны водяных клещей здесь не велико, каждый вид представлен, в основном, 1–2 экз. Частые прибойные волны с водохранилища не позволяют гидрахнидиям надолго обосноваться в этих биотопах. Дно на двух изученных участках — песчаное, заиленное, но твердое. Водная растительность представлена практически единственным растением — тростником. Водяные клещи появляются в тростниковых сообществах в присутствии других водных растений, при наличии на стеблях тростника нитчатки или водного мха.

В 2008 г. и в октябре 2010 г. из-за штормовой погоды собрать первичный материал в прибрежье водохранилища не удалось. В июле и августе 2009 г., в начале и в конце июня 2010 г. водяных клещей не обнаружено.

Лишь в середине июня 2010 г. в единичных экземплярах было отмечено 5 видов гидрахнидий: *Eylais glubokensis*, *Hydrodroma despiciens*, *Limnesia maculata*, *Piona conglobata*, *Lebertia porosa*. Реофильный вид *L. porosa*, вероятно, занесен течением. В середине июля был отловлен 1 экз. *Limnesia maculata*. В середине августа 2010 г. на одной станции в прибрежье нашли два вида гидрахнидий (по 2 экз.): *Piona longipalpis* и *Limnesia media*, на другой — 2 экз. *Lebertia porosa*. В конце августа на первом участке были отмечены: *Limnesia maculata*, *L. media*, *L. undulata*, *Piona longipalpis* и *P. coccinea*; самым многочисленным был вид *P. longipalpis*, в то время как на втором участке — *P. coccinea* (2 экз.) и *P. nodata* (1 экз.). В начале сентября на одном участке литорали зарегистрировано 4 вида водяных клещей: *Lebertia gladiator* (2 экз.), *Limnesia maculata* (1 экз.), *L. undulata* (2 экз.) и *Unionicola aculeata* (1 экз.), на втором — *Limnesia undulata* (1 экз.) и *Hygrobates longipalpis* (2 экз.). В конце месяца обнаружены *Lebertia gladiator* (2 экз.) и *Limnesia maculata* (1 экз.).

В целом, полученные результаты позволили выявить, что к настоящему времени в р. Ильдь, ее устьевой области и в литоральной зоне Волжского плеса Рыбинского водохранилища зарегистрировано 97 видов водяных клещей из 17 семейств и 23 родов (табл. 8.1.1). В устьевой области за 2008–2010 гг. отмечено 82 вида гидрахнидий из 16 семейств и 22 родов (табл. 8.1.2), что составляет 84.5% от всех выявленных в реке ранее и в период данного исследования водяных клещей (Жаворонкова, 2003).

Число видов гидрахнидий устьевой области одного малого притока составляет 39.4% от количества водяных клещей, зарегистрированных в бассейне Верхней Волги, 55.4% — от числа водяных клещей, отмеченных в Рыбинском водохранилище (Жаворонкова, 2000 а), и примерно 16.4% — от числа видов, известных для России (Тузовский, 1997). При этом здесь обнаружено 54 вида водяных клещей, не отмеченных ранее для разнотипных участков изучаемой реки. Виды *Axonopsis complanata* и *Megaluracarus caudatus* обнаружены в регионе впервые.

Интересно отметить, что в условиях аномальной жары 2010 г. наблюдалось увеличение общего видового богатства гидрахнидий как на всей обследованной акватории (зарегистрировано 26 видов, не отмечавшихся ранее) (табл. 8.1.2), и в отдельных участках устьевой области реки и граничащих водных объектов (рис. 8.1.1).

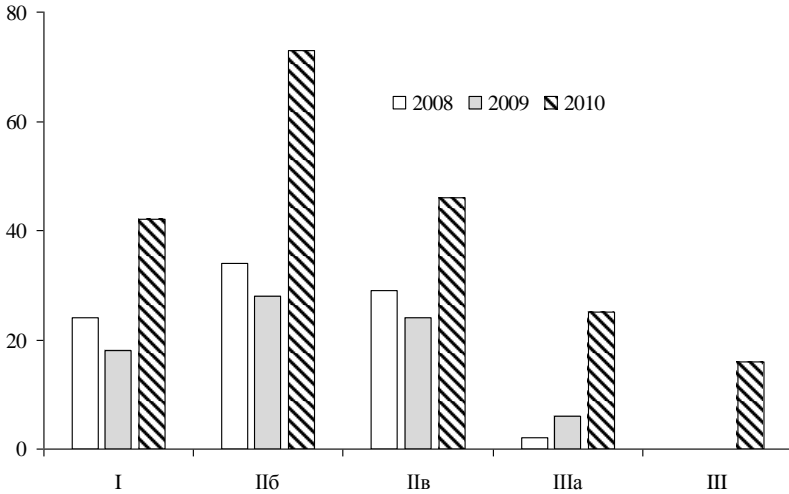


Рис. 8.1.1. Межгодовые изменения видового богатства водяных клещей в исследованных зонах устьевой области р. Ильдь и участках граничащих водных объектов.

Наибольшим разнообразием отличаются семейства Pionidae (19 видов) и Arrenuridae (16 видов). По 1 виду представлено в семействах Limnocharidae, Piersigiidae, Hydrodromidae, Sperchontidae, Torrenticolidae и Aturidae. Наибольшие количества новых для р. Ильдь видов, обнаруженных в устьевой области, содержали семейства Eylaidae и Pionidae — по 9 видов; сем. Arrenuridae пополнилось 8 видами; к сем. Hydrachnidae прибавились 7 видов; семейства Hygrobatidae и Unionicolidae увеличили свое видовое разнообразие на 4 вида; к семействам Hydryphantidae, Lebertiidae и Limnesiidae добавилось по 3 вида; к сем. Oxidae — 2 вида, ранее не зарегистрированные в р. Ильдь: *Oxus tenuisetis* и *O. long-*

isetus. Выявлено новое для реки семейство — Sperchonidae (*Sperchon elegans*).

В зоне свободного течения реки основу видового богатства составляли виды, типичные для речных условий, что особенно ярко проявлялось на ст. 1, характеризующейся быстрой скоростью течения. Здесь выявлены представители сем. Lebertiidae (род *Lebertia*), Hygrobatidae (роды *Hygrobates*, *Atractides*). Кроме них здесь так же обитали *Piona longipalpis* и (*Arrenurus*) *Micrarrenurus ablator*, предпочитающие стоячие воды. Число видов, характерных для стоячих вод, возрастало в плесовом участке зоны свободного течения реки (ст. 2), где отмечены представители семейств Eylaidae, Hydrachnidae, Limnesiidae, Pionidae и Hygrobatidae (табл. 8.1.2), среди которых наибольшую численность в разные периоды обнаруживали *Limnochares aquatica*, *Hydrachna uniscutata*, *H. goldfeldi*, *Hygrobates longipalpis*.

Однако в экстремальных погодных условиях 2010 г. сложившийся комплекс водяных клещей этого биотопа был не однажды нарушен частыми снижениями и поднятиями уровня воды, изменениями скорости течения. Вследствие этого водяные клещи иногда вообще отсутствовали на станциях, или появлялись в заметных количествах не характерные виды, среди которых на ст. 1 отмечены: *Eylais extendens*, *Limnochares aquatica*, *Hydrodroma despiciens*, *Limnesia fulgida*, *Unionicola crassipes*. На ст. 2, представляющей собой плесовый участок, где обитают виды, приуроченные к непроточным и слабопроточным водам, в разные сезоны вегетационного периода 2010 г. появлялись занесенные со ст. 1 *Lebertia fimbriata*, *Lebertia* sp., *Torrenticola amplexa*, *Hygrobates fluviatilis*, *H. calliger*, *H. foreli*.

Фауна водяных клещей устьевой области имеет смешанный характер благодаря присутствию реофильных видов и представителей прудово-озерной фауны с явным преобладанием видов, обитающих в условиях отсутствия проточности.

Фронтальная зона устьевой области р. Ильдь отличалась наибольшим видовым богатством водяных клещей (рис. 8.1.1). Здесь заметно увеличилось число видов сем. Pionidae, предпочитающих стоячие воды. По численности в разные сезоны доминировали хорошо плавающие формы, характерные для стоячих вод: виды семейств Eylaidae, Pionidae (*Piona coccinea*,

P. variabilis, *P. conglobata*), Limnesiidae (*Limnesia maculata*), Hydrodromidae (*Hydrodroma despiciens*), Hydrachnidae (*Hydrachna globosa*), Unionicolidae (*Unionicola aculeata*). В условиях аномальной жары в 2010 г. во фронтальной зоне увеличилось число видов сем. Arrenuridae (9 видов), а в ее верховье (на ст. 4) отмечено наибольшее за все время наблюдений число видов водяных клещей — 39.

Видовое богатство гидрахнидий переходной зоны приемника устьевой области р. Ильдь уступало таковому во фронтальной зоне устьевой области, но было незначительно выше, чем в зоне свободного течения реки и заметно больше, чем в предустьевом заливе и в водохранилище (рис. 8.1.1). Основу видового состава клещей в переходной зоне приемника устьевой области реки составляли виды, характерные для непроточных условий. Наиболее богато представлены семейства Pionidae (9 видов) и Limnesiidae (5). Максимальное число видов (19) отмечено весной 2008 г. на верхнем участке зоны. Преобладали *Piona coccinea*, *P. variabilis*, *P. variabilis* var. *dispersa* и *Limnesia maculata*. Нижний участок зоны заметно беднее гидрахнидиями, что объясняется, как мы полагаем, относительно частым прибойным волнением.

Еще более часто и сильно прибойное волнение, нагоняемое из водохранилища, ощущается в предустьевом заливе. Здесь фауна водяных клещей так же представлена видами, характерными для непроточных условий. Наибольшее видовое разнообразие клещей (11 видов) наблюдали в июне 2010 г. Доминировали *Hydrodroma despiciens* (уд. обилие 42.4%) и *Piona longipalpis* (уд. обилие 31.8%). В остальных сборах количество видов водяных клещей не превышало 6 экз.

Очень бедная фауна водяных клещей обнаружилась в литоральной зоне Волжского плеса Рыбинского водохранилища (рис. 8.1.1, 8.1.2). Ее основу здесь составляют обитатели непроточных и слабопроточных вод.

Исследованные зоны устьевой области р. Ильдь и участки граничащих водных объектов различались не только по видовому богатству и составу клещей, но и по такому показателю, как их суммарное обилие (*N*, экз./в пробе). Так, наибольшая численность водяных клещей регистрировалась в устьевой области реки,

причем, практически ежегодно — в ее фронтальной зоне, несколько ниже она была в переходной зоне приемника (рис. 8.1.2). На участках граничащих водных объектов численность клещей была значительно ниже, достигая минимальных величин в литоральной зоне Волжского плеса водохранилища, где в отдельные сезоны клещи не обнаруживались или были представлены единичными экземплярами.

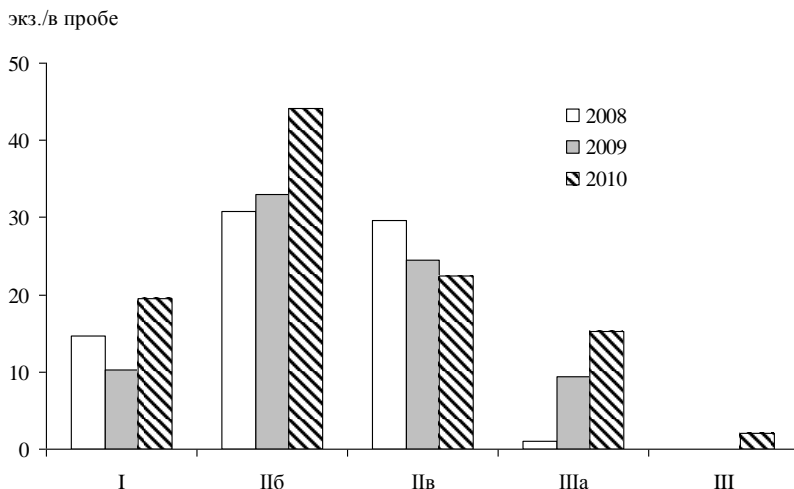


Рис. 8.1.2. Межгодовые изменения средних за вегетационный период величин суммарного обилия (N , экз./в пробе) водяных клещей в исследованных зонах устьевой области р. Ильдь и участках граничащих водных объектов.

В аномально жаркий 2010 г. в большинстве изученных зон наблюдалось увеличение численности клещей, исключение регистрировалось лишь в переходной зоне приемника устьевой области, где численность несколько сократилась, хотя ее межгодовые значения были наиболее близкими (рис. 8.1.2).

Таким образом, изменение видового богатства и суммарной численности водяных клещей свидетельствует о проявлении краевого эффекта в устьевой области притока водохранилища, в частности, в ее фронтальной зоне, где создаются благоприятные условия для развития комплекса видов, характерных для разнотипных местообитаний. В условиях аномальной жары 2010 г.

наблюдалось увеличение общего видового богатства и численности гидрахнидий всей обследованной акватории (зарегистрировано 26 видов, не отмечавшихся ранее), так и отдельных зон устьевой области притока и участков граничащих водных объектов (рис. 8.1.1, 8.1.2). Однако и в этом случае, по-прежнему, максимальное число видов и численность клещей были характерны для устьевой области притока, точнее, ее фронтальной зоны.

8.2. СВОБОДНОЖИВУЩИЕ ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ (TURBELLARIA)*

Турбеллярии — примитивно организованные животные, относятся к числу наиболее обычных представителей водных биоценозов. Их можно обнаружить в морях, озерах, реках, болотах, временных водоемах. Достигая высокой численности, ресничные черви играют существенную роль в функционировании донных и зарослевых биоценозов. Они характеризуются как активные хищники, обладающие широким спектром питания. Массовое развитие турбеллярий может оказывать существенное влияние на обилие первичных консументов, в прибрежных и зарослевых ценозах они могут подрывать кормовую базу молоди рыб.

Материал собирали на стандартных станциях устьевой области р. Ильдь и граничащих водных объектов (рис. 3.1) в мае–октябре 2007–2013 гг. Сборы проводили в прибрежных мелководных участках, преимущественно в зарослях высшей водной растительности. Пробы для изучения качественного состава отбирали сачком с размером ячеи 81 мкм, предварительно взмучивая воду, для количественного учета через сачок профильтровывали 50 л воды. Обработку проб проводили в лабораторных условиях, определение турбеллярий осуществляли в живом виде, используя микроскоп с водяной и масляной иммерсией. Всего отобрано и обработано около 300 проб. Турбеллярий оценивали по видовому составу, числу видов, встречаемости, численности и биомассе (Методика изучения ..., 1975). Расчет биомассы осуществляли по номограммам (Численко, 1968). Для сравнения фауны турбеллярий различных зон использовали коэффициент фаунистического сходства Серенсена (Песенко, 1982).

За время исследования обнаружено 46 видов турбеллярий, относящихся к 5 отрядам и 10 семействам (табл. 8.2.1). Наибольшее число видов относится к отр. *Neorhabdocoela* — 34 вида, остальные отряды были представлены значительно беднее: отряды *Tricladida* и *Macrostomida* насчитывали 4 и 5 видов соответственно, отр. *Catenulida* — 2 вида, отр. *Lecithoepitheliata* — 1 вид.

* Е. М. Коргина

Таблица 8.2.1. Видовой состав и встречаемость (%) турбеллярий в период исследования

Таксон	Год							Встреча- емость
	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	
Отр. Catenulida								
Сем. Stenostomidae								
<i>Stenostomum leucops</i> Duges	+	+	+	+	+	+	+	100.0
<i>S. unicolor</i> O. Schmidt	+	+	–	+	+	+	+	85.7
Отр. Macrostomida								
Сем. Macrostomidae								
<i>Macrostomum rostratum</i> Papi	+	+	+	+	+	+	+	100.0
<i>M. distinguendum</i> Papi	+	+	+	+	+	+	+	100.0
<i>M. orthostylum</i> M. Braun	–	–	–	+	+	+	+	57.1
<i>M. obtusum</i> Vejdosky	–	–	–	+	–	–	–	14.3
Сем. Microstomidae								
<i>Microstomum lineare</i> Müller	+	+	+	+	+	+	+	100.0
Отр. Lecithoeplitheliata								
Сем. Prorhynchidae								
<i>Prorhynchus stagnalis</i> Schultze	+	–	–	+	–	–	+	42.9
Отр. Tricladida								
Сем. Planariidae								
<i>Polycelis tenuis</i> Jijima	+	+	–	+	+	+	–	71.4
<i>Dugesia lugubris</i> O. Schmidt	–	–	–	–	–	+	–	14.3
<i>Planaria torva</i> O.F. Müller	+	+	–	–	–	–	+	42.9
Сем. Dendrocoelidae								
<i>Dendrocoelum lacteum</i> (O.F. Müller)	–	–	–	+	+	+	+	57.1
Отр. Neorhabdocoela								
Сем. Polycystidae								
<i>Gyatrix hermaphroditus</i> Ehrenberg	+	+	+	+	+	+	+	100.0
Сем. Dalyelliidae								
<i>Microdalyellia armigera</i> (O. Schmidt)	–	–	+	+	+	+	+	71.4
<i>M. brevispina</i> (Hofsten)	–	–	+	+	+	–	+	57.1
<i>M. brevimana</i> (Beklemishev)	–	+	–	+	+	+	–	57.1
<i>M. nanella</i> (Beklemishev)	–	+	+	–	–	–	–	28.6
<i>Gieysztoria rubra</i> (Fuhrmann)	–	+	–	–	–	–	–	14.3
<i>G. expedita</i> (Hofsten)	–	+	–	+	–	–	–	28.6
<i>G. cuspidata</i> (O. Schmidt)	+	+	–	–	–	–	+	42.6
<i>G. pavimentata</i> (Beklemishev)	–	–	–	+	–	–	–	14.3
<i>Castrella truncata</i> (Abildgaard)	+	+	+	+	+	+	+	100.0

Таблица 8.2.1. (продолжение)

Таксон	Год							Встреча- емость
	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	
Сем. Typhloplanidae								
<i>Castrada instructa</i> Hofsten	—	+	+	—	—	—	—	28.6
<i>C. hofmanni</i> M. Braun	—	+	+	+	—	+	+	71.4
<i>C. lanceola</i> M. Braun	+	+	+	+	+	+	+	100.0
<i>C. granea</i> M. Braun	—	—	—	+	—	—	—	14.3
<i>C. viridis</i> Volz	+	+	—	—	—	—	—	28.6
<i>C. borealis</i> Steinbock	—	—	—	—	—	—	+	14.3
<i>Strongylostoma elongatum</i> Hofsten	+	+	+	+	—	—	—	57.1
<i>S. radiatum</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+	+	+	+	100.0
<i>S. simplex</i> Meixner	—	+	—	+	—	+	—	42.9
<i>Typhloplana viridata</i> (Abildgaard)	—	—	+	—	—	—	—	14.3
<i>Tetracelis marmorosa</i> (Müller)	—	—	—	+	+	+	+	57.1
<i>Rhynchomesostoma rostratum</i> (Müller)	+	—	—	—	—	—	—	14.3
<i>Olisthanella truncula</i> (O. Schmidt)	+	+	+	+	+	—	+	85.7
<i>O. obtusa</i> (M. Schultze)	—	+	—	+	—	+	+	57.1
<i>O. palmeni</i> Nasonov	+	—	—	+	+	+	+	71.4
<i>Mesostoma ehrenbergii</i> Foske	—	—	—	—	+	—	+	28.6
<i>M. lingua</i> (Abildgaard)	+	+	+	+	+	+	+	100.0
<i>M. rhynchotum</i> M. Braun	+	—	—	—	—	—	+	28.6
<i>M. productum</i> (O. Schmidt)	—	+	—	—	—	—	—	14.3
<i>Bothromesostoma personatum</i> (O. Schmidt)	+	—	+	+	—	+	+	71.4
<i>B. essenii</i> M. Braun	+	+	+	+	+	+	+	100.0
<i>Phaenocora rufodorsata</i> (Sekera)	—	—	—	+	+	+	+	57.1
<i>Ph. typhlops</i> (Vejdovsky)	+	+	—	+	+	—	—	57.1
<i>Ph. unipunctata</i> (Orsted)	—	+	—	+	+	—	—	42.9

В течение периода исследования наиболее часто встречались *Stenostomum leucops*, *Macrostomum rostratum*, *M. distinguendum*, *Microstomum lineare*, *Gyratrix hermaphroditus*, *Castrella truncata*, *Strongylostoma radiatum*, *Mesostoma lingua*, *Bothromesostoma essenii* (табл. 8.2.1). Среди видов, имеющих низкую встречаемость или найдены одноразово и в единичных экземплярах — *Macrostomum obtusum*, *Dugesia lugubris*,

Gieysztoria pavimentata, *Castrada granea*, *C. borealis*, *Rhynchomesostoma rostratum* и *Mesostoma productum*.

При сравнении фауны выделенных участков установлено, что *Stenostomum leucops*, *S. unicolor*, *Microstomum lineare*, *Mesostoma lingua*, *Bothromesostoma essenii* найдены во всех зонах, а *Macrostomum rostratum*, *M. distinguendum*, *Gyratrix hermaphroditus*, *Microdalyellia armigera*, *Strongylostoma radiatum*, *Olisthanella obtusa* и *Phaenocora rufodorsata* обнаружены везде, кроме водохранилища.

