

РЫБИНСКОЕ
ВОДОХРАНИЛИЩЕ
И ЕГО ЖИЗНЬ

1972

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ • ЛЕНИНГРАД

Рыбинское водохранилище и его жизнь. 1972. Л., Изд-во «Наука», 1—364.

В монографии представлены результаты биологических, гидрологических и гидрохимических исследований Рыбинского водохранилища, проведенных преимущественно Институтом биологии внутренних вод АН СССР за время существования водоема (с 1941 г.). Рыбинское водохранилище является одним из наиболее полно изученных континентальных водоемов.

Систематические наблюдения на постоянных станциях над живым населением, химизмом воды и элементами гидрологического режима позволили увязать между собой не только чисто биологические работы, посвященные изучению бактерий, высшей и низшей водной растительности, водных беспозвоночных и рыб, но также и широко проводимые гидрологические и гидрохимические исследования. Представленные материалы позволяют проследить за изменениями, происшедшими в водохранилище за время его существования, и подтверждают большое значение комплексных работ для познания жизни водоема.

На базе этих работ впервые, хотя и приближенно, составлен баланс органического вещества в водохранилище, дана характеристика основных показателей его биологической продуктивности. Данные по биологии и эколого-физиологическим показателям питания и обмена массовых видов организмов позволили распределить их по трофическим уровням и оценить продукционные возможности каждого из них. Определение суммарной продукции и деструкции органического вещества дает общую количественную характеристику биотического круговорота в этом крупнейшем искусственном водоеме. Илл. — 118+28 фотографий, табл. — 148, библи. — 451 назв.

The Rybinsk reservoir and its life. 1972. L., Publishing House «Nauka». 1—364.

The monograph provides the results of biological, hydrological and hydrochemical investigations of the reservoir, which have been carried out mainly by Institute of Biology of Inland Waters of the Acad. Sci. USSR throughout the time of existence of this water body (since 1941). As the Rybinsk reservoir is one of the most fully investigated continental water-bodies, the present data characterize the existing set of conditions in freshwater hydrobiology. Systematic observations of living population, chemism of water and elements of hydrological regime on permanent stations allowed to coordinate not only strictly biological works devoted to study of bacteria, higher and lower aquatic vegetation, aquatic invertebrates and fishes, but also hydrological and hydrochemical investigations undertaken on a large scale. The materials provided allow to follow the changes which have taken place in the reservoir and confirm a great significance of complex studies for our knowledge of aquatic life. On the basis of these works an approximate balance of organic matter in the reservoir is drawn up for the first