Наряду с эвритопными видами обнаружены виды, приуроченные к жизни только в определенных условиях среды. Так, только на перекате в зоне свободного течения был найден редкий вид из малочисленного отряда Lecithoepteliata — *Prorynchus stagnalis*, три находки по одному экземпляру отмечены в начале и в конце сентября, когда температура воды колебалась от 7.5 до 13.4°C. Только в этой зоне обнаружено два вида неорабдоцоелид — *Gieysztoria expedita* и *G. pavimentata*. Кроме того, в зоне свободного течения реки (шесть находок) и во фронтальной зоне устьевой области (две находки) найден вид триклад — *Polycelis tenuis*, более крупный, чем многие рабдоцелиды.

Фронтальная зона, отличающаяся наибольшим видовым разнообразием (табл. 8.2.2), характеризовалась наличием как широко распространенных видов, так и видов, встречающихся только в этой зоне, к которым относились *Gieysztoria rubra*, *Strongylostoma simplex*, *Rhynchomesostoma rostratum*, *Mesostoma productum*, из триклад — *Dendrocoelum lacteum*.

В переходной зоне приемника и в предустьевом заливе большую часть составляли виды, встречающиеся во всех остальных участках. Однако только в переходной зоне приемника обнаружена триклада *Dugesia lugubris* и неорабдоцоелида *Castrada borealis*, а в предустьевом заливе найдена *Typhloplana viridata*. Обследованный участок литоральной зоны водохранилища отличался минимальным фаунистическим разнообразием турбеллярий (табл. 8.2.2), здесь отмечены обычные виды, типичные и для других изученных биотопов.

Следовательно, среди выделенных участков исследованной акватории наибольшее видовое богатство было зарегистрировано во фронтальной зоне устьевой области р. Ильдь, в зоне сво-

бодного течения реки и в переходной зоне приемника устьевой области число видов было равным, минимальное богатство отмечено в водохранилище (табл. 8.2.2).

Таблица 8.2.2. Количество видов турбеллярий в разных зонах исследованной акватории

Зона	Год							Всего видов
	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	
I	13/48.1	9/30.0	8/38.1	22/71.0	13/52.0	11/47.8	16/59.3	28
Па	—	—	—	—	8/32.0	10/43.5	10/37.0	15
Пб	13/48.1	22/73.3	12/57.1	14/45.2	13/52.0	8/34.8	14/51.9	34
Пв	14/51.9	15/50.0	4/19.0	16/51.6	10/40.0	6/26.1	14/51.9	28
Ша	—	9/30.0	10/47.6	14/45.2	4/16.0	6/26.1	5/18.5	25
III	—	—	1/4.8	4/12.9	0	2/8.7	1/3.7	7
Всего видов	27	30	21	31	25	23	27	46

Примечание. В числителе — число видов, в знаменателе — доля (%) от общего числа видов. Здесь, в табл. 8.2.3, рис. 8.2.1 и 8.2.2: I — зона свободного течения притока; II — устьевая область: Па — переходная зона притока; Пб — фронтальная зона; Пв — переходная зона приемника; Ша — предустьевой залив; III — водохранилище. “—” — отсутствие наблюдений.

Наибольшее сходство было отмечено между фаунами турбеллярий зон устьевой области притока и предустьевого залива, наименьшее — между фауной фронтальной зоны устьевой области и водохранилищем, а также между зоной свободного течения реки и водохранилищем (табл. 8.2.3).

Таблица 8.2.3. Величины индекса фаунистического сходства участков исследованной акватории

Зона	I	Па	Пб	Пв	Ша	III
I	—	65.1	71.0	64.3	60.4	34.3
Па	—	—	61.2	65.1	65.0	54.5
Пб	—	—	—	67.7	67.8	34.1
Пв	—	—	—	—	79.2	40.0
Ша	—	—	—	—	—	43.8
Среднее	59.0	62.2	60.4	63.3	63.2	41.3

Минимальным сходством со всеми исследованными участками отличалась фауна водохранилища, о чем свидетельствует средняя величина индекса Серенсена (табл. 8.2.3).

В течение периода исследования зафиксированы значительные межгодовые изменения количества видов турбеллярий в выделенных зонах устьевой области и в граничащих водных объектах (табл. 8.2.2). Значительное видовое богатство турбеллярий наблюдалось в 2007, 2008, 2011 и 2013 гг., минимальное — в 2009 г. (табл. 8.2.2). Максимальное общее количество видов (31 вид) (табл. 8.2.2) зарегистрировано в 2010 г. в условиях наибольшего прогрева воды.

В 2007–2009 гг. наибольшее число видов обнаружилось во фронтальной зоне (Пб) (2008 и 2009 гг.) и переходной зоне приемника (Пв) (2007 г.) устьевой области реки (табл. 8.2.2). В период ряда аномально жарких и жарких лет — 2010–2013 гг. — наибольшим видовым богатством отличалась зона свободного течения реки (I). В предустьевом заливе (Ша) и в водохранилище (Ш) число видов было не высоким, что, очевидно, связано с сильным волнобоем, бедной растительностью и преобладанием песчаных грунтов.

Фауна турбеллярий на исследованных станциях имела отличия не только по качественному составу, но и по количественным показателям — численности и биомассе.

Максимальная численность турбеллярий в 2007–2009 гг. наблюдалась в переходной зоне приемника (2007 г.), во фронтальной зоне (2008 г.) устьевой области притока, а также в предустьевом заливе (2009 г.) (рис. 8.2.1).

Основу численности в это время составляли разные виды. В переходной зоне приемника до середины июля 2007 г. доминировала *Bothromesostoma essenii* (до 1860 экз./м³). Смена доминантов произошла в конце июля, когда максимального развития достигли *Microstomum lineare* (460 экз./м³) и *Mesostoma lingua* (420 экз./м³). Вторая вспышка численности *Bothromesostoma essenii* (520 экз./м³) наблюдалась в середине августа. В дальнейшем численность турбеллярий резко снижалась.

Во фронтальной зоне весной 2008 г. доминировал вид-космополит *Gyratrix hermaphroditus* (620 экз./м³), ко второй декаде июля максимального развития (1020 экз./м³) за счет активного

бесполого размножения достиг *Microstomum lineare*. Осенью он также доминировал среди других видов, но численность его значительно снизилась и уже в сентябре составила 140 экз./м³.

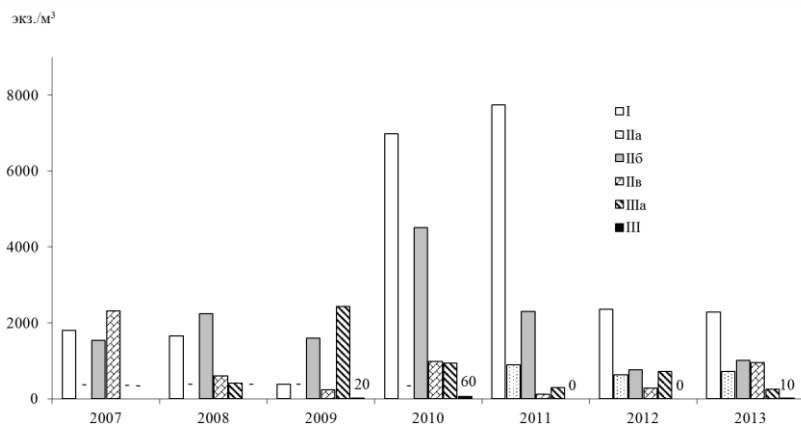


Рис. 8.2.1. Средняя численность турбеллярий в исследованных зонах устьевой области и участков граничащих водных объектов. Здесь и на рис. 8.2.2: “-” — отсутствие наблюдений.

В предустьевом заливе в 2009 г. основу численности червей составляла *Bothromesostoma essenii*, максимум развития которого наблюдался в конце августа (1640 экз./м³).

В период аномально жаркого и жаркого периода 2010–2013 гг. зарегистрировано изменение численности турбеллярий, что особенно ярко проявилось в зоне свободного течения реки, где относительно “фоновых” периодов она возросла в 2.9–9.8 раз (рис. 8.2.1) за счет *Microstomum lineare* и *Stenostomum leucops*.

Во фронтальной зоне устьевой области наибольшее увеличение численности турбеллярий — в 2.6 и 1.3 раза — зарегистрировано в 2010 и 2011 гг.; в переходной зоне приемника, в предустьевом заливе и в водохранилище численность возрастала лишь в 2010 г. в 2, 1.3 и 3 раза соответственно (рис. 8.2.1).

Во фронтальной зоне в 2010 г. с третьей декады мая и до конца июня доминировала *Bothromesostoma essenii* с максимальной численностью 540 экз./м³. В конце июня преобладала *Mesostoma lingua*, численность которой составила 440 экз./м³, но уже в

середине июля ее сменил *Microstomum lineare* — 380 экз./м³. Максимальная вспышка численности турбеллярий произошла осенью, в начале октября, за счет массового развития *Stenostomum leucops*, плотность которого доходила до 4240 экз./м³. В 2011 г. во фронтальной зоне численность турбеллярий была не высокой, в конце мая доминировала *Olisthanella truncula* с небольшой численностью — всего 60 экз./м³, а в середине лета преобладала *Bothromesostoma essenii* — 140 экз./м³. Пик численности отмечен осенью за счет максимального развития *Microstomum lineare* — 3380 экз./м³, а также *Stenostomum leucops* — 420 экз./м³.

В переходной зоне приемника в 2010 г. со второй половины мая и до середины июня доминировали виды рода *Bothromesostoma*: *B. personatum* и *B. essenii* с незначительной численностью — 20 экз./м³. В середине июня основу численности составляла *Castrada hofmanii* — 240 экз./м³, почти в 10 раз увеличилась численность *Bothromesostoma essenii*. С конца июня и до середины июля доминировал *Microstomum lineare* (200 экз./м³), в конце июля — *Stenostomum unicolor* с низкой численностью — 40 экз./м³. В первой половине августа незначительно превосходила по численности *Microdalyellia brevimana*, а к концу месяца — *Mesostoma lingua*. В сентябре доминировал *Microstomum lineare*, численность которого составляла всего 60 экз./м³, а в начале октября — *Stenostomum leucops* — 140 экз./м³.

В предустьевом заливе в 2010 г. до начала июня доминировала *Bothromesostoma personatum*, а в середине месяца — *Mesostoma lingua*. В середине июля преобладала *Bothromesostoma essenii* — 120 экз./м³, в конце месяца ее сменил *Stenostomum unicolor* — 140 экз./м³. Ко второй декаде августа в заливе максимальной численности достиг *Microstomum lineare* (260 экз./м³), а в конце месяца его сменила *Mesostoma lingua* — всего 40 экз./м³; *Stenostomum leucops*, был малочисленным и найден в заливе в начале сентября. Еще одно повышение численности *Microstomum lineare* (160 экз./м³) отмечено в октябре.

В водохранилище отмечалась незначительная численность турбеллярий. До второй декады июля ее основу составляла *Bothromesostoma essenii*, а в третьей декаде — *Mesostoma lingua* и *Stenostomum unicolor* (всего 20 экз./м³). В первой половине августа доминировал *Microstomum lineare*, а в третьей декаде —

Mesostoma lingua. Осенью, в сентябре – октябре, турбеллярий не обнаружено.

Наибольшие величины средней биомассы турбеллярий чаще всего регистрировались в разных зонах устьевой области р. Ильдь (рис. 8.2.2). Так, в 2007 г. наибольшая биомасса турбеллярий отмечена в переходной зоне приемника (рис. 8.2.2) за счет массового развития *Bothromesostoma essenii*, относящейся к семейству Mesostomidae, представители которого имеют большие размеры тела по сравнению с другими прямокишечными турбелляриями. Биомасса *B. essenii* в конце июня достигала 44640 мг/м^3 , а в середине августа — 12480 мг/м^3 .

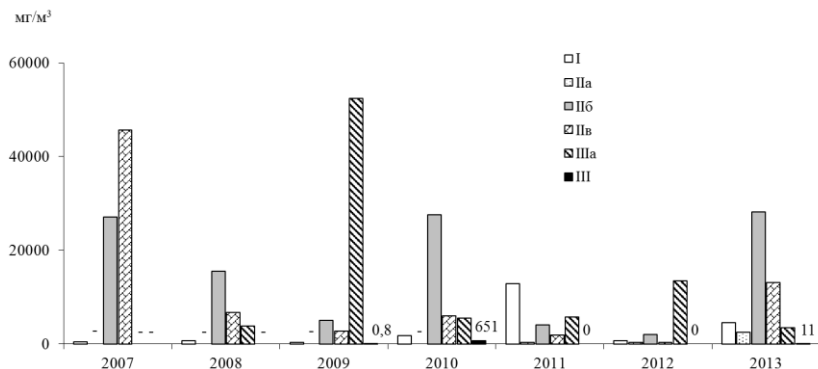


Рис. 8.2.2. Средняя биомасса турбеллярий в исследованных зонах устьевой области и граничащих водных объектов.

В это время во фронтальной зоне устьевой области максимальная биомасса турбеллярий (33846 мг/м^3) зафиксирована благодаря значительному развитию в середине мая также видов семейства Mesostomidae: *Mesostoma lingua*, *Bothromesostoma essenii*, *B. personatum*, биомасса которых составляла 3200, 6720 и 1500 мг/м^3 соответственно. С конца июня и до середины июля во фронтальной зоне доминировала *B. essenii* с биомассой от 12480 мг/м^3 до 7680 мг/м^3 , затем ее количество снижалось, но в начале сентября произошел осенний пик подъема биомассы (4320 мг/м^3).

В 2008, 2010 и 2013 гг. во фронтальной зоне устьевой области были отмечены наибольшие биомассы турбеллярий (рис. 8.2.2). В разные сезоны 2008 г. здесь преобладали *Mesostoma lingua* (4800 мг/м³), *Bothromesostoma essenii* (3360 мг/м³), *Polycelis tenuis* (3200 мг/м³). В 2010 г. по биомассе доминировали виды семейства Mesostomidae: со второй половины мая и до конца июня, а также в июле преобладала *Bothromesostoma essenii*, биомасса которой возрастала до 12960 мг/м³, в конце июня — *Mesostoma lingua* (8800 мг/м³). Осенью — в сентябре и октябре — доминировали виды семейств Stenostomidae и Microstomidae. Небольшой осенний пик биомассы турбеллярий наблюдался в начале октября за счет *Stenostomum leucops* (424 мг/м³) и *Microstomum lineare* (80 мг/м³). В 2013 г. весной основу биомассы составляла *Mesostoma lingua* (25200 мг/м³), также значительно была представлена *M. ehrenbergii* (4000 мг/м³); летом доминировала *Planaria torva* (21328 мг/м³), осенью — характерный для этого сезона *Tetracelis marmorosa*.

В переходной зоне приемника в аномально жаркий период 2010 г. основную роль играли виды рода *Mesostoma*, максимальную биомассу имела *Bothromesostoma essenii* (5280 мг/м³), с третьей декады августа доминировала *Mesostoma lingua*, а с начала сентября и до второй декады октября — *Microstomum lineare*. В 2013 г. в переходной зоне приемника в первой половине вегетационного периода по-прежнему первенствовали мезостомы. Так, весной максимальная биомасса (16800 мг/м³) приходилась на *Mesostoma lingua*, значительную биомассу имела *Bothromesostoma essenii* — 5760 мг/м³. Летом доминирующее положение сохраняла *B. essenii*, а осенью — *Tetracelis marmorosa* (66 мг/м³) и *Microstomum lineare* (60 мг/м³).

В 2009 и 2012 гг. максимальные биомассы турбеллярий были отмечены в предустьевом заливе (рис. 8.2.2), где весной и летом в массовом количестве развивалась *Bothromesostoma essenii*, достигая максимальной биомассы 39400 мг/м³. Осенью, после исчезновения мезостом, здесь доминировал *Microstomum lineare* (20 мг/м³).

В 2011 г. наибольшей биомассы турбеллярии достигали в зоне свободного течения реки (рис. 8.2.2), где ее основу составляли *Mesostoma ehrenbergii* (16000 мг/м³), а также малочислен-

ный, но бóльший по размеру *Polycelis tenuis* из отряда Tricladida. Необходимо отметить, что в период жарких лет (2010–2013 гг.) в зоне свободного течения реки биомасса турбеллярий относительно “фонового” периода возрастала в 3.7–27.9 раз.

В литоральной зоне Волжского плеса водохранилища ежегодно отмечались минимальные величины биомассы турбеллярий, а в отдельные периоды черви вовсе не обнаруживались (рис. 8.2.2). Наибольшая биомасса за счет крупных мезостомид зафиксирована в период аномально жаркого лета 2010 г. В середине июля подъем биомассы турбеллярий произошел благодаря *Bothrosomostoma essenii* (480 мг/м³), в конце июля доминировала *Mesostoma lingua* (400 мг/м³), в начале августа — *Microstomum lineare* (20 мг/м³), в конце — *Mesostoma lingua* (400 мг/м³). Осенью в литоральной зоне водохранилища турбеллярии не были найдены.

Заключение

Полученные результаты свидетельствуют, что наибольшее разнообразие турбеллярий характерно для фронтальной зоны устьевой области притока, что указывает на проявление здесь краевого эффекта. Во фронтальной зоне обнаружено наибольшее число видов — 5, которые не встречались в других участках устьевой области притока и граничащих водных объектов. В зоне свободного течения реки таких видов было 3, в переходной зоне приемника устьевой области — 2, в предустьевом заливе — 1.

Анализ количественной представленности червей указывает, что наиболее благоприятные условия существования турбеллярий складываются в устьевой зоне притока и в предустьевом заливе, что связано с аккумуляцией здесь органических веществ, зарастанием высшими водными растениями, интенсивными внутриводоемными процессами.

В зоне свободного течения реки формируются свои характерные условия, благодаря которым здесь зафиксировано развитие реофильных видов: редких *Prorynchus stagnalis* из отряда Lecithoepitheliata и *Policelis tenuis* из отряда Tricladida.

Интенсивное волновое перемешивание, отсутствие илистых накоплений и малая степень зарастания погруженными

высшими водными растениями препятствуют богатому качественному и количественному развитию турбеллярий в прибрежье Волжского плеса Рыбинского водохранилища.

В условиях аномально жаркого года отмечено значительное увеличение видового богатства турбеллярий в зоне свободного течения реки. На протяжении всего жаркого периода в речных условиях значительно возрастали численность и биомасса червей за счет массового развития *Microstomum lineare* и *Stenostomum leucops*, доминирующих по численности и *Mesostoma ehrenbergii*, доминирующей по биомассе. В устьевой области притока и предустьевом заливе увеличение численности и биомассы турбеллярий было выражено слабее и наиболее ярко проявилось лишь в условиях аномально жаркого года. При этом в начале вегетационного периода, в том числе в наиболее жаркое время и до начала сентября, доминировали в основном представители семейства Mesostomidae. В осенний сезон ведущее положение занимали виды из отрядов Macrostomida и Catenulida. В прибрежье водохранилища в условиях аномально жаркого года также наблюдалось увеличение численности и значительное повышение биомассы турбеллярий за счет развития *Microstomum lineare*, который превосходил по численности доминирующих по биомассе мезостом *Mesostoma lingua* и *Bothromesostoma essenii*.

Таким образом, в устьевой области притока создаются наиболее благоприятные условия для формирования качественно и количественно богатой фауны турбеллярий. В период аномально жарких и жарких лет значительные изменения состава турбеллярий происходят в речных условиях.

Глава 9. ОСОБЕННОСТИ УСЛОВИЙ РАЗВИТИЯ ГИДРОБИОНТОВ В УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЯХ ПРИТОКОВ РАВНИННЫХ ВОДОХРАНИЛИЩ*

Последствия появления таких природно-техногенных Экосистем как водохранилища нашли широкое отражение в работах климатологов, географов и биологов (Абрамов и др., 1960; Авакян, 1982; Авакян и др., 1987; Вендров, 1970; Вендров и др., 1968; Гармонов и др., 1984; Двинских, 1981; Никитин, 1990 и мн. др.). В гидробиологическом отношении в наибольшей степени изучены закономерности формирования сообществ гидробионтов, их распределения, связи с основными факторами среды, а также проведены оценки экологического состояния водохранилищ (Волга и ее жизнь, 1978; Дзюбан, 1959; Копылов, Косолапов, 2009; Кудерский, 1992; Лазарева, 2010; Луферова, 1963, 1966; Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1966; Ривьер, 1991, 1993, 1998, 2007; Романенко, 1985 и мн. др.). В гораздо меньшей степени исследовано влияние водохранилищ на биологический режим водоемов и водотоков их бассейнов.

Среди всего многообразия водных объектов, расположенных в бассейнах водохранилищ и испытывающих их прямое влияние, особое значение имеют малые и средние притоки. Например, в Рыбинском водохранилище они дают до $\sim 1/3$ общего притока воды (Рыбинское водохранилище ..., 1972). Участки их нижнего течения в результате затопления исчезли, а возникшие устьевые области находятся в подпоре, который способен выклиниваться на значительные расстояния. В результате этого сформировались обширные площади пограничных участков, изучение которых в рамках настоящего исследования показало их специфичность относительно граничащих водных объектов, что определяется по физико-химическим характеристикам воды и структурно-функциональным показателям развития сообществ гидробионтов (см. главы 3–8).

* А. В. Крылов, А. А. Прокин, С. Э. Болотов

Данные проведенных работ позволяют применить слова (см. глава 2, с. 37–38) Вадима Николаевича Михайлова и Сергея Львовича Горина (2012) об устьевых областях притоков океанов, морей и озер к устьевым областям притоков водохранилищ. В частности, это относится к специфичности их морфологического строения, гидрологических характеристик и структуры населяющих ее сообществ живых организмов, а также к тому, что они представляют собой гидрологический, морфологический, седиментологический, геохимический и биологический барьер между рекой и приемным водоемом.

Кроме того, результаты исследования показали, что и сама устьевая область притока водохранилища неоднородна. По гидрологическим показателям (в первую очередь — по электропроводности воды), зафиксированным в течение ряда вегетационных периодов, она подразделена нами на три зоны — переходная притока, фронтальная и переходная приемника (см. главы 2 и 3). Все выделенные зоны устьевой области различались по химическим показателям воды, генезису органического вещества донных отложений, видовому составу, структурным и функциональным характеристикам сообществ водных организмов, как между собой, так и по сравнению с граничащими водными объектами (см. главы 3–8).

Увеличение видового богатства, численности, биомассы, продукционных показателей водных организмов (см. главы 6–8) свидетельствует о проявлении краевого эффекта в устьевых областях притоков равнинного водохранилища. Это позволяет определить их как экотоны (Castridi et al., 1988; Holland, 1988; Hillbricht-Ilkowska, 1989).

Необходимо отметить, что наиболее часто краевой эффект регистрируется во фронтальной зоне устьевой области, а наиболее ярко он проявляется в отношении внутренних группировок гидробионтов, высших водных растений, населения рыб, а также отдельных таксономических групп организмов в составе контурных сообществ. Изменение некоторых характеристик макробеспозвоночных бентоса и зарослей макрофитов в отдельные сезоны вегетационного периода по продольному профилю устьевой области в большей степени демонстрируют свойства эоклина (Janek, 1992; Van der Maarel, 1997): наблюдается постепенное изменение их видового состава, количественных и

структурных показателей, обусловленное сменой таксономических групп в соответствие с абиотическими условиями существования. Очевидно, ведущую роль в этом играет изменение кислородного режима, в результате чего реофильная фауна замещается на эвтрофно-лимнофильную. Впрочем, часть показателей контурных сообществ также характеризуют устьевую область притока как экотон.

В водных экосистемах, по сравнению с наземными, зоны проявления краевого эффекта менее постоянны во времени и пространстве, их динамика зависима от гидрофизических факторов (Одум, 1975, 1986). Так, исследования, проведенные в устьевых областях притоков Рыбинского водохранилища в 1990-е гг., показали, что в период гидрологической весны участки проявления краевого эффекта чаще были сосредоточены в переходной зоне приемника; летом, когда проточность и уровень воды в реках снижаются, а уровень водохранилища еще достаточно высок, перемещались во фронтальную зону; осенью, в связи с дождевым паводком и падением уровня воды в водохранилище, они вновь фиксировались переходной зоне приемника (Крылов, 2005). В период наших исследований зона максимального проявления краевого эффекта на протяжении всего вегетационного периода наблюдалась в основном во фронтальной зоне устьевой области. Однако первичный анализ данных, полученных в 2014 г., который с начала летнего гидрологического периода отличался значительным снижением уровня воды водохранилища, показал, что краевой эффект в летний и осенний сезоны наблюдался в переходной зоне приемника устьевой области реки. Впрочем, в целом положение участка наибольшего проявления краевого эффекта зависит от протяженности устьевой области и уклона русла притока. Очевидно, что в реках с большим уклоном русла и короткой устьевой областью краевой эффект будет приурочен к нижним границам переходной зоны приемника, точно также, как это наблюдается на зарегулированных бобрами участках малых рек, где максимального развития сообщества зоопланктона достигают в нижней приплотинной зоне (Крылов, 2005; Krylov, Chalova, 2009).

Экотоны обладают буферными свойствами, которые ярко проявляются в условиях влияния разного рода нарушений. Ранее это удалось продемонстрировать на примере зоопланктона устье-

вых областей притоков Рыбинского водохранилища, находящихся в условиях антропогенной нагрузки (Крылов, 2005). В период наших исследований водные объекты испытывали влияние аномальной жары. В это время большая часть изменений сообществ свидетельствовала о термическом эвтрофировании водных объектов. Однако, как показал подробный анализ зоопланктона, в устьевой области наблюдалась ослабленная реакция сообществ по сравнению с водохранилищем.

Попытаемся указать, что, на наш взгляд, определяет проявление краевого эффекта в устьевых областях малых притоков водохранилищ.

Для экотонов характерно поступление основной части энергии за счет внешних — аллогенных — субсидий (Одум, 1975). Зона подпора притока одной из первых освобождается от ледяного покрова и аккумулирует аллохтонное органическое вещество и биогенные элементы со всей площади водосбора реки (Былинкина, Трифонова, 1987). Более раннее наступление биологической весны, наличие большого количества взвешенных веществ, лабильного ОВ (см. главу 3), биогенных веществ (Былинкина, Петухова, 1971; Былинкина, Трифонова, 1987) определяет лучшие трофические условия для развития гидробионтов в течение всего вегетационного периода, что особенно ярко проявляется во фронтальной зоне устьевой области. Величины отношений ПО/ХПК, цветность/ПО, цветность/ХПК показывают, что весной значительная часть ОВ имеет почвенно-гумусовое происхождение, летом и осенью преобладает ОВ свежееобразованных в результате деятельности планктона соединений.

Активное поступление и аккумуляция биогенных и органических веществ могли бы привести к гипертрофному состоянию фронтальной зоны устьевой области реки. Но однозначных признаков гипертрофных вод здесь не наблюдается. Очевидно, это связано с тем, что данная система импульсно-стабилизирована, что поддерживает ее на стадии высокопродуктивной зрелости.

Известно (Маргалеф, 1992), что реки долго существуют не как климаксовые, а как преклимаксовые (по Беклемишеву (1956) в отношении растительных сообществ речных долин — суперклимаксовые) системы, удерживающиеся на уровне зрелой юности. Механизмом, в геологическом масштабе неопределенно долго поддерживающим систему реки на этом уровне, выступает

циклически повторяющийся фактор — весеннее половодье, которое с определенной периодичностью возвращает систему на начальные стадии развития, а его окончание — “пусковой механизм” начала нового цикла развития. Однако возникновение краевого эффекта в ходе дальнейшего сезонного или многолетнего развития в реках возможно лишь при возникновении условий для формирования “раневых экотонов” (термин по: Залетаев, 1989, 1997): при ограничении влияния такого фактора как течение (за регулирование стока человеком или бобрами), либо на незарегулированных участках весной — в первой половине лета при поступлении дополнительного количества органических и биогенных веществ во внутренние биотопы в результате антропогенного воздействия (Крылов, 2002, 2005).

Следовательно, основа существования речных систем — циклическое чередование импульсно-стабилизирующих факторов — нарушающего (половодья) и стабилизирующего (меженного периода). Выраженность этих периодов сезонного развития речной экосистемы усиливается вниз по продольному профилю реки, по ходу развития ее поймы. В этом же направлении изменяется и общий механизм поддержания определенной сукцессионной стадии, параллельно со снижением скорости течения, накоплением органических веществ различного происхождения. В верхнем течении маловидовые сообщества, в минимальной степени импульсно-стабилизированные, более эффективны в отношении усвоения автохтонной органики (продукции) и аллохтонного органического вещества, т.е. находятся ближе к климаксу в энергетическом смысле, когда продукция сообщества \approx деструкции. В нижнем течении сток органических и биогенных веществ с участков верхнего и среднего течений и поймы не усваивается полностью, они депонируются в донных отложениях. Половодье здесь обеспечивает омоложение сообществ, т.к. значительно изменяет их границы и перераспределяет отложения в пределах поймы, что приводит к реверсивной смене сукцессионной стадии в терминологии С.М. Разумовского (1981), а иногда и к вторичным восстановительным сукцессиям. В межень депо биогенов активно расходуется на создание первичной продукции, в первую очередь — макрофитов, а также по детритным сетям поступает к сообществам беспозвоночных.

Зарегулирование обеспечивает дальнейшую экологическую сукцессию, т.к. потоки вещества и энергии сильнее замыкаются внутри водного блока экосистемы. При этом зарегулирование именно нижних участков течения рек вызывает максимальное развитие сообществ гидробионтов. Так, при изучении трех бобровых поселений по продольному профилю малой реки показано “наложение” эффектов жизнедеятельности бобров и уровня накопления органического вещества в континууме реки: наименьшие величины численности и биомассы зоопланктона регистрировались в бобровых прудах верхнего течения, а максимальные — в бобровых прудах нижнего (Крылов, 2005). Однако и для зарегулированных участков водотоков роль весеннего половодья остается ведущей. Так, было показано, что в отсутствие половодья структура зоопланктона бобровых прудов теряла специфические черты и соответствовала таковой сообществ, развивающихся в условиях антропогенного эвтрофирования (Крылов, Завьялов, 2000).

Таким образом, в верхнем течении рек, где сильнее проявляются черты ретрадиционного субклимаса (см. ниже) экосистемы близки к климаксу в энергетическом смысле, а в нижнем, где они сильнее напоминают рецидивный субклимакс (см. ниже), приближаются к следующей стадии развития водных экосистем — лентическим, а при возникновении раневых экотонов могут и прямо переходить на этот этап развития, во всяком случае, на некоторое время. К тому же, именно здесь в условиях усиливающегося меандрирования русла в максимальной степени выражен процесс образования пойменных водоемов — следующего этапа сукцессии гидроэкосистем в пределах речной долины.

В устьевых областях притоков равнинного водохранилища с сезонным и многолетним типом регулирования уровня, представляющих собой практически зарегулированный участок водотока, все эти условия сочетаются наиболее ярко. Основной нарушающий фактор действует, чаще всего, в период, когда сообщества гидробионтов наименее развиты — в период осенне-зимней сработки уровня. В это время практически нетрансформированные речные воды могут проникать в водохранилище, “промывая” устьевую область. Уже весной, при спаде половодья в реке и увеличении уровня воды в водохранилище, начинается стабилизирующий период. На верхних границах устьевой области аккумуля-

лируются органические и биогенные вещества, что в условиях более раннего наступления биологической весны (в период половодья более теплые талые воды реки заполняют устьевые области, где температура может быть выше на 5–15°C, чем в глубоководных участках водохранилища (Рыбинское водохранилище ..., 1972; Крылов, 2005)) создает оптимальные условия для формирования богатых сообществ гидробионтов. Постоянное поступление аллохтонных веществ с речными водами, их аккумуляция преимущественно во фронтальной зоне, а также переходной зоне приемника, отличающихся благоприятными и более стабильными гидрологическими условиями, поддерживают уровень развития сообществ гидробионтов на высоком уровне в течение всего вегетационного периода.

По большому счету устьевые области малых и средних притоков равнинных водохранилищ — аналоги самих водохранилищ, в которых также в той или иной степени представлены речные плесы, озеровидные расширения и зоны их контакта. В Рыбинском водохранилище были выявлены конкретные зоны, отличающиеся проявлением краевого эффекта — зоны седиментации, формируемые при слиянии вод речных плесов с водами Главного (Ривьер, 1988; Крылов, 1993, 1996, 2002, 2005). Очевидно, что благодаря этому, наравне с чередованием нарушающих и стабилизирующих условий, экосистемы водохранилищ имеют ряд отличительных особенностей. Так, при анализе развития экосистемы Волгоградского водохранилища В.А. Шашуловский и С.С. Мосияш (2010), разделяя взгляд на водохранилища как на квазиэстуарии (Яковлев, 2005), определили то, что для их экосистем характерна квазициклическая сукцессия, в ходе которой сохраняется промежуточное состояние между “молодой” и “зрелой” стадиями развития.

С.М. Разумовский (1981), а вслед за ним И.А. Жирков (2010) выделяют своеобразные типы сообществ — субклимаксы (рецидивный, ретардационный, диаспорический и биотопический, различающиеся по механизмам возникновения), которые сохраняют стабильность до тех пор, пока не будет устранено вызвавшее их к жизни экзогенное воздействие. Называя данные явления субклимаксами, авторы лишь следуют установившимся традициям, не предполагая здесь “задержанную стадию развития”, т.е. стадию, предшествующую климаксу. В.В. Жерихин

(1993) писал, что регулярно повторяющиеся нарушения способны стабилизировать сообщество, и, хотя конкретные механизмы средовой стабилизации разнообразны, их сущность всегда одинакова: изъятие из оборота экосистемы избыточных и/или принос недовосполняемых ее биогеохимическим циклом веществ.

В свете концепции субклимаксов экосистема любой реки сочетает в себе черты ретрадиционного и рецидивного субклимаксов. Ретрадиционный субклимакс возникает при замедлении сукцессионных смен под влиянием постоянно действующих факторов, не вызывающих нарушения сообщества. В применении к лотическим экосистемам таким фактором всегда является течение, которое не позволяет продукции “оставаться на месте”, изменяя таким образом идеальный, то есть “хорологически статичный” как в наземных и лимнических экосистемах ход сукцессионного процесса.

С.М. Разумовский (2011), приводя в качестве примера ретрадиционного субклимакса тростниковые плавни в устьях рек, остающиеся неопределенно долго на пионерной стадии эвтрофной гидросерии из-за воздействия течения, уносящего отлагаемый ими органический материал, в частности пишет “... в миниатюре эту же картину постепенного перехода от нормальной скорости смены до полной ее остановки легко видеть на любой мелководной реке” (с. 80). Другими весьма схожими с нашим случаем примерами являются задержка литосериальной смены на крутых горных склонах, где почвообразование парализуется постоянным смывом (Разумовский, 1981), а также образование тундр, где сукцессия усекается вечной мерзлотой, изымающей из биологического круговорота прирост биомассы (Zherikhin, 1997).

Основной характеристикой рецидивного субклимакса является многократное повторение короткого отрезка сукцессии, которая идет при этом с нормальной скоростью, что в рассматриваемом случае наблюдается в ходе сезонного изменения уровня реки и ее поемности.

Ситуация в устьевых областях притоков водохранилищ, по нашему мнению, также соответствует основным положениям рецидивного субклимакса. В эту категорию субклимаксов И.А. Жирков (2010) относит и циклические (сезонные) сукцессии, которые характерны для зоопланктона разнотипных участков малых рек, в том числе и экотонных (Крылов, 2002, 2005).

В случае рассматриваемых нами устьевых областей рецидивный субклимакс является антропогенно-стабилизированным, т.к. именно уровень водохранилища с сезонным типом регулирования определяет протяженность зоны выклинивания подпора его вод в сторону притоков, а, следовательно, и размеры устьевых областей в нашем понимании.

Ранее мы писали (Прокин, 2012) о каскаде Волжских водохранилищ в целом как об “антропогенно-стабилизированном рецидивном субклимаксе”, т.к. именно хозяйственная деятельность определяет здесь динамику расходов и уровня вод, поддерживая его не ниже чем на проектном уровне, что исключает ситуации резкого падения уровня или катастрофических паводков, как это наблюдается иногда на не зарегулированных участках рек.

Более динамичной в течение сезона и ряда лет является ситуация на “бобровых” реках, которые можно определить, как “зоо-генно-стабилизированный рецидивный субклимакс” (Прокин, 2012). Здесь речная экосистема переходит от состояния в отсутствие бобра, хорошо описываемого с позиций Концепции речного континуума, в состояние, которое может быть охарактеризовано с позиции Концепции динамики пятен (Townsend, 1989).

Эти экзогенно-стабилизированные варианты субклимаксов в сукцессионном смысле находятся на шаг впереди (если рассматривать направление сукцессии в сторону лентических экосистем) или позади (если рассматривать в качестве речного климакса экосистемы наиболее проточных участков — креналь и ритраль), по сравнению с экосистемами незарегулированных рек. Однако, мы оставляем за ними название “субклимакс”, разделяя его широкое понимание С.М. Разумовским (1981).

Следовательно, устьевые области притоков водохранилищ с сезонным типом регулирования — контактные блоки экосистем, находящиеся в состоянии рецидивного антропогенно-стабилизированного субклимакса. Они удерживаются на уровне высокопродуктивной зрелости благодаря циклическому чередованию стабилизирующих условий, при которых аккумулируются и используются дополнительные аллохтонные (терригенные поймы и поступающие по руслу реки) вещества, и нарушений, возвращающих биоценозы на ранние стадии.

Как мы указывали во введении, изучение зон слияния между пресными и морскими водами в эстуариях имеет большую

историю. Хотя это до сих пор не привело к появлению однозначно принятого определения эстуария, все же существуют удачные формулировки и взгляды (Телеш, 2006; Телеш и др., 2009; Михайлов, Горин, 2012). Это позволяет взять их за основу определения устьевых областей притоков равнинных водохранилищ с сезонным и многолетним типом регулирования уровня. В результате предлагается следующее определение:

Устьевая область притока равнинного водохранилища с сезонным (многолетним) типом регулирования уровня — переходная зона, представляющая собой подсистему, которая характеризуется своеобразием морфологического строения, гидрологических характеристик и структуры населяющих ее сообществ гидробионтов, закономерно изменяющихся в пространстве и во времени. Устьевая область выступает гидрологическим, морфологическим, седиментологическим, геохимическим и биологическим барьером между рекой и водохранилищем.

Сообщества гидробионтов устьевой области притока равнинного водохранилища — экотопические группировки организмов, находящиеся в состоянии антропогенно-стабилизированного рецидивного субклиматкса. Его существование обеспечено чередованием нарушающего влияния весеннего половодья и стабилизирующих условий межени, дополнительно стабилизированных поддержанием уровня режима приемника и косвенно — устьевой области реки. Показатели структуры и функционирования сообществ гидробионтов устьевых областей закономерно изменяются в пространстве и во времени, и характеризуют проявление краевого эффекта. Это позволяет определить эти переходные участки как экотопы. При этом распределение контурных сообществ и трансформация части их структурных показателей по продольному профилю устьевых областей притоков водохранилища в отдельные сезоны в большей степени имеет выраженную экоклинальную изменчивость и определяются совокупностью условий, среди которых ведущую роль имеет кислородный режим, скорость течения и субстрат.

ПОСЛЕСЛОВИЕ

Представленные результаты, безусловно, лишь первый шаг в комплексном изучении гидроэкологического режима переходных зон между водохранилищами и их притоками. Несомненно, приведенные данные не отражают всего многообразия межгодовых особенностей развития биоты и условий их развития, не демонстрируют роль устьевых областей притоков в формировании качества вод приемника и его биологического режима. Поэтому более детальной работы требует изучение устьевых областей в годы, отличающиеся аномальным уровнем режимом водохранилища, а также их роли, как буферных зон между загрязненными водами рек, протекающих в пределах крупных промышленных центров, и водохранилищем.

Весьма перспективным направлением исследований может стать также выявление роли устьевых областей притоков водохранилищ в натурализации инвазивных видов (Лазарева и др., 2012; Лазарева, Болотов, 2014; Lazareva, Bolotov, 2013), т.к. условия существования здесь отличаются повышенной кормностью, благоприятными гидрологическими условиями и более продолжительным вегетационным периодом.

Многообразие устьевых областей малых и средних притоков равнинных водохранилищ не ограничивается лишь эстуарным типом, имеются устьевые области простого типа, вполне возможно существование (формирование) устьевых областей эстуарно-дельтового типа (Поддубный, 2015). И, безусловно, в будущем необходимо выяснить особенности физико-химических характеристик их зон и структурно-функциональной организации сообществ гидробионтов.

Необходимо также сказать следующее. В мире существует огромное количество водохранилищ. Как известно, по приуроченности к макрорельефу выделяют равнинные, предгорные (низкогорные), горные и высокогорные водохранилища (Авакян и др., 1987). Естественно, что биологический режим устьевых областей притоков водохранилищ, находящихся в разных макрорельефах, может различаться. И закономерности распределения и развития сообществ гидробионтов в устьях притоков рав-

нинного водохранилища нельзя полностью экстраполировать на притоки предгорных, горных и высокогорных водохранилищ.

Точно также нельзя применять полученные результаты к описанию биологического режима всех равнинных водохранилищ. Основным признаком водохранилища, отличающим его от естественного водоема, является возможность регулирования расхода воды, а, следовательно, и режима его уровня (Дьяконов, Аношко, 1995). По характеру регулирования стока и колебаниям режима уровня различают водохранилища многолетнего, сезонного, месячного, недельного и суточного регулирования. Наши исследования проведены на водохранилище с сезонным регулированием стока, где отметка нормального подпорного уровня (НПУ) ежегодно достигается обычно весной, а затем идет его сработка. Естественно, что в водохранилищах, имеющих суточное и/или недельное регулирование стока, ситуация будет иной. В частности, для устьевой области притока Саратовского водохранилища (р. Сок) показано, что поступление вод водохранилища в устье притока, смешение и последующая разгрузка в водохранилище создают нестабильный режим водной среды (Рахуба, 2012). В результате в течение суток гидрохимические показатели в этом районе изменяются в 1.5–5 раз, а зона неоднородности вод распространяется на 2.5 км вглубь устья и на 15 км ниже границы впадения притока в водохранилище (устья “эстуария”). В условиях постоянных суточных колебаний специфическое “краевое” бактериальное сообщество в устьевой области р. Сок не успевает сформироваться, или, если образуется, то в очень узкой полосе, положение которой постоянно смещается (Уманская и др., 2012). Следовательно, изменения количественных и структурных показателей бактериопланктона являются результатом пассивного смешения сообществ двух водных масс.

Таким образом, в настоящей книге отражены особенности гидрологических, гидрохимических и биологических характеристик устьевых областей притоков равнинных водохранилищ с сезонным типом регулирования уровня. Причем, все представленные данные получены в течение вегетационных периодов и, очевидно, в дальнейшем специальных исследований требует изучение особенностей жизни устьевых областей в зимний период, а также в периоды половодья и дождевых паводков. Это может

стать основой для четкого гидрологического определения границ устьевых областей, в ходе которого важно выяснить не только их текущее положение, но и предельное. То есть, "... предельную протяженность ... при некоторых наиболее благоприятных для данного явления условиях: минимальном расходе воды для выделения границ на устьевом участке реки и максимального расхода воды при выделении границ на устьевом взморье." (по: Михайлов, 1997 а, с. 49). Это, несомненно, необходимо для описания полноценной картины жизни устьевых областей притоков, изменения их границ, и границ выделенных зон во времени и пространстве.

Набор основных морфоэкологических групп гидробионтов и подходы к оценке их состояния, представленные в книге, в основном традиционны. Однако помимо этого мы постарались внести что-то новое. Во-первых, речь идет о банках семян водных и прибрежно-водных растений. Это направление в ИБВВ РАН делает первые шаги. Возникло оно благодаря Владимиру Гавриловичу Папченкову, который, к сожалению, не успел подойти к решению массы методологических и методических вопросов. Но коллектив лаборатории высшей водной растительности обязательно продолжит эти исследования, а сама идея, быть может, найдет широкий отклик у гидробиотаников страны.

Во-вторых, мы попытались представить относительно новые подходы к анализу массивов данных, которые, как правило, неоднородны и разрозненны. Поэтому возможности их содержательного анализа без применения современных количественных методов значительно ограничены. В данном случае, на примере сообществ зоопланктона, были продемонстрированы результаты анализа с использованием методов статистики и теории хаоса-самоорганизации.

И, наконец, прежде чем закончить эту книгу мы хотим сказать еще несколько слов. Вспомнилось начало книги Льва Константиновича Дурова "Смешная грустная жизнь: Грешные записки" (М.: Вагриус, 2008), где он привел заранее писанные оправдания древнерусских книжников перед будущими читателями: "Аще где в книге сей грубостию моею пропись или небрежением писано, молю вас: не зазрите моему окаянству, не клените, но поправьте, писал бо не ангел Божий, но человек грешен и зело

исполнен неведения” (с. 5). Вот и мы хотим сказать свои слова оправдания. Есть четкое понимание того, что не удалось все сделать так, как этого хотелось. Кроме того, мы отдаем себе отчет в том, что использованные принципы и походы к районированию устьевых областей притоков водохранилищ могут содержать серьезные “гидрологические” недочеты, поскольку привлечь к работе профессиональных гидрологов не удалось. Однако весь авторский коллектив честно провел свои исследования и, как смог, высказал свои взгляды. А все недостатки пусть будут заданиями для будущих исследований.

Основная наша надежда в том, что данная книга привлечет к изучению устьевых областей притоков водохранилищ внимание более широкого круга исследователей. Это позволит расширить географию проводимых работ, будет способствовать познанию и осознанию роли притоков в жизни таких уникальных типов водных объектов как водохранилища. **И, самое главное, поможет пониманию сложной структуры устьевых областей и исчезновению представления о них, как о некой точке (створе) в районе близком к месту визуального контакта реки и водохранилища.**

Мы рассчитываем, что эта последняя страница книги — не последняя страница публикаций, посвященных устьевым областям притоков водохранилищ.

А. Крылов

SUMMARY

Consequences of appearance of such natural-technogenic ecosystems as water reservoirs were widely reflected in works of climatologists, geographers and biologists (Abramov, 1960; Avakian, 1982; Avakian, 1987; Vendrov, 1970; Vendrov, 1968; Garmonov, 1984; Dvinskikh, 1981; Nikitin, 1990 and many more). In the hydrobiological respect patterns of hydrobionts' communities formation, their distribution, relation to main environmental factors as well as assessment of reservoirs' ecological state are the most well-studied topics (Volga i ee zhizn', 1978; Dziuban, 1959; Kopy'lov, Kosolapov, 2009; Kuderskii, 1992; Lazareva, 2010; Luferova, 1963, 1966; Morduhai'-Boltovskoi', Dziuban, 1966; Riv'er, 1991, 1993, 1998, 2007; Romanenko, 1985 and many more). Water reservoir impact upon the biological regime of lentic and lotic waterbodies of their basins is so well studied.

Small and medium tributaries are of great importance among the vast diversity of water objects situated within water reservoirs basins and directly influenced by them. Thus, they produce up to ~1/3 of inflow in the Rybinsk reservoir (Ry'binskoe vodokhranilishche ..., 1972). Parts of their lower flow have disappeared due to impoundment and their estuaries are backwaters that may taper out at significant distances. However, they seem to be some of kind of frontier between relatively well-studied ecosystems of waterbodies themselves and streams of their basins.

Zone of water mixing between the tributary and recipient is an example of boundary (transitional, marginal) area between two ecosystems. Ecotones are of most importance among vast diversity of transitional areas and their studies within water ecosystems are considered one of promising directions in ecology.

Border effect criterion is most important in the definition of ecotones as one of types of frontiers (Harchenko, 1991 *a*; Reimers, 1994; Bulahov, 1997; Krylov, 2002, 2005; Ermohin, 2007; Prokin, 2012; Holland, 1988; Hillbricht-Ilkowska, 1989 and many more). The term "edge effect" was introduced into ecology by famous conservationist A. Leopold (cit: Odum, 1986). E. Odum (1986) wrote: "Aldo Leopold who is being honored for introduction of edge effect term, wrote in his innovative work on conservation (Leopold, 1933) that "... wild nature – is forest edge phenomenon." (p. 157). He has

noted that faunistic species diversity and abundance of game animals is higher on edges of the forest i.e. in the transitional zone between forest and meadow.

In general, edge effect is the manifestation of synergy in the formation of unique habitats, specificity of energy flow etc. It is followed by increase of species diversity, abundance and productivity in the ecotone (Harchenko, 1991).

Considering the fact that zones of mixing of tributaries' and reservoirs' water are up to 2 to >50 km long and that the majority of water reservoirs possess a large number of medium and little tributaries (Rybinsk reservoir – 61 (Rybinskoe vodokhranilishche ..., 1972)) we may indicate formation of an extensive area of boundary zones. Their possibly high biological potential, important role in the life of recipient waterbody, significant area and the fact that they remain poorly studied calls for thorough complex research of estuaries across the whole zone of river and reservoir waters mixing as well as in the parts of boundary water objects – tributary and water reservoir.

Study of Rybinsk reservoir tributaries' estuaries within this investigation have shown their specificity with regard to boundary water objects which was determined according to physical-chemical characteristics of water and structure-functional indices of hydrobiotic communities development (see chapters 3–8).

Data obtained during the study allow applying the words of (see chapter 2, p. 37–38) V.M. Mikhailov and S.L. Gorin (2012) on the estuaries of oceans, seas and lakes to estuaries of water reservoir tributaries. In particular, this relates to specificity of their morphological structure, hydrological characteristics and structure of inhabiting organisms' communities as well as to the fact that they are a hydrological, morphological, sedimentological, geochemical and biological barrier between the river and recipient water body.

In addition, results of the study have shown that water reservoir tributary mouth area itself is not uniform. According to hydrological parameters (electroconductivity in the first place) recorded during several years, it may be divided into three zones – tributary transitional, frontal and recipient transitional (see chapters 2 and 3). All zones of the river mouth differed in chemical parameters of water, genesis of bottom sediments' organic matter, species composition, structural and functional characteristics of water organisms' commu-

nities, both between themselves as well as in comparison with boundary water objects (see chapters 3–8).

Increase of species richness, abundance, biomass, production indices of water organisms (see chapters 6–8) evidence for presence of edge effect in the estuaries of lowland water reservoir tributaries. This may define them as ecotones (Castridi et al., 1988; Holland, 1988; Hillbricht-Ilkowska, 1989).

It is necessary to note that edge effect is most frequently registered in the frontal zone of the river mouth area and it is most vividly manifested regarding planktonic groups of hydrobionts, fish and single taxonomic groups of organisms within contour communities (substrate dependent). Fluctuations of some characteristics of contour communities (benthic macroinvertebrates and macrophyte beds, particularly) during single seasons of the vegetation period along the longitudinal profile of the river mouth demonstrates ecocline properties to a larger extent (Janek, 1992; Van der Maarel, 1997): gradual change of their species composition is observed, conditioned by shift of taxonomic groups in accordance with abiotic conditions. Fluctuation of oxygen regime plays an important role here resulting in shift of rheophilous to eutophic-limnophilous fauna. However, a part of characteristics and contour communities characterize the tributary's mouth area as an ecotone.

Zones of edge effect appearance are less constant in time and space in aquatic ecosystems in comparison with terrestrial ones and their dynamics depend on hydrophysical factors (Odum, 1975, 1986). Thus, studies conducted in the mouth areas of Rybinsk reservoir tributaries in 1990's have shown that during hydrological spring, sections of edge effect manifestation often concentrated in the recipient transitional zone. In summer when both flowage and water level in rivers decrease while reservoir level remained rather high they migrated into frontal zone. Moreover, in autumn it was again registered in the transitional zone of recipient due to rain flood and reservoir water level decrease (Krylov, 2005). In the time of our studies zone of maximum manifestation of edge effect was mainly seen in the frontal zone of the river mouth area during the whole vegetation period. However, initial analysis of data obtained in 2014 which was characterized by a significantly lower water level in the reservoir from the beginning of summer hydrological period have shown that edge effect in summer and autumn was observed in the river's mouth

in recipient transitional zone. Nevertheless, location of site with maximum manifestation of edge effect depends on the span of mouth area and tributary's channel slope. It is evident, that edge effect in rivers with large channel slope and short mouth area would be observed at the lower boundaries of recipient's transitional zone similar to sections of a small river dammed by beavers where zooplankton communities reach their maximum abundance in the lower near-dam zone (Krylov, 2005; Krylov, Chalova, 2009).

Ecotones possess buffer features vividly manifested in conditions when being subject to various disturbances. We were able to demonstrate it on the example of zooplankton of tributary mouth areas of Rybinsk reservoir tributaries subject to anthropogenic stress (Krylov, 2005). During the course of our studies water objects have experienced effect of anomalous heat. During this time, majority of changes in communities evidenced for thermal eutrofication of water objects. However, thorough analysis of zooplankton has shown that communities experienced weakened reaction in the tributary mouth area in comparison with the water reservoir.

We will try to find out what determines the appearance of edge effect in the mouth areas of small tributaries of water reservoirs.

Ecotones are characteristic for obtaining the major part of energy through outside – allogenic – subsidies (Odum, 1975). Tributary's backwater zone is one of the first to free from the ice cover and accumulates allochthonous organic matter and biogenic elements from the whole area of river's drainage (Bylinkina, Trifonova, 1987). An earlier start of biological spring, presence of a large number of suspended substances, labile OM (see chapter 3), biogens (Bylinkina, Petuhova, 1971; Bylinkina, Trifonova, 1987) determines best trophic conditions for hydrobionts' development during the whole vegetation period and that is especially well seen in the frontal zone of the tributary mouth area. Values of ratios PO/COD, chromacity/PO, chromacity / COD show a significant portion of OM in spring to be of soil-humus origin, in summer and autumn OM freshly created by plankton prevail.

Active incoming and accumulation of biogenic and organic substances may have lead to hypertrophic state of river's mouth area frontal zone. However, there no unambiguous signs of hypertrophic waters here. Apparently, this is related to the fact that this system is impulse-stabilized and that supports it on the highly productive mature stage.

It is known (Margalef, 1992) that rivers exist for a long time as not climax but pre-climax (according to Beklemishev (1956) in respect to plant communities of river valleys – super-climax) systems staying on the stage of mature youth. Cyclic factor – spring tide is the mechanism that supports river's system on this level for an indefinitely long time on geological scale. It returns the system onto the initial stages of development with certain periodicity and its ending triggers the beginning of a new cycle. However, appearance of edge effect during the course of further seasonal or perennial development in rivers is only possible along with appearance of conditions for "traumatic ecotones" (term from: Zaletaev, 1989, 1997) formation: at limited flow (drainage regulation by humans or beavers) or on unregulated sections in spring – first half of summer along with supply of additional amount of organic and biogenic substances into inner biotopes due to anthropogenic influence (Krylov, 2002, 2005).

Therefore, basis for river system – cyclic alternation of impulse-stabilized factors – destabilizing (floods) and stabilizing (drought period). Intensity of these periods of river ecosystem seasonal development strengthens downstream. General mechanism of certain succession stage maintenance changes in the same direction parallel with flow velocity decrease and organic compounds accumulation. In the upper flow, communities consisting of few species are impulse-stabilized at minimal degree and more effective in assimilation of autochthonous organics (production) and allochthonous organic matter i.e. closer to climax in energetic respect when community production \approx destruction. In the lower flow drainage of organic and biogenic substances from the sections of upper and middle flow and flood-lands are not assimilated wholly, depositing in the bottom sediments. Here floods provide rejuvenation of communities changing their boundaries and redistributing sediments within flood-lands leading to reversionary shift of succession stage according to S.M. Razumovskii (1981) terminology and sometimes to secondary restoration successions. During the drought period biogen deposits are actively spent for primary production creation, macrophytes – in the first place and received by invertebrate communities through detrite webs.

Damming provides further ecological succession as matter and energy torrents become more isolated within the ecosystem's aquatic block. Damming of lower flows of rivers causes maximal development of hydrobiont communities. Thus, study of three beaver settle-

ments along transversal profile of a small river have shown "superposition" of beaver life effects and level of organic matter accumulation in river's continuum: lowest values of zooplankton abundance and biomass were registered in beaver ponds of the upper flow and maximal – in ponds of the lower flow (Krylov, 2005). Nevertheless, the role of spring tide remains leading for dammed sections of water-courses as well. We have shown that beaver pond zooplankton structure was losing its characteristic features in the absence of floods and became similar to such observed in communities developing in conditions of anthropogenic eutrophication (Krylov, Zav'yalov, 2000).

Hence, in the upper flows of rivers where features of retraditional subclimax (see below) are manifested stronger ecosystems are closer to climax in the energetic sense. In the lower flow they are closer to recurrent climax (see below) and move towards the next stage of water ecosystems' development – lentic, and in the case of traumatic ecotones appearance may move directly to this stage of development, for some time at least. In addition, process of flood plain waterbodies creation – next stage of aquatic ecosystems within river's valley is especially well seen here in conditions of strengthening meandering of river channel.

All these conditions are especially vividly combined in the mouth areas of lowland water reservoir tributaries with seasonal and perennial types of water level regulation. Usually, the main disturbing factor acts in the period when hydrobiont communities are least developed – in the period of autumn-winter water level empty. During this time practically untransformed river waters may penetrate into the reservoir "cleansing" estuaries. Stabilizing period begins in spring, during flood recession in rivers and increasing water level in the reservoir. Organic and biogenic compounds are accumulated in the upper boundaries of the tributary mouth, which creates optimal conditions for rich communities of hydrobionts formation in conditions of earlier biological spring (warmer river waters fill estuaries during the spring tide and their temperature may be 5-15°C higher than that of deep-water parts of the reservoir (Rybinskoe vodokhranilishche ..., 1972; Krylov, 2005)). Constant supply of allochthonous compounds with river waters, their predominant accumulation in the frontal zone as well as transitional zone of the recipient possessing favorable and more stable hydrological conditions support

high level of hydrobiont communities development during the whole vegetation period.

Mouth areas of small and medium tributaries of lowland reservoirs are analogues of reservoirs themselves including river stretches, lake-like expansions and zones of their contact. Specific zones manifesting edge effect – zones of sedimentation formed during merging of waters of river stretches with waters of the Main stretch were found in the Rybinsk reservoir (Riv'ér, 1988; Krylov, 1993, 1996, 2002, 2005). Due to this fact and alternating destabilizing and stabilizing conditions, ecosystems of water reservoirs possess a number of distinctive features. Thus, analysis of Volgograd reservoir ecosystem by V.A. Shashulovskii and S.S. Mosiash (2010) determined that their ecosystems are characteristic for quasicyclic succession preserving intermediate state between "young" and "mature" stages of development.

S.M. Razumovskii (1981) followed by I.A. Zhirkov (2010) consider peculiar community types – subclimaxes (recurrent, retardational, diasporical and biotopical differing in mechanisms of appearance) which remain stable up to the moment when exogenic effect which brought them to life persists. Calling these phenomena subclimaxes authors simply follow the traditions not considering here "postponed stage of development" i.e. stage preceding climax. V.V. Zherikhin (1993) wrote that regularly repeating disturbances are able to stabilize community and while certain mechanisms of environmental stabilization are diverse their essence always remains the same: elimination of excess and/or bringing of compounds not returned by its biogeochemical cycle in the ecosystem circulation.

In the light of sublimax concept, any river's ecosystem combines features of retraditional and recurrent subclimaxes.

Retraditional subclimax appears during slowing down of succession shifts under the influence of constantly acting factors not causing community disturbances. As applied to lotic ecosystems such factor is always water current which does not allow production to "stay in its place" changing ideal i.e. "chorologically static", in both terrestrial and limnic ecosystems, course of succession process.

S.M. Razumovski (2011) considered reed beds in river esuaries as an example of retradition sublimax remaining on the pioneer stage of eutrophic hydro-series for an indefinitely long time due to current draining the organic material they have produced. Furthermore he

postulates: "...on miniature scale the same pattern of gradual change from normal velocity of shift towards its full stop may be easily seen in any shallow river" (p. 80). Other similar examples are delays in lito-serial shift on steep mountain slopes where soil formation is paralyzed by constant drainage (Razumovskii, 1981) and tundra formation where succession is truncated by permafrost seizing biomass growth from the biological cycle (Zherikhin, 1997).

The main characteristic of recurrent subclimax is multiple repetition of a short segment of succession which proceeds at normal pace, that is observed in the considered case during seasonal fluctuation of river level and its flood plain regime.

In our view, situation in the mouth areas of reservoir tributaries also corresponds to main conditions of recurrent subclimax. According to I.A. Zhirkov (2010) this category of subclimaxes also contains cyclic (seasonal) successions characteristic for zooplankton of small rivers sections of different types, including ecotones (Krylov, 2002, 2005).

In the case of considered mouth areas, recurrent subclimax is anthropogenically-stabilized as it is water reservoir level with seasonal type of regulation that determines the length of headwater towards tributaries and consequently sizes of estuaries in our view.

Previously, we have written (Prokin, 2012) that Volga reservoir cascade as a whole is an "anthropogenically-stabilized recurrent climax". Dynamics of water discharge and level are determined by human activity keeping it at close to project level excluding possibilities of sharp level decrease or catastrophic floods sometimes seen on undammed rivers.

Situation on "beaver" rivers which may be defined as "zoogenically-stabilized recurrent climax" is more dynamic during the season and through several years (Prokin, 2012). Here, in the absence of beavers river ecosystem shifts from one described by the Concept of river continuum to state characterized by the Concept of patch dynamics (Townsend, 1989).

This exogenous-stabilized sub-climaxes' variants are a step ahead in the succession sense. This is true as we consider succession direction towards lentic ecosystems. Another variant is to consider ecosystems of the maximum flow rate – krenal and rhithral as a river climax in comparison with ecosystems of undammed rivers. However, we still name them "subclimax" sharing the same broad understanding of S.M. Razumovskii (1981).

Therefore, reservoir tributaries' estuaries with seasonal type of regulation are contact blocks of ecosystems staying in the state of recurrent anthropogenically-stabilized sub-climax. They remain on the level of highly productive maturity due to cyclic alternation of stabilizing conditions when surplus allochthonous (terrigenous from the flood plains and flowing in the river's channel) compounds are accumulated and spent and disturbances returning biocenoses to early stages.

We have indicated that study of merging zones between freshwater and marine waters in estuaries has a long history. And while it has not yielded a unambiguous definition of mouth areas, apt statings and views exist (Telesh, 2006; Telesh et al., 2009; Mihailov, Gorin, 2012). It allows taking them as basis for defining. As a result we have the following definition:

Mouth area of lowland water reservoir's tributary with seasonal (perennial) type of level regulation is a transitional zone, a sub-system characterized by peculiarity of morphological structure, hydrological characteristics and structure of hydrobionts inhabiting it, which regularly fluctuates in time and space. Mouth area is a hydrological, morphological, sedimentological, geochemical and biological barrier between river and water reservoir.

Hydrobiont communities of lowland water reservoir's tributary mouth are ecotopic groups of organisms in the state of anthropogenically-stabilized recurrent sub-climax. Its existence is provided by alternation of destabilizing influence of spring tide and stabilizing conditions of drought period, further stabilized by maintenance of recipient's level regime and indirectly – river's mouth. Indices of hydrobiont communities' structure and functioning fluctuate regularly in time and space and characterize edge effect manifestation. This allows defining transitional sections as ecotones. Distribution of contour communities and transformation of some of their structural indices along the transversal profile of water reservoir tributary estuaries in different seasons shows a well-defined ecoclinal variability determined by a sum of conditions with oxygen regime, current speed and substrate being the most important ones.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абакумов В.А.* Система гидробиологического контроля качества природных вод в СССР // Актуальные проблемы охраны окружающей природной среды в Советском Союзе и Федеративной Республике Германии. Мюнхен, 1981. С. 491–528.
- Абрамов С.К., Биндеман Н.Н., Бочеввер Ф.М.* Влияние водохранилищ на гидрогеологические условия прилегающих территорий. М.: Госстройиздат, 1960. 316 с.
- Авакян А.Б.* Водохранилища и окружающая среда (Народнохозяйственное значение водохранилищ и их воздействие на окружающую среду). М.: Знание, 1982. 48 с.
- Авакян А.Б.* Проблемы создания и комплексного использования водохранилищ в СССР // Водные ресурсы. 1972. № 1. С. 119–137.
- Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шаранов В.А.* Водохранилища. М.: Мысль, 1987. 326 с.
- Автоматизированная информационная система государственного мониторинга водных объектов (Электронный ресурс) // Режим доступа: <https://gmvo.skniivh.ru>, свободный. Загл. с экрана.
- Алексин О.А.* Основы гидрохимии. Л.: Гидрометеоиздат, 1970. 444 с.
- Александрова В.Д.* Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. Т. 3. М.–Л.: Наука, 1964. С. 300–447.
- Алехин В.В.* География растений. М., 1938 328 с.
- Андроникова И.Н.* Изменения в сообществе зоопланктона в связи с процессом эвтрофирования // Эвтрофирование мезотрофного озера. Л.: Наука, 1980. С. 173–180.
- Андроникова И.Н.* Использование структурно-функциональных показателей зоопланктона в системе мониторинга // Гидробиологические исследования морских и пресных вод. Л.: Наука, 1988. С. 47–53.
- Андроникова И.Н.* Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Андроникова И.Н.* Специфические черты и градиент количественных показателей зоопланктона в пределах экотона второго порядка (шхеры Ладожского озера) // Проблемы изучения краевых структур биоценозов. Саратов: Изд. Саратовского ун-та, 1997. С. 9.
- Антомонов Ю.Г.* Моделирование биологических систем. Киев: Наукова думка, 1977. 248 с.
- Артемьев В.Е.* Геохимия органического вещества в системе река-море. М.: Наука, 1993. 204 с.
- Атлас пресноводных рыб России / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2002. Т. 1. 379 с.

- Безносков В.Н., Кучкина М.А., Суздалева А.Л. Исследование процесса термического эвтрофирования в водоемах-охладителях АЭС // Водные ресурсы 2002. Т. 29, № 5. С. 610–615.
- Беклемишев В.Н. Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ // Тр. по защите растений. 1931. Т. 1. № 2. С. 277–358.
- Беклемишев В.Н. Биоценозы реки и речной долины в составе животного покрова земли // Тр. ВГБО. Т. 7, АН СССР, М., 1956. С. 77–98.
- Беляева А.Н., Шелагина И.А. Роль сорбционных процессов в формировании состава алканов терригенных донных осадков // ДАН. 1993. Т. 331. № 5. С. 599–602.
- Беляков Е.А., Гарин Э.В., Лебедева О.А., Лапуров А.Г. Анализ встречаемости некоторых видов семейства *Sparganiaceae* на территории Ярославской области // Ярославский педагогический вестник. 2013. Т. 3. № 4. С. 149–151.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 3. С. 1032–1038.
- Беркович К.М. Русловые процессы на реках в сфере влияния водохранилищ. М.: Географический факультет МГУ, 2012. 163 с.
- Биогеохимия океана. М.: Наука, 1983. 366 с.
- Богачёв В.К. Формирование водной растительности Рыбинского водохранилища // Учёные записки Вып. XIV (XXIV) серия естественные. Ярославль: ЯГПУ 1952. С. 3-106.
- Бойко Г.А., Алексеев Ю.Е. Ежеголовник всплывший // Биологическая флора Московской области. 1990. № 8. С. 63–77.
- Болотов С.Э. (RU) Зоопланктон малой реки Ильдь в условиях аномального прогрева воды: состав, количественное развитие и структурно-функциональные характеристики сообществ // Свидетельство Роспатента об официальной регистрации базы данных № 2012621171 от 14.11.2012 г.
- Болотов С.Э. (RU) Зоопланктон устьевых областей малых притоков Рыбинского водохранилища. Река Ильдь // Свидетельство Роспатента об официальной регистрации базы данных № 2012621172 от 14.11.2012 г.
- Болотов С.Э. (RU) Модуль экологического анализа сообществ пресноводного зоопланктона “FW-Zooplankton” // Свидетельство Роспатента об официальной регистрации программы для ЭВМ № 2012617486 от 17.08.2012 г.
- Болотов С.Э. (RU) Модуль расчета уровня доминирования в сообществах пресноводного зоопланктона // Свидетельство Роспатента об

- официальной регистрации программы для ЭВМ № 2012660341 от 15.11.2012 г.
- Болотов С.Э.* Изменения структуры и параметров хаотических аттракторов сообществ зоопланктона устьевой области малого притока равнинного водохранилища в условиях погодно-климатических аномалий // Водные ресурсы, экология и гидрологическая безопасность: Матер. Междунар. науч. конф. М.: ИВП РАН. 2014 г. С. 108–111.
- Болотов С.Э.* (RU) Программа автоматизации расчетов экологических показателей развития сообществ пресноводного зоопланктона // Свидетельство об официальной регистрации программы для ЭВМ Федеральной службы по интеллектуальной собственности, патентам и товарным знакам (Роспатент) № 2014662213 от 26.11.2014. Оpubл. 2014 г. Эл. бюл. РОСПАТЕНТа № 12. 1 с.
- Болотов С.Э.* (RU) Программа идентификации параметров хаотических квазиаттракторов сообществ пресноводного зоопланктона // Свидетельство об официальной регистрации программы для ЭВМ Федеральной службы по интеллектуальной собственности, патентам и товарным знакам (Роспатент) № 2014613776 от 07.04.2014 г. Оpubл. 2014 г. Эл. бюл. РОСПАТЕНТа № 5. 1 с.
- Болотов С.Э., Айрапетян А.О., Крылов А.В.* Фауна и эффекты гомогенизации видового состава зоопланктона устьевой области малого притока равнинного водохранилища в аномально жаркий период // Известия Самарского научного центра РАН. 2014 г. Т. 16, № 5. С. 264–269.
- Болотов С.Э., Крылов А.В., Еськов В.М., Козлова В.В., Мухомтова О.В.* Сравнительный анализ экологической структуры и параметров хаотической организации зоопланктона устьевой области притока равнинного водохранилища // Известия Самарского научного центра РАН. 2014 г. Т. 16, № 1. С. 223–226.
- Болотов С.Э., Крылов А.В., Цветков А.И., Соколова Е.А., Поддубный С.А.* Водные массы и зоопланктон зоны подпора притока Рыбинского водохранилища // Поволжский экол. журн. 2012 г. № 2. С. 134–141.
- Болотов С.Э., Романенко А.В., Цветков А.И., Крылов А.В.* Нарушение вертикального распределения планктона в устьевой области притока равнинного водохранилища летом жаркого года // Поволжский экологический журнал. 2014 г. № 3. С. 304–310.
- Болотов С.Э., Романенко А.В., Цветков А.И., Отюкова Н.Г., Соколова Е.А., Крылов А.В.* Бактерио- и зоопланктон устьевой области притока равнинного водохранилища в аномальный по климатическим условиям период // Биология внутр. вод. 2014 г. № 1. С. 41–51.

- Болотов С.Э., Цветков А.И., Жгарева Н.Н., Малин М.И., Крылов А.В.* Динамика организации зоопланктона зоны выклинивания подпора малой реки Ильдь Рыбинским водохранилищем // Мат. Междунар. конф. Экология водных беспозвоночных. Россия, Борок, 30 октября – 2 ноября 2010 г. Ярославль: Принтхаус, 2010. С. 49–53.
- Болотов С.Э., Цветков А.И., Крылов А.В.* Гидрологическая и биологическая характеристика зон устьевой области притока Рыбинского водохранилища // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ: Сб. мат. докл. Всерос. конф. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 22–26 октября 2012 г. Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012 б. С. 22–26.
- Болотов С.Э., Цветков А.И., Крылов А.В.* Зоопланктон зон слияния незарегулированных рек // Биология внутр. вод. 2012 в. № 2. С. 29–36.
- Болотов С.Э., Цветков А.И., Малин М.И., Крылов А.В.* Зоопланктон малой реки в зоне смешения с водами водохранилища // Мат. Междунар. научно-практич. конф. Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Россия, Пермь, 17–20 мая 2011 г. Т. IV. Пермь: Перм. гос. ун-т, 2011. С. 33–37.
- Большая Советская Энциклопедия. М.: Изд-во “Советская энциклопедия”, 1972. С. 314.
- Боруцкий Е.В., Степанова Л.А., Кос М.С.* Определитель Calanoida пресных вод СССР. Спб.: Наука, 1991. 503 с.
- Бочаров О.Б., Овчинникова Т.Э.* Численное моделирование плотностных течений в глубоком озере в зоне притока // Электр. научн. журн. “Исследовано в России”. 673. <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2008/061.pdf>
- Бурковский И.В., Мазей Ю.А.* Структура сообщества инфузорий в зоне смешения речных и морских вод // Зоол. журн. 2001. Т. 80. Вып. 3. С. 259–268.
- Буторин Н.В.* Сезонное изменение характеристик водных масс и распределение их в Рыбинском водохранилище // Планктон и бентос внутренних водоемов: Тр. ИБВВ АН СССР. М.–Л.: Наука, 1966 а. С. 311–319.
- Буторин Н.В.* О вертикальной неоднородности водных масс Рыбинского водохранилища // Планктон и бентос внутренних водоемов: Тр. ИБВВ АН СССР. М.–Л.: Наука, 1966 б. С. 320–331.
- Буторин Н.В., Курдина Т.Н., Бакастов С.С.* Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища Л.: Наука, 1982. 224 с.
- Буторин Н.В., Смирнов Н.П.* О принципах районирования водохранилищ // Уч. зап. Перм. гос. ун-та. 1974. № 330. С. 99–113.

- Былинкина А.А. Гидрохимическая характеристика // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 26–36.
- Былинкина А.А., Петухова Л.А. Поступление соединений фосфора в Рыбинское водохранилище с местным стоком и сточными водами // Абиотические факторы биологического круговорота в водоемах. М.–Л: Наука, 1971. С. 35–42.
- Былинкина А.А., Трифонова Н.А. Гидрохимический режим Угличского водохранилища и факторы его формирования // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 45–54.
- Вайнштейн Б.А. О некоторых методах оценки сходства биоценозов // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 7. С. 981–986.
- Вайнштейн Б.А. Система, эволюция и филогения тромбидиформных клещей // Определитель обитающих в почве клещей Trombidiformes. М.: Наука, 1978. С. 228–245.
- Вайнштейн Б.А. Определитель личинок водяных клещей. Общая часть. Л.: Наука, 1980. С. 29–41.
- Васильев Л.И. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. Борок. 1950. Вып. 1. С. 236–275.
- Вендров С.Л. Влияние водохранилищ лесной зоны на прилегающие территории. М.: Наука, 1970.
- Вендров С.Л., Авакян А.Б., Дьяконов К.Н., Ретеюм А.Ю. Роль водохранилищ в изменении природных условий. М.: Знание, 1968.
- Веригин Б.В. О явлении термического евтрофирования водоемов // Гидробиол. журн. 1977. Т. 13, № 5. С. 98–105.
- Виноградов М.Е., Лисицын А.П. Глобальные закономерности распределения жизни в океане и их отражение в составе донных осадков // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1981. № 3. С. 5–25.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Лебедева Л.П. и др. Мезопланктон восточной части Карского моря и эстуариев Оби и Енисея // Океанология. 1994. Т. 34. № 5. С. 716–723.
- Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 350 с.
- Воронов А.Г. Геоботаника. М.: Высшая школа, 1963. 372 с.
- Всероссийский научно-исследовательский институт гидрометеорологической информации — Мировой центр данных (Электронный ресурс) // Режим доступа: <http://www.meteo.ru>, свободный. Загл. с экрана. Дата обращения 21.11.2012.
- Гаретова Л.А. Количественные оценки экологического состояния малых рек Хабаровского края // Пресноводные экосистемы бассейна реки Амур. Владивосток: Дальнаука, 2008. С. 111–122.

- Гармонов И.В., Колотов И.Б., Крашин И.И. Прогноз влияния равнинных водохранилищ на подпор, ресурсы и запасы подземных вод. М.: Недра, 1984. 157 с.
- Герасимов Ю.В. Условия нагула рыб в зоне зарослей макрофитов озер: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1983. 24 с.
- Герасимов Ю.В., Поддубный С.А. Влияние уровенного режима на урожайность фитофильных рыб Рыбинского водохранилища // Водные ресурсы. 2000. Т. 27. № 5. С. 554–559.
- Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР. Водохранилища Верхней Волги. Л., 1975. 292 с.
- Гончаров А.В. Фитопланктон малых рек Московского региона: Автореф. дисс. к. биол. наук. М., 1994. 18 с.
- Гончаров А.В., Ревкова Н.В. Гидробиологическая классификация малых рек // Малые реки: современное экологическое состояние, актуальные проблемы. Тез. докл. Международной научной конференции. Россия, г. Тольятти, 23–27 апреля 2001 г. Тольятти, 2001. С. 61.
- Гордеев Н.А. Этапы формирования ихтиофауны Рыбинского водохранилища // Волга–1. Тез. докл. Куйбышев: Куйбышевское книжное изд-во, 1971. С. 244–254.
- Двинских С.А. Влияние водохранилищ на окружающую среду. Учеб. пособие по спецкурсу. Пермь: ПГУ, 1981. 118 с.
- Двинских С.А., Березина О.А. К вопросу районирования Нижне-Камского водохранилища // Географический вестник. Пермь: Изд-во ПГУ, 2010. № 4(15). С. 31–38.
- Дельта реки Селенги — естественный биофильтр и индикатор состояния озера Байкал. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 314 с.
- Дзюбан Н.А. О формировании зоопланктона водохранилищ // Тр. VI совещ. по проблемам биологии внутр. вод. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 597–602.
- Добровольская Н.Г. Пространственно-временные особенности распределения бактериопланктона равнинных рек // Эрозия почв и русловые процессы. Вып. 14. М., 2004. С. 94–103.
- Доброхотов В.Н. Семена сорных растений М.: Сельхозиздат, 1961. 414 с.
- Довбня И.В. Продукция высшей водной растительности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев: Институт гидробиологии, 1981. 24 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2011 год (Электронный ресурс) // Режим доступа: <http://meteoinfo.ru/media/climate/rus-clim-2011.pdf>, свободный. Загл. с экрана. Дата обращения 14.03.2013.

- Дубинин В.Б. Хелицероносные животные (подтип Chelicerata W. Dubinin nom. N.) и положение их в системе // Зоол. журн. 1959. Т. 38, вып. 8. С. 1163–1189.
- Дубына Д.В., Сытник К.М., Тасенкевич Л.А. Макрофиты — индикаторы изменений природной среды. Киев: Наукова думка, 1993. С. 344–345.
- Дьяконов К.Н., Аношко В.С. Мелиоративная география. М.: Изд-во МГУ, 1995. 254 с.
- Ермохин М.В. Проблемы и перспективы исследования краевых структур биоценозов рек и водоемов речных долин // Актуальные вопросы изучения микро-, мейзообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов. Н. Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 101–129.
- Ершова М.Г. Распределение вод различного происхождения в Рыбинском водохранилище в весенний период // Динамика водных масс водохранилищ. М.–Л.: Наука, 1965. С. 55–65.
- Ершова М.Г., Эдельштейн К.К. О методике измерения электропроводности водных масс Волжских водохранилищ // Планктон и бентос внутренних водоемов: Тр. ИБВВ АН СССР. М.–Л.: Наука, 1966. С. 304–310.
- Жаворонкова О.Д. Морфология ротового аппарата и питание водяного клеща *Limnochares aquatica* (Acariformes) // Зоол. журн. 1990 а. Т. 69, вып. 12. С. 55–60.
- Жаворонкова О.Д. Строение гнатымы и питание водяных клещей семейства Argenuridae (Acariformes) // Зоол. журн. 1990 б. Т. 69, вып. 8. С. 135–142.
- Жаворонкова О.Д. К изучению ротового аппарата водяных клещей рода Eulais (Acariformes) // Биол. науки. 1992. № 3(339). С. 80–88.
- Жаворонкова О.Д. Морфология гнатымы водяных клещей сем. Hydrachnidae (Acariformes) // Пресноводные беспозвоночные: биология, систематика, эволюция. Тр. ИБВВ РАН. Вып. 68 (71). СПб., 1993. С. 120–132.
- Жаворонкова О.Д. Строение гнатымы и питание половозрелого водяного клеща *Torrenticola amplexa* (Acariformes, Torrenticolidae) // Зоол. журн. 1999. Т. 78, вып. 12. С. 1471–1475.
- Жаворонкова О.Д. Водяные клещи (Hydracarina, Acariformes) Верхне-Волжского бассейна // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Биоразнообразие / Отв. ред. В.Н. Яковлев. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000 а. С. 229–240.
- Жаворонкова О.Д. Структурная организация ротового аппарата водяных клещей сем. Lebertiidae на примере *Lebertia* sp. (Acariformes) // Биология внутр. вод. 2000 б. № 2. С. 58–64.

- Жаворонкова О.Д.* Водяные клещи (Acariformes, Hydracarina) реки Ильдь // Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. М.: Наука, 2003. С. 127–133.
- Жаворонкова О.Д.* Откладка яиц и развитие личинок водяного клеща *Hydrachna cruenta* (Acariformes, Hydrachnidae) // Зоол. журн. 2006. Т. 85, вып. 2. С. 171–182.
- Жаворонкова О.Д.* Новые данные по водяным клещам (Acariformes, Hydrachnida) озера Глубокого с замечаниями по морфологии и экологии некоторых видов // Тр. Гидроб. ст. на Глубоком озере им. И.Ю. Зюграфа. М.: Тов. Научн. изд. КМК, 2009. Т. 10. С. 118–147.
- Жгарева Н.Н.* Беспозвоночные // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 168–171.
- Жгарева Н.Н.* Фауна зарослей // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды М.: Т-во научн. изданий КМК, 2007. С. 249–268.
- Жерихин В.В.* Природа и история травяных биомов // Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления. СПб-М., 1993. С. 29–49.
- Жирков И.А.* Жизнь на дне. Био-экология и био-география бентоса. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2010. 452 с.
- Жохов А.Е., Тютин А.В., Пугачева М.Н., Цветков А.И.* Разнообразие паразитов рыб на границе река-водохранилище // Проблемы изучения краевых структур биоценозов. Саратов: Изд. Саратовского ун-та, 1997. С. 14.
- Законнов В.В., Поддубный С.А., Законнова А.В., Касьянова В.В.* Осадкообразование в зонах переменного подпора водохранилищ Волжского каскада // Водные ресурсы. 2010. Т. 37, № 4. С. 425–433.
- Законнова А.В., Литвинов А.С.* Климат // Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. М.: Наука. 2003 а. С. 10–13.
- Законнова А.В., Литвинов А.С.* Сток рек бассейна // Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. М.: Наука. 2003 б. С. 13–19.
- Законнова А.В., Литвинов А.С.* Химический режим // Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. М.: Наука, 2003 в. С. 23–26.
- Законнова А.В., Литвинов А.С.* Многолетние изменения температуры воды Рыбинского водохранилища // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-та. Серія: Біологія. 2010. № 2(43). С. 101–129.
- Залетаев В.С.* Экологически дестабилизированная среда (экосистемы аридных зон и изменяющемся гидрологическом режиме). М.: Наука, 1989. 150 с.
- Залетаев В.С.* Структурная организация экотонов в контексте управления // Экотоны в биосфере / под ред. д.г.н., проф. В.С. Залетаева. М.: РАСХН, 1997. С. 11–30.

- Заречная С.Н. Фауна ручейников Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР. 1959. Вып. 1(4). С. 176–187.
- Захарова Л.К. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. “Борок” им. Н.А. Морозова. Вып. 2. М.–Л. Изд. АН СССР, 1955. С. 200–265.
- Захарова Л.К. Распределение нерестилищ промысловых рыб в Рыбинском водохранилище // Тр. Биол. ст. “Борок” АН СССР. Вып. 3. М.–Л. Изд. АН СССР, 1958. С. 304–320.
- Захваткин А.А. Разделение клещей (*Acarina*) на отряды и их положение в системе *Chelicerata* // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. 1952. Т. 14. С. 5–46.
- Зеленцов Н.И. Ранние стадии развития и биология *Stackelbergina praeclara* Shilova et Zelentsov (Diptera, Chironomidae) // Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л.: Наука, 1980. С. 232–238.
- Зимбалева Л.Н. Экологические группировки фауны зарослей Днепра // Гидробиол. журн. 1966. Т. 2, № 5. С. 34–41.
- Зимбалева Л.Н., Гусынская С.Л., Долинский В.Л., Плигин Ю.В. Эко-тоны и биопродуктивность водохранилищ // 6 съезд ВГБО. Мурманск, 1991. С. 168–169.
- Зиновьев Е.А., Внутских А.Ю., Бакланов М.А. Зависимость состава ихтиоценозов рек Прикамья от факторов среды // Красная книга Пермской области и проблемы биоразнообразия. Пермь: Пермский ун-т, 1997. С. 130–131.
- Золотницкая С.Я., Авакян А.А. Атлас и определитель семян лекарственных растений. Ереван: Изд-во академии наук Армянской ССР, 1950. 113 с.
- Иванов А.Н., Новский В.А. Геологическое строение и полезные ископаемые Ч. 1 / Отв. ред. А.Б. Дитмар. Ярославль: Ярославское книжное издательство, 1959. С. 38–141
- Иванова М.Н., Касьянов А.Н. О находке бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas) (сем. *Gobiidae*) в пище налима *Lota lota* (L.) Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2011. № 3. С. 88–91.
- Израэль Ю.А., Груза Г.В., Мелешко В.П. Изменение глобального климата. Роль антропогенных воздействий // Метеорология и гидрология. 2001. № 5. С. 5–21.
- Ильина Л.К. Влияние высоты уровня на нерест рыб в Рыбинском водохранилище в 1960 г. // Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР. 1962. № 13. С. 26–30.

- Ильина Л.К.* Выедание икры фитофильных рыб хищниками на естественных нерестилищах Рыбинского водохранилища // Биология рыб Волжских водохранилищ. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР. Вып. 10 (13). М.–Л.: Наука, 1966. С. 46–50.
- Ильина Л.К.* Местные перемещения и структура стай молоди рыб в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР. Вып. 16 (19). Л.: Наука, 1968. С. 182–201.
- Ильина Л.К.* О сроках нереста рыб в Рыбинском водохранилище // Материалы по биологии и гидрологии Волжских водохранилищ. М.–Л.: Изд. АН СССР, 1963. С. 93–94.
- Ильина Л.К., Гордеев Н.А.* Значение уречного режима для рыбного хозяйства водохранилищ // Водные ресурсы. 1980. № 2. С. 123–136.
- Ильина Л.К., Гордеев Н.А., Стрижникова Л.Н.* Роль притоков Рыбинского водохранилища в размножении фитофильных рыб и особенности нерестилищ в маловодные годы // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ / Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 39 (42). Рыбинск, 1978. С. 124–135.
- Исаев А.А., Парамонов С.Г.* Климат территории и загрязненность атмосферы // Малые реки Волжского бассейна. Под ред. Н.И. Алексеевского. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1998. С. 32–34.
- Капитонова О.А., Каргапольцева И.А., Мельников Д.Г.* Особенности формирования растительного покрова и пространственная структура макрозообентоса в условиях нарушения гидрологического режима водоема (на примере Березовского залива Воткинского пруда) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2011. Т. 13. № 1. С. 167–173.
- Капитонова О.А., Мельников Д.Г.* Флора березовского залива Воткинского пруда (Удмуртская республика) // Вестник Удмуртского ун-та. 2003. С. 21–32.
- Каргапольцева И.А., Капитонова О.А.* Синтаксономический состав водной и прибрежно-водной растительности зоны подпора реки Пазелинка Ижевским прудом (Удмуртская республика) // Наука Удмуртии. 2012. № 4(62). С. 96–103.
- Катанская В.М.* Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л.: Наука, 1981. 187 с.
- Каширская Е.В.* Пелофильная микрофауна экотона вода–суша рек Большой Иргиз и Еруслан // Экотопы в биосфере / под редакцией д.г.н., проф. В.С. Залетаева. М.: РАСХН, 1997. С. 233–240.

- Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 2. Распределение, сезонная динамика, питание и значение. Л.: Наука, 1980. 440 с.
- Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробионтов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.
- Климатические рекорды прошедшего пятилетия на территории Ярославской области (Электронный ресурс) // Сайт ГУ “Ярославский ЦГМС”. Режим доступа: <http://www.yacgms.ru/-2006-2010>, свободный. Загл. с экрана. Дата обращения 11.02.2011.
- Коблицкая А.Ф. Определитель молоди пресноводных рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1981. 208 с.
- Кокин К.А. Экология высших водных растений. М.: Изд. Московского ун-та, 1982. 158с.
- Комулайнен С.Ф. Экология фитоперифитона малых рек Восточной Финноскандии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2004. 182 с.
- Коргина Е.М. О движении *Dreissena polymorpha* Pall. // Биология внутр. вод. Информ. бюл. Л., 1982. № 53. С. 17–21.
- Кортаев В.Н. Эстуарно-дельтовые системы // Геоморфология. 2008. № 3. С. 55–65.
- Корнева Л.Г. Изучение некоторых структурных характеристик фитопланктонных сообществ при оценке состояния водохранилищ // Биология внутр. вод. Инф. Бюлл. Л.: Наука, 1992. № 94. С. 3–9.
- Корнева Л.Г. Сукцессия фитопланктона // Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти: Самарский науч. центр, 1999. С. 89–148.
- Корнева Л.Г. Формирование фитопланктона водоемов бассейна Волги под влиянием природных и антропогенных факторов: Автореф. докт. дисс. СПб., 2009. 47 с.
- Кортаев В.Н., Чистяков А.А. Процессы седиментации в устьевых областях рек // Вест. МГУ. Сер. 5. География. 2002. № 5. С. 3–7.
- Кортаев В.Н., Михайлов В.Н., Алексеевский Н.И., Чистяков А.А., Пономарева Т.Г., Татарников О.М., Угенинов Г.Н., Лупачев И.В. Экологическое состояние устьевых областей рек и концепция их гидроэкологического мониторинга // Эрозионные и русловые процессы. Вып. 2. М., 1996. С. 217–243.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во СГУ, 2009. 377 с.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Микробная “петля” в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистем. Ижевск: Книго-Град, 2011. 332 с.

- Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Романенко А.В., Косолапова Н.Г., Мыльникова З.М., Минеева Н.М., Крылов А.В.* Гетеротрофные микроорганизмы в планктонных трофических сетях речных экосистем // *Успехи совр. Биологии.* 2006. Т. 126, № 3. С. 273–284.
- Копылов А.И., Лазарева В.И., Минеева Н.М., Масленникова Т.С., Стройнов Я.В.* Влияние аномально высокой температуры воды на развитие планктонного сообщества водохранилищ Средней Волги летом 2010 г. // *ДАН.* 2012. Т. 442, № 1. С. 133–135.
- Корсаков Г.К., Смиренский А.А.* Зарастающие водоемы и их использование для ондатроводства. М., 1956. 136 с.
- Корчагин А.А.* Видовой (флористический) состав растительных сообществ и методы его изучения // *Полевая геоботаника.* М.–Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 39–62.
- Косолапова Н.Г.* Сообщества планктонных гетеротрофных жгутиконосцев малых водных объектов: Дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2005. 205 с.
- Крыленко И.Н.* Математическое моделирование подпорных явлений в узле слияния рек Сухона и Юг // *Вестник Московского ун-та. Сер. 5: География.* 2009. № 1. С. 53–58.
- Крылов А.В.* Экотоны малых рек и их буферная роль // *Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Тез. Междунар. конф. Тольятти,* 1993. С. 24–25.
- Крылов А.В.* Зоопланктон малых рек в условиях различной антропогенной нагрузки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ РАН, 1996. 25 с.
- Крылов А.В.* Влияние деятельности бобров как экологического фактора на зоопланктон малых рек // *Экология.* № 5. 2002. С. 350–357.
- Крылов А.В.* Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.
- Крылов А.В., Завьялов Н.А.* Роль весеннего половодья и дождевых паводков в развитии зоопланктона бобровых прудов // *Экология.* 2000. № 1. С. 24–27.
- Крылов А.В., Малин М.И., Цветков А.И., Поддубный С.А., Отюкова Н.Г.* Краевой эффект в зоне выклинивания подпора вод малого притока равнинного водохранилища // *Мат. 2-й Междунар. конф. Проблемы изучения краевых структур.* Саратов: Изд. Саратовского ун-та, 2008. С. 50–54.
- Крылов А.В., Прокин А.А., Хлызова Н.Ю., Болотов С.Э., Петрухин Ю.К.* Зарастание, зоопланктон и макрозообентос низовьев притоков Дона и Хопра и зон смешения их вод на территории Воронежской области // *Экология и морфология водных беспозвоночных.* Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. С. 203–244.

- Крылов А.В., Цветков А.И., Малин М.И. Вертикальное распределение зоопланктона малой реки // Поволжский экол. журнал. 2009. № 1. С. 47–53.
- Крылов А.В., Цветков А.И., Малин М.И., Романенко А.В., Поддубный С.А., Отюкова Н.Г. Сообщества гидробионтов и физико-химические параметры устьевой области притока равнинного водохранилища // Биология внутр. вод. 2010. № 1. С. 65–75.
- Крылова Е.Г. Особенности структуры и динамики растительного покрова устьевого участка // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды / Под ред. А.В. Крылова, А.А. Боброва. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2007. С. 87–95.
- Крылова Е.Г. Флористическое разнообразие в зоне подпора малой реки Ильд // Мат. I (VII) Междунар. конф. по водным макрофитам “Гидророботаника 2010” (пос. Борок, 9–13 октября 2010 г.). Ярославль: Принт-Хаус, 2010. С. 167–169.
- Крючкова Н.М. Структура сообществ зоопланктона в водоемах разного типа // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Тр. ЗИН АН СССР. 1987. Т. 165. С. 184–198.
- Кудерский Л.А. Экологические основы формирования и использования рыбных ресурсов водохранилищ: Автореф. дис. док. биол. наук. М., 1992. 85 с.
- Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 1970. 744 с.
- Кутова Т.Н. Формирование водной и прибрежноводной растительности на Рыбинском водохранилище // Рыбинское водохранилище: изменение природы побережий водохранилища. Ч. I. М.: Изд-во МОИП, 1953. С. 51–82.
- Кутова Т.Н. Экологическая характеристика растений зоны временного затопления северной части Рыбинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1958. 15 с.
- Лазарева В.И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2010. 183 с.
- Лазарева В.И., Болотов С.Э. Особенности биологии двух видов рода *Diaphanosoma* Fischer (Crustacea, Cladocera) в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. 2014. № 2. С. 1–9.
- Лазарева В.И., Жданова С.М., Болотов С.Э. Особенности расселения и экологическая роль видов-вселенцев в сообществе зоопланктона водохранилищ Волги и Шексны // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ: Сб. мат. докл. Всерос. конф. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 22–26 октября 2012 г. Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012 а. С. 154–157.

- Лазарева В.И., Минеева Н.М., Жданова С.М. Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы с различными термическими условиями // Поволжский экологический журнал. 2012 б. № 4. С. 394–407.
- Лебедева О.А. Особенности фенологического развития *Batrachium kaufmannii* (Ranunculaceae) в малых реках Ярославской области // Ярославский педагогический вестник. 2012. Т. III, № 1. С. 98–102.
- Леонтьев А.М. Об изменении растительности под влиянием первых лет подтопления Рыбинским водохранилищем // Тр. Дарвинского государственного заповедника. Вып. III. Вологда, 1956. С. 27–96.
- Лисицын А.П. Маргинальный фильтр океанов // Океанология. 1994. Т. 34, № 5. С. 735–747.
- Лисицына Л.И., Папченко В.Г., Артеменко В.И. Флора водоемов волжского бассейна определитель сосудистых растений. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 219 с.
- Литвинов А.С. Временная и пространственная изменчивость поля температуры в водохранилищах // Гидрофизические процессы в реках и водохранилищах. М., 1985. С. 279–283.
- Литвинов А.С., Законнова А.В. Гидрологические условия в Рыбинском водохранилище в период потепления климата // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Тр. Междунар. научно-практич. конф. (17–20 мая 2011 г., Пермь). Т. I. Гидро- и геодинамические процессы. Пермь, 2011. С. 101–104.
- Литвинов А.С., Роцупко В.Ф. Многолетние и сезонные колебания уровня Рыбинского водохранилища и их роль в функционировании его экосистемы // Водные ресурсы. 2007. Т. 34. № 1. С. 1–8.
- Литвинов А.С., Роцупко В.Ф. Многолетние изменения элементов гидрометеорологического режима Рыбинского водохранилища // Метеорология и гидрология. 2010. № 6. С. 88–95.
- Лобус Н.В., Пересыткин В.И., Шульга Н.А., Дроздова А.Н., Гусев Е.С. Органическое вещество воды, взвеси и донных осадков бассейна реки Кай (залив Нячанг, Южно-Китайское море) // Океанология. 2015. № 3. (в печати).
- Луферов В.П. Эпифауна затопленных лесов Рыбинского водохранилища // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 123–129.
- Луферов В.П. О пагоне побережья Рыбинского водохранилища // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1965. С. 151–154.

- Луферова Л.А. Формирование зоопланктона Горьковского водохранилища // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 130–142.
- Луферова Л.А. Формирование зоопланктона Череповецкого водохранилища // Планктон и бентос внутренних водоемов. М.: Наука, 1966. С. 68–74.
- Ляшенко Г.Ф. Влияние аномально низкого уровня Рыбинского водохранилища на прибрежно-водную растительность и условия нереста фитофильных рыб // Тез. докл. Междунар. конф. "Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 2". Тольятти, 1998. С. 217–218.
- Маккавеев Н.И., Белинович И.В., Хмелева Н.В. Русловые процессы в зонах переменного подпора // Русловые процессы. М.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 318–337.
- Максименко С.Ю. Структура микробных сообществ в барьерных зонах впадения основных притоков озера Байкал: Автореф. дис... канд. биол. наук. Иркутск, 2012. 20 с.
- Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. М.–Л.: Наука, 1964. 327 с.
- Маргалев Р. Облик биосферы. М.: Мир, 1992. 214 с.
- Матарзин Ю.М., Мацкевич И.К. Вопросы морфометрии и районирования водохранилищ // Вопросы формирования и водохранилищ и их влияния на природу и хозяйство. Вып. 1. Пермь, 1970. С. 27–45.
- Матюгина Е.Б. Структурно-функциональная организация микробного сообщества водоемов и водотоков верхней части бассейна реки Хилок (Забайкалье): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2002. 22 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Методика выполнения измерений биохимической потребности в кислороде после n -дней инкубации (БПК_{полн.}) в поверхностных пресных, подземных (грунтовых), питьевых, сточных и очищенных сточных водах. ПНД Ф 14.1:2:3:4.123–97. М., 1997. 25 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1982. 33 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.
- Минеева Н.М. Продукционно-деструкционные процессы в притоках Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2007 г. № 1. С. 46–54.

- Минеева Н.М. Содержание фотосинтетических пигментов // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды / Под ред. А.В. Крылова, А.А. Боброва. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2007 б. С. 96–102.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Толковый словарь современной фитоценологии М.: Наука, 1983. 133 с.
- Митропольский В.И. Наблюдения над способностью моллюсков к перенесению высыхания и промерзания в прибрежье Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 39 (42). Рыбинск, 1978. С. 46–58.
- Михайлов В.Н. Гидрология устьев рек. Метод. пособие. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1996. 86 с.
- Михайлов В.Н. Гидрологические процессы в устьях рек. М.: ГЕОС, 1997 а. 176 с.
- Михайлов В.Н. Устья рек России и сопредельных стран: прошлое, настоящее и будущее. М.: ГЕОС, 1997 б. 413 с.
- Михайлов В.Н. Гидрология устьев рек. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1998. 176 с.
- Михайлов В.Н. Устьевые области (Электронный ресурс) // Сайт ВИНИТИ. Режим доступа: http://science.viniti.ru/index.php?&option=com_content&task=view&Itemid=139&Section=&id=316&id_art=S003437, свободный. Загл. с экрана. Дата обращения 14.05.2013.
- Михайлов В.Н., Горин С.Л. Новые определения, районирование и типизация устьевых областей рек и их частей — эстуариев // Водные ресурсы. 2012. Т. 39, № 3. С. 243–257.
- Михайлов В.Н., Горин С.Л., Михайлова М.В. Новый подход к определению и типизации эстуариев // Вест. Моск. ун-та. Сер. 5. География. 2009. № 5. С. 3–11.
- Михайлов В.Н., Добровольский А.Д. Общая гидрология. Учебник. М.: Высшая школа, 1991. 368 с.
- Михайлов В.Н., Добровольский А.Д., Добролюбов С.А. Гидрология. Учебник. М.: Высшая школа, 2008. 463 с.
- Михайлов В.Н., Rogov M.M., Чистяков А.А. Речные дельты. Л.: Гидрометеиздат, 1986. 280 с.
- Мовергоз Е.А., Лапиров А.Г., Лебедева О.А. Онтогенез *Batrachium circinatum* (Ranunculaceae) в условиях Рыбинского водохранилища // Бот. журн. 2011. Т. 96, № 6. С. 794–804.
- Монченко В.И. Шелепнороти циклоподібно циклопи (Cyclopidae). Фауна України. Вып. 27, № 3. Киев: Наукова думка, 1974. 452 с.

- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Рыбинское водохранилище. Вологда, 1974. С. 158–195.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Дзюбан Н.А.* Формирование фауны беспозвоночных крупных водохранилищ // Экология водных организмов. М.: Наука, 1966. С. 98–102.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Монаков А.Н.* Распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище в весенний период // Биологические аспекты изучения водохранилищ. Л.: Наука, 1963. С. 78–90.
- Мордухай-Болтовская Э.Д.* Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. “Борок” АН СССР. Вып. 2. Л.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 108–124.
- Муравейский С.Д.* Животный планктон реки Керженца // Реки и озера. М.: Гос. изд-во географ. литературы, 1960. С. 308–326.
- Мэггеран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
- Мязметс А.Х.* Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980. С. 54–64.
- Мязметс А.Х., Румянцева Э.А.* Влияние различных факторов на интенсивность антропогенного эвтрофирования озер // Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980. С. 120–127.
- Немцев В.В.* Общие сведения о Рыбинском водохранилище // Тр. Дарвинского государственного заповедника. Вып. III. Вологда, 1956. С. 91–292.
- Никитин М.Р.* Оценка влияния водохранилищ на гидрологические условия. М.: Наука, 1990. 124 с.
- Никитина Н.А., Чалов Р.С.* Узлы слияния рек и их морфологические типы // Геоморфология. 1988. № 4. С. 64–70.
- Никольский Г.В.* Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищевая промышленность, 1980. 182 с.
- Новосад В.В.* Флора Керченско-Таманского региона. Киев: Наукова думка, 1992. 278 с.
- Новский В.А.* Рельеф // Природа и хозяйство Ярославской области Ч. 1 / Отв. ред. А.Б. Дитмар. Ярославль: Ярославское книжное изд-во, 1959. С. 142–172.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Одум Ю.* Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
- Оксиюк О.П., Жукинский В.Н., Брагинский Л.П., Линник П.Н., Кузьменко М.И., Кленус В.Г.* Комплексная экологическая классифика-

- ция качества поверхностных вод суши // Гидробиологический журн. 1993. Т. 29. № 4. С. 62–76.
- Олексив И.Т.* Показатели качества природных вод с экологических позиций. Львов: Изд. Свит, 1992. 232 с.
- Охапкин А.Г., Юлова Г.А.* Анализ динамических взаимодействий водохранилища и эвтрофированного притока по показателям видовой структуры фитопланктона // Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1993. С. 112–113.
- Определение продукции популяций водных сообществ. Новосибирск: Наука, 2000. 63 с.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2010. 495 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос). Л.: Гидрометеиздат, 1977. 511 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 1. Низшие беспозвоночные. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1994. 394 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные. СПб.: Зоол. Ин-т РАН, 1995. 627 с.
- Остроумов А.А.* О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. Борок. Вып. 2. 1955. С. 166–183.
- Отюкова Н.Г., Цельмович О.Л., Крылов А.В.* Влияние количества атмосферных осадков и зарегулирования стока на химический состав воды и зоопланктон малой реки // Биология внутр. вод. 2007. № 3. С. 48–55.
- Охапкин О.Г., Юлова Г.А.* Анализ динамических взаимодействий водохранилища и эвтрофированного притока по показателям видовой структуры фитопланктона // Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1993. С. 112–113.
- Папченко В.Г.* Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 214 с.
- Папченко В.Г.* Растительный покров залива и подпорных участков рек Юхоть и Улейма // Ярославский педагогический вестник. 2011. Т. 3. № 1. С. 119–127.
- Пересыпкин В.И., Романкевич Е.А.* Биогеохимия лигнина. М.: Геос, 2010. 340 с.
- Перлова Р.Л.* Анатомическое исследование некоторых видов *Sparanium* L. // Журнал Русского ботанического общества. 1930. Т. 15. № 1–2. С. 63–84.
- Перова С.Н.* Структура и пространственное распределение макрозообентоса устьевых областей притоков Рыбинского водохранилища //

- Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Сб. мат. докл. Всеросс. конф. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Россия, 2012. Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012. С. 220–223.
- Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 284 с.
- Петрова В.И., Батова Г.И., Куршева А.В., Литвиненко И.В., Коновалов Д.А.* Органическое вещество донных осадков Обской губы: распределение, природа, источники // Геохимия. 2010. № 2. С. 151–163.
- Поддубный С.А.* К вопросу о типизации устьевых областей малых рек–притоков верхневолжских водохранилищ // Вода: химия и экология. 2015. № 2. (в печати).
- Поиск по данным государственного водного реестра. Режим доступа: <http://www.textual.ru/>, свободный. Загл. с экрана. Дата обращения 23.12.2013.
- Полонский В.Ф., Луначев Ю.В., Скриптунов Н.А.* Гидролого-морфологические процессы в устьях рек и методы их расчета (прогноза). СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 376 с.
- Попченко В.И.* Использование сообществ донных беспозвоночных в биомониторинге пресных вод. // Известия Самарского научного центра РАН. 1999. № 2. С. 213–217.
- Потапов И.Я.* Климат // Природа и хозяйство Ярославской области. Ч. 1 / Отв. ред. А.Б. Дитмар. Ярославль: Ярославское книжное изд-во, 1959. С. 173–214.
- Проект Темпус IB_JEP-26038-2005 “Тренинг, расширение международного сотрудничества и развитие потенциала для устойчивого лесопользования в Поволжье”: <http://tempus.vlgatech.net/>; <http://csfm.marstu.net/elearning/vozobnovlenie/text/acknowledgement.html> 2005; http://www.marstu.mari.ru:8101/tempus/presentations_rus.html
- Прокин А.А.* Зообентос // Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника). М.: Т-во научн. изд. КМК, 2012. С. 77–100.
- Прокин А.А., Крылов А.В., Жгарева Н.Н., Цветков А.И., Дубов П.Г.* Водные макробеспозвоночные и зоопланктон в составе авто- и аллогенных экотонных континентальных водоемов: вопросы типизации // Проблемы изучения краевых структур: Мат. 3-й Междунар. конф. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 2012. С. 98–104.
- Прокин А.А., Цветков А.И.* Макрозообентос узлов слияния рек // Поволжский экологический журнал. 2013. № 2. С. 200–216.

- Пряничникова Е.Г.* Динамика размерно-весовой структуры дрейссенид Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и мат. докл. I-й Межд. школы-конф. ИБВВ РАН им. И.Д. Папанина. Ярославль: ООО "Ярославский печатный двор", 2008. С. 116–119.
- Работнов Т.А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 383 с.
- Разумовский С.М.* Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с.
- Разумовский С.М.* Труды по экологии и биогеографии. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2011. 722 с.
- Рахуба А.В.* Пространственно-временная изменчивость качества вод Саратовского водохранилища в условиях неустойчивого гидродинамического режима (натурные эксперименты и численное моделирование): Автореф. дис. канд. техн. наук. Екатеринбург, 2007. 23 с.
- Рахуба А.В.* Экспериментальные исследования суточного режима водообмена в пограничной зоне слияния р. Сок и Саратовского водохранилища // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012. Т. 14, № 1(3). С. 784–790.
- Раченкова Е.Г.* Флора и растительность водных и прибрежно-водных экосистем Урало-Илекского междуречья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Оренбург: ОГПУ, 2002. 17 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 10. Верхне-Волжский район. Книга 1 / Под ред. Ю.Е. Яблокова. М.: Московское отделение Гидрометеиздат, 1973. 477 с.
- Ривьер И.К.* Особенности функционирования зоопланктонных сообществ водоемов разных типов // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 80–111.
- Ривьер И.К.* Влияние стоков г. Череповца на зоопланктон Шекснинского плеса // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск: ИБВВ РАН, 1991. С. 42–59.
- Ривьер И.К.* Изменение биопродуктивности различных акваторий озеровидного водохранилища в периоды становления, естественного эволюционирования и усиления антропогенного воздействия // Водные ресурсы. 1998. Т. 25. № 5. С. 589–597.
- Ривьер И.К.* Современное состояние зоопланктона Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 205–232.
- Ривьер И.К.* Состав, распределение и динамика зоопланктона как кормового ресурса рыб // Экология водных беспозвоночных. Нижний Новгород: Изд-во Вектор ТиС, 2007. С. 242–294.

- Рождественский А.В., Чеботарев А.И.* Статистические методы в гидрологии. Л.: Гидрометеиздат, 1974. 424 с.
- Романенко В.И.* Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1985. 295 с.
- Романкевич Е.А.* Органическое вещество океана. М.: Наука, 1977. 256 с.
- Романкевич Е.А., Ветров А.А.* Цикл углерода в арктических морях России. М.: Наука, 2001. 302 с.
- Романкевич Е.А., Ветров А.А.* Массы углерода в гидросфере Земли // Геохимия. 2013. № 6. С. 483–509.
- Ронов А.Б., Ярошевский А.А., Мигдисов А.А.* Химическое строение земной коры и геохимический баланс главных элементов. М.: Наука, 1990. 181 с.
- Рохмистров В.Л.* Гидрологическая характеристика р. Солоницы в зоне подпора // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л.: Наука, 1973. № 23. С. 57–59.
- Рохмистров В.Л.* Малые реки Ярославского Нечерноземья и пути их рационального использования (рекомендации по изучению и исследованию малых рек). Ярославль: Ростовская типография им. М.И. Калинина Ярославского управления издательств, полиграфии и книжной торговли, 1989. 34 с.
- Рохмистров В.Л.* Малые реки Ярославского Поволжья. Ярославль: Издание ВВО РЭА, 2004. 54 с.
- Рохмистров В.Л., Наумов С.С.* Физико-географические закономерности распределения речной сети Ярославского Нечерноземья // Географические аспекты рационального природопользования в верхововолжском Нечерноземье. Ярославль: ЯГПИ им. К.Д. Ушинского, 1984. С. 53–64.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь.* Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Рылов В.М.* Суслоройда пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные. Т. III, вып. 3. Л: Изд-во АН СССР, 1948. 320 с.
- Сабурова М.А., Поликарпов И.Г., Бурковский И.В., Мазей Ю.А.* Макромасштабное распределение интерстициального микрофитобентоса в эстуарии реки Черной (Кандалакшский залив, Белое море) // Экология моря. 2001. Вып. 58. С. 7–12.
- Савенко В.С.* Химический состав взвешенных наносов рек мира. М.: ГЕОС, 2006. 175 с.
- Савичев О.Г., Краснощёков С.Ю., Наливайко Н.Г.* Регулирование речного стока: учебное пособие. Томск: Изд-во Томского политехнического университета, 2009. 114 с.
- Самойлов И.В.* Устья рек. М.: Географгиз, 1952. 526 с.

- Свириденко Б.Ф. Водные макрофиты Северо-Казахстанской и Кустанайской областей (видовой состав, экология, продуктивность): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1987. 17 с.
- Сиренко Л.А. Эвтрофирование континентальных водоемов и некоторые задачи по его контролю // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеоздат, 1981. С. 137–153.
- Слынько Ю.В. Натурализация бычка-цуцика *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) (Pisces: Perciformes: Gobiidae) в Рыбинском водохранилище // Российский журнал биологических инвазий. 2008. № 1. С. 45–49.
- Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Анализ эффективности инвазий пелагических видов рыб в водохранилища Волги // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 1. С. 73–86.
- Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль, 1997. 232 с.
- Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы водоразведения / Отв. ред. Н.М. Минеева. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. 284 с.
- Соколов И.И. Hydracarina — водяные клещи (Ч. 1: Hydrachnellae) // Фауна СССР. Паукообразные. Т. 5, вып. 2. М.-Л.: АН СССР, 1940. 501 с.
- Соловьева В.В. Структура и динамика растительного покрова экотонов природно-технических водоемов Среднего Поволжья: Автореф. дис ... докт. биол. наук. Тольятти, 2008. 38 с.
- Соловьева В.В. Стратегии развития экосистем природно-техногенных водоёмов Среднего Поволжья // Вестник ОГУ. 2008. № 10 (92). С. 179–187.
- Соловьева В.В., Розенберг Г.С. Современное представление об экотонах или теория экотонов // Успехи современной биологии. 2006. Т. 126, № 6. С. 531–549.
- Соловьева В.В., Саксонов С.В. Динамика флоры и растительности экотонов речных водохранилищ // Известия Самарского научного центра Российской Академии Наук. 2008. Т. 10, № 2. С. 267–577.
- Столбунов И.А. Распределение молоди рыб в разнообразных биотопах р. Сутка // Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. М.: Наука, 2003. С. 175–187.
- Столбунов И.А. Кормовая база и рост молоди рыб в прибрежных биотопах Рыбинского водохранилища // Экология пресноводных экосистем и состояние здоровья населения. Оренбург: Димур, 2006. С. 108–120.

- Столбунов И.А. Особенности распределения молоди рыб в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод. 2007. № 4. С. 38–44.
- Столбунов И.А. Современное состояние прибрежных скоплений молоди рыб Рыбинского водохранилища // Мат. Всеросс. конф. “Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ”. Ижевск: Издатель Пермиков С.А., 2012. С. 286–288.
- Столбунов И.А., Герасимов Ю.В. Особенности распределения молоди рыб в пелагиали и литорали Рыбинского водохранилища (по данным многолетнего мониторинга) // Мат. II Всеросс. конф. с международ. участием “Современное состояние биоресурсов внутренних вод”. Борок, Россия. М.: Полиграф-плюс, 2014. С. 542–546.
- Столбунов И.А., Малин М.И., Карабанов Д.П. Находка бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) в Рыбинском водохранилище // Поволжский экологический журнал. 2013. № 4. С. 94–96.
- Столбунова В.Н. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Ивановского водохранилищ // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 170–212.
- Столбунова В.Н. Характеристика зоопланктонного сообщества Волжского плеса Рыбинского водохранилища: видовая структура зоопланктоценозов разных биотопов // Биология внутренних вод. 2003 а. № 2. С. 80–85.
- Столбунова В.Н. Характеристика зоопланктонного сообщества Волжского плеса Рыбинского водохранилища: сезонная динамика // Биология внутренних вод. 2003 б. № 3. С. 67–71.
- Столбунова В.Н. Зоопланктон зарослей макрофитов в устьевой области малой реки // Биология внутр. вод. 2011. № 2. С. 37–42.
- Столбунова В.Н., Столбунов И.А. Зоопланктон как кормовой ресурс молоди рыб в прибрежном мелководье Рыбинского водохранилища // Вестник Днепропетровского университета. Биология. Экология. 2010. Вып. 18. Т. 2. С. 106–111.
- Столяров А.П., Бурковский И.В., Чертопруд М.В., Удалов А.А. Пространственно-временная структура сообщества макробентоса в эстуарии (Кандалакшский залив, Белое море) // Успехи совр. биол. 2002. Т. 122. № 6. С. 537–547.
- Стрельникова А.П., Столбунов И.А. Распределение и плотность молоди рыб на мелководьях Рыбинского водохранилища // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд. ЯГТУ, 2001. С. 171–179.

- Стройнов Я.В., Романенко А.В., Масленникова Т.С., Копылов А.И.* Вирио- и бактериопланктон малой реки: влияние вирусов на смертность гетеротрофных бактерий // Биология внутр. вод. 2011. № 3. С. 22–29.
- Телеш И.В.* Видовое разнообразие и функционирование сообществ зоопланктона в озерах, реках и эстуариях: Автореф. дис ... докт. биол. наук. СПб., 2006. 45 с.
- Телеш И.В., Науменко Е.Н., Алимов А.Ф.* Достижения и перспективы изучения эстуарных экосистем: итоги международного симпозиума ECSA-42 // Биология внутр. вод. 2009. № 4. С. 3–7.
- Терещенко В.Г., Стрельников А.С.* Анализ многолетних изменений в рыбной части сообщества Рыбинского водохранилища // Вопросы ихтиологии. 1997. Т. 37. № 5. С. 625–633.
- Тетерюк Б.Ю.* Флора и растительность древних озер европейского Северо-Востока России. СПб.: Наука, 2012. 237 с.
- Тихоненков Д.В.* Структура сообществ и количественное обилие планктонных гетеротрофных жгутиконосцев (Protista) реки Ильд (Ярославская область) // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана: Лекции и мат. докл. Всерос. школы-конф. Ярославль: ООО “Ярославский печатный двор”, 2008. С. 292–294.
- Тихоненков Д.В., Мазей Ю.А., Ембулаева Е.А.* Деградационная сукцессия сообщества гетеротрофных жгутиконосцев в микрокосмах // Журн. общ. биол. 2008. Т. 69. № 1. С. 57–64.
- Тихонов А.В., Папченков В.Г., Лапиров А.Г.* Банк семян зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Вода: химия и экология. 2014. Т. 72, № 6. С. 63–67.
- Толмачев А.И.* Изучение флоры при геоботанических исследованиях // Полевая геоботаника. Т. 1. М.-Л.: Наука, 1960. С. 369–383.
- Томберг И.В.* Трансформация химического состава речных вод в зоне смешения с озерными (на примере главных притоков Байкала): Автореф. дис ... канд. геогр. наук. Иркутск, 2008. 24 с.
- Томберг И.В., Сорокивикова Л.М., Поповская Г.И., Башенхаева Н.В.* Динамика биогенных элементов и фитопланктона в зоне смешения речных и озерных вод (на примере Байкала) // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Минск: Изд-во БГУ, 2007. С. 188–189.
- Тузовский П.В.* Осеннее повышение численности водяных клещей в устьях рек и ручьев // Биология внутр. вод: Информ. бюлл. 1972. № 15. С. 48–49.
- Тузовский П.В.* Морфология и постэмбриональное развитие водяных клещей. М.: Наука, 1987. 172 с.

- Тузовский П.В. Сравнительная морфология и эволюция водяных клещей (Hydracarina, Acariformes): Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Киев: Ин-т Зоол., 1990. 42 с.
- Тузовский П.В. Водяные клещи Верхней Волги. Ин-т Экол. Волжского бас. РАН. ГНТП "Биологическое разнообразие", Грант 2.3.31. Тольятти: Дмитровградская типогр., 1996. 82 с.
- Тузовский П.В. Hydrachnidia — Водяные клещи // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб.: Наука, 1997. С. 13–35.
- Удалов А.А., Бурковский И.В., Мокиевский В.О., Столяров А.П., Мазей Ю.А., Чертопруд М.В., Чертопруд Е.С., Сабурова М.А., Колобов М.Ю., Пономарев С.А. Изменение основных характеристик микро-, мейо- и макробентоса по градиенту солености в эстуарии Белого моря // Океанология. 2004. Т. 44. № 4. С. 549–560.
- Уманская М.В., Рахуба А.В., Краснова Е.С. Влияние суточного гидрологического режима на бактериопланктон устьевой области р. Сок // Проблемы изучения краевых структур: Мат. 3-й Междунар. конф. Саратов, 2–4 октября 2012 г. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 2012. С. 123–126.
- Флора СССР. М.; Л.: Ид-во АН СССР, 1935. Т. 3. 363 с. 1936 Т. 5. 765 с. 1936. Т. 6. 956 с. 1959. Т. 25. 630 с.
- Фортунатов М.А. Цветность и прозрачность вод Рыбинского водохранилища как показатель его режима // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. 1959. Вып. 2(5). С. 246–357.
- Френкель Я.И. Кинетическая теория жидкостей. Л.: Наука, 1975. 226 с.
- Харченко Т.А. Концепция экотон в гидробиологии // Гидробиол. журн. 1991. Т. 27, № 4. С. 3–9.
- Цингер В.Я. Сборник сведений о флоре Средней России. М.: Университетская типография (М. Катков), 1885. 520 с.
- Царегородцева А.Г., Сидорова И.В. Геоэкологические особенности экотонных геокмплексов озерно-речной системы: учебно-методическое пособие для естественнонаучных специальностей высших учебных заведений. Павлодар: Кереку, 2012. 67 с.
- Цельмович О.Л., Отюкова Н.Г. Гидрохимическая характеристика р. Ильдъ // Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. М.: Наука. 2003. С. 51–60.
- Чернова А.М., Папченков В.Г. Расчетный метод определения надземной фитомассы *Nuphar lutea* (Nymphaeaceae) по морфометрическим показателям // Растительные ресурсы. 2012. Т. 48, № 4. С. 614–625.
- Численко Л.Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. Л., 1968. 106 с.

- Шарипова М.Ю.* Водоросли экотонных сообществ. Уфа: РИО БашГУ, 2006. 182 с.
- Шабуловский В.А., Мосияш С.С.* Формирование биологических ресурсов Волгоградского водохранилища в ходе сукцессии его экосистемы. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2010. 250 с.
- Шилова А.И.* Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л.: Наука, 1976. 253 с.
- Шилова А.И.* Хирономиды бассейна Верхней Волги // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. С. 241–251.
- Шилова А.И., Зеленцов Н.И.* Новый род и вид хирономид подсемейства Orthoclaadiinae (Diptera, Chironomidae) // Зоол. журн. 1978. Т. 57, вып. 10. С. 1584–1588.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С.* Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: Кассандра, 2011. 255 с.
- Шмальгаузен И.И.* Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. М.: Биомедгиз, 1935. С. 8–60.
- Шурганова Г.В., Черепенников В.В., Крылов А.В.* Сравнительный анализ пространственного размещения зоопланктоценозов участков малых рек и крупных водоемов (на примере рек Ильд, Сутка и Чебоксарского водохранилища) в летний сезон // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Лекции и мат. докл. I-ой Всерос. школы-конф. Россия, Борок, 18–21 ноября 2008 г. Ярославль: ООО “Принтхаус”, 2008. С. 357–363.
- Щербина Г.Х.* Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 108–144.
- Щербина Г.Х.* Структура макрозообентоса устьевых участков некоторых притоков Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2005. № 4. С. 50–58.
- Эдельштейн К.К.* Лимнологическая практика: Методические указания. М.: Изд-во МГУ, 1989. 95с.
- Эдельштейн К.К.* Водные массы долинных водохранилищ. М.: Изд-во МГУ, 1991. 139 с.
- Эдельштейн К.К.* Водохранилища России: экологические проблемы, пути их решения. М: ГЕОС, 1998. 277 с.
- Эдельштейн К.К.* Структурная гидрология суши. М.: ГЕОС, 2005. 316 с.
- Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды / под ред. А.В. Крылова и А.А. Боброва. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2007. 372 с.

- Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2010. 477 с.
- Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-востока Сибири. Л.: Наука, 1998. 235 с.
- Яковлев В.Н. Процессы ценогенеза в водохранилищах Верхней Волги и Днепра // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Изд-во ОАО "Рыбинский дом печати", 2005. С. 325–336.
- Яковлев В.Н., Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Аннотированный каталог круглоротых и рыб водоемов бассейна Верхней Волги // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль. Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 52–69.
- Ackman R.G. (ed.) Marine biogenic lipids, fats, oils. Florida: CRC Press, 1989. 500 p.
- Adl S.M., Simpson A.G.B., Lane C.E., Lukeš J., Bass D. et al. The Revised Classification of Eukaryotes // Journal of Eukaryotic Microbiology. 2012. V. 59. № 5. P. 429–514.
- Asaeda T., Rajapakse L., Kanoh M. Fine sediment retention as affected by annual shoot collapse: *Sparganium. erectum* as an ecosystem engineer in a lowland stream // River Res. Appl. 2010. V. 26. P. 1153–1169.
- Baker E.W., Wharton G.W. An introduction to acarology. New York: Macmillan Co. 1959. 465 p.
- Baldwin A.H., Derico E.F. The seed bank of a restored tidal freshwater marsh in Washington, DC // Urban Ecosystems. 1999. V. 3. P. 5–20.
- Benincà E., Huisman J., Heerkloss R., Jöhnk K.D., Branco P., Van Nes E.H., Scheffer M., Ellner S.P. Chaos in a long-term experiment with a plankton community // Nature. 2006. Vol. 451. P. 822–825.
- Bianchi T.S. Biogeochemistry of estuaries. Oxford University Press, 2007. 720 pp.
- Biesiadka E., Cichocka M. Hydracarina fauna in Lobelia-tipe Lakes near Bytów / Fragmenta Faunistica. Warszawa, 1997. T. 40. № 8. P. 81–93.
- Biesiadka E., Cichocka M. Water mites (Hydrachnidia) from the Neman river (Belarus), some of its tributaries and riverine reservoirs // Fragn. Faun. Warszawa. 2004. T. 47(2). P. 143–164.
- Blumer M., Guillard R.R.L., Chase T. Hydrocarbons of marine phytoplankton // Marine Biology. 1971. Vol. 8. P. 183–189.
- Bonar S.A., Hubert W.A., Willis D.W. Standard methods for sampling North American freshwater fishes. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland. 2009. 335 p.

- Bossuyt B., Honnay O. Can the seed bank be used for ecological restoration? An overview of seed bank characteristics in European communities // Journal of Vegetation Science. 2008. V. 19. P. 875–884.
- Böttger K. The general life cycle of fresh water mites (Hydrachnellae, Acari) // Acarol. 1977. T. 18, f. 3. P. 496–502.
- Böttger K. Vergleichend biologisch-ökologische Studien zum Entwicklungszyklus der Süßwassermilben (Hydrachnellae, Acari). II. Der Entwicklungszyklus von *Limnesia maculata* und *Unionicola crassipes* // Int. Revue ges. Hydrobiol. 1972. B. 57, № 2. S. 263–319.
- Böttger K. Zur Biologie und Ethologie der einheimischen Wassermilben *Arrenurus* (*Megaluracarus*) *globator* (Müll.), 1776 *Piona nodata nodata* (Müll.), 1776 und *Eylais infundibulifera meridionalis* (Thon), 1899 (Hydrachnellae, Acari) // Zool. Jb. Syst. 1962. Bd. 89. S. 501–584.
- Brody S. Bioenergetics and grow. With special reference to the efficiency complex in domestic animals. N.Y.: Hafner, 1945. 1023 p.
- Cantu N.E., Winemiller K.O. Structure and habitat associations of Devils River fish assemblages // Southwest. Natur. 1997. V. 42. № 3. P. 265–278.
- Caron D.A., Goldman J.C., Dennett M.R. Experimental demonstration of the roles of bacteria and bacterivorous protozoa in plankton nutrient cycles // Hydrobiologica. 1988. V. 159. P. 27–40.
- Castañeda I.S., Schouten S. A review of molecular organic proxies for examining modern and ancient lacustrine environments // Quaternary Science Reviews. 2011. Vol. 30. P. 2851–2891.
- Castridi F., Hansen A.J., Holland M.M. (eds.) A new look at ecotones: emerging international projects on landscape boundaries // Biology International. 1988. Sp. Iss. № 17. 12 p.
- Clements F.E. Nature and structure of the climax // J. Ecol. 1936. V. 25. P. 253–284.
- Clements F.E. Plant succession: analysis of the development of vegetation. Washington: Publ. Carnegie Inst., 1916. 512 p.
- Clements F.E. Research methods in ecology. Lincoln, Nebraska: University Publishing Company, 1905. 199 p.
- Cole J.J., Carpenter S.R., Pace M.L., Van de Bogert M.C., Kitchell J.L., Hodgson J.R. Differential support of lake food webs by three types of terrestrial organic carbon // Ecology Letters. 2006. V. 9. № 5. P. 558–568.
- Cook Ch. D.K., Nicholls M.S. A Monographic study of genus *Sparganium* (*Sparganiaceae*). Part 1. Subgenus *Xanthosparganium* Holmberg // Botanica Helvetica. 1986. V. 96. N. 2. P. 213–267.
- Crist T., Veech J. Additive partitioning of rarefaction curves and species-area relationships: unifying alpha-, beta- and gamma-diversity with sample size and habitat area // Ecol. Lett. 2006. V. 9. P. 923–932.

- Davids C.* The water mite *Hydrachna conjecta* Koenice 1895 (Acari, Hydrachnellae), bionomics and relation to species of corixidae (Hemiptera) // *Nether. J. Zool.* 1973. № 23(4). P. 363–429.
- Davids C., Di Sabatino A., Gerecke R., Gledhill T., Smit H., Van der Hammen H.* Acari: Hydrachnidia I // *Chelicerata: Araneae, Acari I. Süßwasserfauna von Mitteleuropa 7/2-1/* Ed. R. Gerecke. München: Spektrum Akadem. Verlag. 2007. P. 241–376.
- Davids C., Heijnis C.F., Weekenstroo J.E.* Habitat differentiation and feeding strategies in water mites in lake Maarsseveen I // *Hydrobiol. Bull. Amsterdam: A.D.Z.* 1981. Vol. 15. №1/2. P. 87–91.
- Di Sabatino A., Gerecke R., Martin P.* The biology and ecology of lotic water mites (Hydrachnidia) // *Freshwater Biology.* 2000. T. 44. P. 47–62.
- Di Sabatino A., Martin P., Gerecke R., Cicolani B.* Hydrachnidia (Water mites) / Eds. Rundle S.D. et al. // *Freshwater Meiofauna: Biology and Ecology.* The Netherlands: Leiden, 2002. Ch. 5. P. 105–133.
- Di Sabatino A., Smit H., Gerecke R., Goldschmidt T., Matsumoto N., Cicolani B.* Global diversity of water mites (Acari, Hydrachnidia; Arachnida) in freshwater // *Hydrobiologia.* 2008. Vol. 595. P. 303–315.
- Dufrène M., Legendre P.* Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach // *Ecological monographs.* 1997. Vol. 67. P. 345–366.
- Dyer K.R.* Coastal and estuarine sediment dynamics. New-York: A Wiley-Interscience Publ., 1986. 324 p.
- Eglinton G., Hamilton R.J.* Leaf epicuticular waxes // *Science.* 1967. Vol. 156. P. 1322–1335.
- Elias V.O., Simoneit B.R.T., Cardoso J.R.* Even n-alkane predominances on the Amazon Shelf and a Northeast Pacific Hydrothermal System // *Naturwissenschaften.* 1997. V. 84. P. 415–420.
- Eskov V.M., Gavrilenko T.V., Kozlova V.V., Filatov M.A.* Measurement of the dynamic parameters of microchaos in the behavior of living biosystems // *Measurement techniques.* 2012. Vol. 55, Issue 9. P. 1096–1101.
- Fenchel T.* Ecology of heterotrophic microflagellates. IV. Quantitative occurrence and importance as bacterial consumers // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1982. V. 9. № 3. P. 35–42.
- Fenchel T.* The ecology of Protozoa. Berlin: Madison/Springer-Verlag, 1987. 197 p.
- Ficken K.J., Li B., Swain D.L., Eglinton G.* An n-alkane proxy for the sedimentary input of submerged/floating freshwater aquatic macrophytes // *Organic Geochemistry.* 2000. Vol. 31. P. 745–749.
- Finlay B.J., Esteban G.F.* Freshwater protozoa: biodiversity and ecological function // *Biodiversity and Conservation.* 1998. V. 7. P. 1163–1186.

- Footo K.G., Lindem T., Brabrand A. Target strength of tiny roach. ICES, 1987. 3 p.
- Frenzel I. Biologisches über *Dreissena polymorpha* Pallas // Biol. Zbl. 1897 a. Bd 17, № 1. S. 147–152.
- Frenzel I. Zur Biologie von *Dreissena polymorpha* Pallas // Arch. Gesamt. Physiol. 1897 b. Bd 67. S. 163–188.
- Garner P. Seasonal variation in the habitat available for 0+ *Rutilus rutilus* (L.) in a regulated river // Aquat. Conserv.: Mar. and Freshwater Ecosystem. 1997. V. 7. № 3. P. 199–210.
- Gibert J. Groundwater ecology from the perspective of environmental sustainability // Am. Water Res. Assoc., G.A. Stanford at J.J. Simons Eds. 1992. P. 3–13.
- Gibert J., Marmonier P., Turquin M.J., Martin D. Anthropogenic disturbance of surface landscape: consequences on Groundwater ecosystems // Terrestrial and aquatic ecosystems: perturbation and recovery / Ed. O. Ravera. Ellis Harwood Limited, 1991. P. 310–319.
- Gledhill T. Water mites — predators and parasites // Annual Report. № 53. Freshwater Biol. Assoc. 1985. P. 45–59.
- Gluk H. Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Virter Teil: Untergetauchte und Schwimmblattflora. Verlag von Gustav Fischer. Jena, 1924. 735 c.
- Guardia R., Gallart F., Ninot J.M. Soil seed bank and seedling dynamics in badlands of the Upper Llobregat basin (Pyrenees) // Catena. 2000. V. 40. P. 189–202.
- Hejny Sl. Ökologische charakteristik der wasser- und sumpfpflanzen in den Slowakischen tiefebenen (Donau- und Theissgebiet). Verlag der Slowakischen academie der wissenschaften Bratislava, 1960. P. 349–355.
- Hevers J. Biologisch-ökologische Untersuchungen zum Entwicklungszyklus der in Deutschland auftretenden *Unionicola*-Arten (Hydrachnellae, Acari) // Arch. Hydrobiol. / Suppl. 57. 1980. № 3. S. 324–373.
- Hillbricht-Ilkowska A. Miedzynarodowe sympozjum UNESCO-MAB na temat ecotonow. Sopron, Wegry, 23–27 maja, 1988 // Wiad. ecol. 1989. V. 35, № 1. P. 87–89.
- Hillis D.M., Bull J.J. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. Systematic Biology. 1993. Vol. 42. P. 182–192.
- Holland M.M. SCOPE/MAB technical consultations on landscape boundaries. Report of SCOPE/MAB Workshop on Ecotones // Biology International. 1988. Special Issue 17. P. 47–106.
- Janik J. Ecotone and ecocline: two questionable concepts in ecology // Ecologia (ČSFR). 1992. V. 11, № 3. P. 243–250.

- Jürgens K., Güde H. Incorporation and release of phosphorus by planktonic bacteria and phagotrophic flagellates // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1990. V. 58. P. 271–284.
- Jurkiewicz-Karukowska E. Occurrence of molluscs in the littoral zone of the Żegrzynski Reservoir and the premouth and mouth zones of supplying rivers // Ecol. pol. 1990. V. 37, № 3–4. P. 319–336.
- Kirchman D.L. The uptake of inorganic nutrients by heterotrophic bacteria // Microb. Ecol. 1994. V. 28. P. 255–271.
- Krylov A., Chalova I. Horizontal distribution of zooplankton in parts of small rivers regulated by beavers // Abstracts 5th International Beaver Symposium (Dubingai, Lithuania, 20–23 September 2009). Kaunas: Vytautas Magnus University, 2009. P. 45.
- Kubečka J., Duncan A., Butterworth A. Echo counting or echo integration for fish biomass assessment in shallow waters // European Conference on Underwater Acoustics. Elsevier Applied Science, London and New York. 1992. P. 129–132.
- Lazareva V.I., Bolotov S.E. Analysis of Coexistence of the Recent Invader *Diaphanosoma orghidani* Negrea with the Aboriginal Species *D. brachyurum* (Lievin) (Crustacea, Cladocera) in the Rybinsk Reservoir // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. Vol. 4. No. 3. P. 161–173.
- Liffen T., Gurnell A.M., O'Hare M.T. Profiling the below ground biomass of an emergent macrophyte using an adapted ingrowth core method // Aquatic Botany. 2013. V. 110. P. 97–102.
- Lightfoot G.W., Jones N.V. The relationship between the size of 0+ roach, *Rutilus rutilus*, their swimming capabilities, and distribution in an English river // Eur. J. Entomol. 1997. V. 94. № 1. P. 355–360.
- Lisitzin A.P. The continental-ocean boundary as a marginal filter in the World Ocean // Biogeochemical cycling and sediment ecology. Dordrecht: Kluwer, 1999. P. 69–105.
- Livingston B.E. The distribution of the upland societies of Kent Country, Michigan // Bot. Gas. 1903. V. 35. P. 36–55.
- Mackie P.R., Platt H.M., Hardy R. Hydrocarbons in the Marine Environment II. Distribution of n-Alkanes in the Fauna and Environment of the Sub-Antarctic Island of South Georgia // Estuarine and Coastal Marine Science. 1978. Vol. 6. P. 301–313.
- Magoulick D.D., Wilzbach M.A. Microhabitat selection by native brook trout and introduced rainbow trout in a small Pennsylvania stream // J. Freshwater Ecol. 1997. V. 12. № 4. P. 607–614.

- Mitchell R.D.* Anatomy, life history, and evolution of the mites parasitizing fresh-water mussels // Miscellaneous public. Museum of Zool., University of Michigan. 1955. № 89. P. 1–28.
- Mitchell R.D.* The structure and evolution of water mite mouthparts // *J. Morphol.* 1962. V. 110, № 1. P. 41–59.
- Naden P., Rameshwaran P., Mountford O., Robertson C.* The influence of macrophyte growth, typical of eutrophic conditions, on river flow velocities and turbulence production // *Hydrol. Process.* 2006. V. 20. N. 18. P. 3915–3938.
- Naiman R.J., Decamps H., Pastor J., Johnston C.A.* The potential importance of boundaries to fluvial ecosystems // *J. North Am. Benth. Soc.* 1988. V. 7. P. 289–306.
- Neto R.R., Mead R.N., Louda J.W., Jaffe R.* Organic biogeochemistry of detrital flocculent material (floc) in a subtropical, coastal wetland // *Biogeochemistry.* 2006. Vol. 77. P. 283–304.
- Newell S.Y., Christian R.R.* Frequency of dividing cells as an estimator of bacterial productivity // *Appl. Environ. Microbiol.* 1981. V. 42. № 1. P. 23–31.
- Norland S.* The relationship between biomass and volume of bacteria // *Handbook of methods in aquatic microbial ecology.* Boca Raton: Lewis Publ., 1993. P. 303–308.
- Ocean Margin Processes in Global Change* // Ed. Mantoura R.F.C., Martin J.-M., Wollast R. Wiley and Sons Chichester, 1991. 454 p.
- Pace M., Vaqué D.* The importance of *Daphnia* in determining mortality rates in protozoans and rotifers in lakes // *Limnol. Oceanogr.* 1994. V. 39. P. 985–966.
- Parker-Stetter S.L., Rudstam L.G., Sullivan P.J., Warner D.M.* Standard operating procedures for fisheries acoustic surveys in the Great Lakes. Great Lakes Fish. Comm. 2009. Spec. Pub. 09-01. 170 p.
- Peters K.E., Walters C.C., Moldovan M.J.* The Biomarker Guide // Cambridge. 2005. Vol. 1–2. 1155 p.
- Pielou E.C.* Mathematical Ecology. New York. Wiley-Interscience, 1977. 385 p.
- Porter K.G., Feig Y.S.* The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* 1980. V. 25. № 5. P. 943–948.
- Prchalová M., Kubečka J., Říha M., Mrkvička T., Vašek M., Jůza T., Kratochvíl M., Peterka J., Drašník V., Křížek J.* Size selectivity of standardized multimesh gillnets in sampling coarse European species // *Fisheries Research*, 2009. Vol. 96. P. 51–57.

- Riisa T., Baattrup-Pedersen A., Poulsen B.J., Kronvang B.* Seed germination from deposited sediments during high winter flow in riparian areas // *Ecological Engineering*. 2014. V. 66. P. 103–110.
- Sanders R.* Trophic strategies among heterotrophic flagellates // *The biology of free-living heterotrophic flagellates*. Patterson D., Larsen J (eds.). Oxford: Clarendon Press, 1991. P. 21–38.
- Sanford L.P., Suttles S.E., Halka J.P.* Reconsidering the physics of the Chesapeake Bay Estuarine Turbidity Maximum // *Estuaries*. 2001. V. 24(5). P. 655–669.
- Sherr E.B., Sherr B.F.* Role of microbes in pelagic food webs: a revised concept // *Limnol. Oceanogr.* 1988. V. 33. P. 1225–1226.
- Simon M., Grossart H.-P., Schweitzer B., Ploug H.* Microbial ecology of organic aggregates in aquatic ecosystems // *Aquat. Microb. Ecol.* 2002. V. 28. P. 175–211.
- Sminh I.M.* Water mites (Acari: Parasitengona: Hydrachnida) of spring habitats in Canada // *Mem. Ent. Soc. Can.* 1991. T. 155. P. 141–167.
- Smith I.M.* Larvae of water mites of some genera of Aturidae (Prostigmata: Hygroboatoidea) in North America with comments on phylogeny and classification of the family // *Can. Ent.* 1984. T. 116. P. 307–374.
- Smith I.M.* Water mites of peatlands and marshes in Canada // *Mem. Ent. Soc. Can.* 1987. V. 140. P. 31–46.
- Smith I.M., Oliver D.R.* Review of parasitic associations of larval water mites (Acari: Parasitengona: Hydrachnida) with insect hosts // *Can. Ent.* 1986. № 118. P. 407–472.
- Smith J.M., Oliver D.R.* The parasitic association of larval water mites with imaginal aquatic insects, especially Chironomidae // *Can. Ent.* 1976. T. 108. P. 1427–1442.
- Sörensen T.* A Method of Establishing Groups of Equal Amplitude in Plant Sociology Based on Similarity of Species Content and Its Application to Analyses of the Vegetation on Danish Commons // *Biologiske Skrifter*. 1948. № 5. P. 1–34.
- Sommer U.* Planktologie. Berlin: Springer, 1994. 274 s.
- Souza D.B., Machado K.S., Froehner S., Scapulatempo C.F., Bleninger T.* Distribution of n-alkanes in lacustrine sediments from subtropical lake in Brazil // *Chemie der Erde*. 2011. Vol. 71. P. 171–176.
- Sparing I.* Die Larven der *Hydrachnellae*, ihre parasitische Entwicklung und ihre Systematik // *Parasitolog. Schriftenreihe*. Jena, 1959. H. 10. 168 S.
- Townsend C.R.* The patch dynamics concept of stream community ecology // *J. N. Am. Benthol. Soc.* 1989. V. 8. P. 36–50.

- Telesh I.V., Golubkov S.M., Alimov A.F.* The Neva Estuary Ecosystem // In: U. Schiewer (ed.), Ecology of Baltic Coastal Waters, Ecological Studies 197. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 2008. P. 259–284.
- Ter Braak C.J., Verdonschot P.F.* Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology // Aquatic Sciences. 1995. Vol. 57, iss. 3. P. 255–289.
- Tikhonenkov D.V., Mazei Yu.A., Mylnikov A.P.* Species diversity of heterotrophic flagellates in the White Sea littoral sites // European J. Protistol. 2006. V. 42. P. 191–200.
- Vallenduuk H.J., Moller Pillot H.K.M.* Chironomidae larvae Vol. I: General ecology and Tanypodinae. Zeist: KNNV Publishing, 2007. 144 p.
- Van der E. Maarel* Ecotones and ecoclines are different // J. of Veg. Sci. 1997. V. 1. P. 135–138.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W.* The river continuum concept // Canad. J. Fish. And Aquat. Sci. 1980. Vol. 8. P. 36–50.
- Von Viets K.O.* Hydracarina // Limnofauna Europae / Ed. By Joachin Y. Amsterdam: G. Fischer Verlag, 1978. P. 154–181.
- Wiggins G.B., Mackay R.J., Smith I.M.* Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools // Arch. Hydrobiol. / Suppl. 58. 1980. № 1/2. P. 97–206.
- Wiles P.R.* A note on the watermite *Hydrodroma despiciens* feeding on chironomid egg masses // Freshwater Biol. 1982. V. 12. P. 83–87.
- Wood B.M., Bain M.B.* Morphology and microhabitat use in stream fish // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. V. 52. P. 1487–1498.
- Zherikhin V.V.* Succession pruning: a possible mechanism of biome diversification // Evolution of the Biosphere. Rec. Queen Victoria Mus. & Art Gallery. Launceston. 1997. No 104. P. 65–74.

СОДЕРЖАНИЕ

ПАМЯТИ ВЛАДИМИРА ГАВРИЛОВИЧА ПАПЧЕНКОВА — НАСТОЯЩЕГО ЧЕЛОВЕКА, БИОЛОГА И УЧИТЕЛЯ	3
ПАМЯТИ ПРЕКРАСНОЙ ВАЛЕНТИНЫ НИКИТИЧНЫ СТОЛБУНОВОЙ	5
ВВЕДЕНИЕ	17
Глава 1. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА И ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ (М. В. Цветкова, А. И. Цветков, А. В. Крылов, С. Э. Болотов)	24
Глава 2. ИСПОЛЬЗОВАННЫЕ В РАБОТЕ ПРИНЦИПЫ РАЙОНИРОВАНИЯ УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЕЙ ПРИТОКОВ ВОДОХРАНИЛИЩ (А. В. Крылов, А. И. Цветков, С. Э. Болотов)	36
Глава 3. ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДЫ ВЫДЕЛЕННЫХ ЗОН УСТЬЕВОЙ ОБЛАСТИ ПРИТОКА (А. И. Цветков, А. В. Крылов, С. Э. Болотов, Н. Г. Отюкова)	56
Глава 4. ИЗМЕНЕНИЯ ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ВОДЫ В АНОМАЛЬНО ЖАРКИЙ ПЕРИОД (А. И. Цветков, Н. Г. Отюкова, С. Э. Болотов, А. В. Крылов)	76
Глава 5. ГЕНЕЗИС ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ДОННЫХ ОСАДКОВ (Н. В. Лобус, В. И. Пересыпкин, С. Э. Болотов)	84
ГЛАВА 6. ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ	96
6.1. Некоторые аспекты биологии <i>Sparganium</i> (Sparganiaceae) (Е. А. Беляков)	96
6.2. Структура растительного покрова (Е. Г. Крылова)	109
6.3. Банк семян водных и прибрежно-водных растений (А. В. Тихонов, А. Г. Лапиров)	124
Глава 7. ВИДОВОЙ СОСТАВ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ ГИДРОБИОНТОВ	138
7.1. Фитопланктон (Е. Г. Сахарова, Л. Г. Корнева)	138
7.2. Бактериопланктон (А. В. Романенко)	150
7.3. Планктонные гетеротрофные жгутиконосцы (Protista) (Д. В. Тихоненков)	163
7.4. Зоопланктон	173
7.4.1. Зоопланктон русловых участков (С. Э. Болотов, А. В. Крылов)	173
7.4.2. Зоопланктон зарослей высших водных растений (В. Н. Столбунова, С. Э. Болотов, А. В. Крылов)	243
7.5. Сообщества донных макробеспозвоночных (С. Н. Перова)	257

7.6. Макробеспозвоночные зарослей высших водных растений (Н. Н. Жгарева)	284
7.7. Рыбное население	323
7.7.1. Прибрежные скопления молоди рыб (И. А. Столбунов) ...	323
7.7.2. Пространственное распределение рыб: результаты гидроакустических исследований (М. И. Малин, Ю.И. Малина)	348
Глава 8. Фауна отдельных таксономических групп гидробионтов	357
8.1. Фауна водяных клещей (Acariformes, Hydrachnidia) и экология массовых видов (О. Д. Жаворонкова)	357
8.2. Свободноживущие плоские черви (Turbellaria) (Е. М. Коргина)	395
Глава 9. Особенности условий развития гидробионтов в устьевых областях притоков равнинных водохранилищ (А. В. Крылов, А. А. Прокин, С. Э. Болотов)	407
ПОСПЕСЛОВИЕ	417
SUMMARY	421
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	430

ГИДРОЭКОЛОГИЯ
УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЕЙ ПРИТОКОВ
РАВНИННОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Подписано в печать 01.12.14. Формат 60х90 1/16.
Усл. печ. л. 58. Заказ № 1045(15). Тираж 300 экз.

Отпечатано в типографии ООО "Филигрань"
150049, г. Ярославль, ул. Свободы, 91.
тел. (4852) 98-27-05, pechataet@bk.ru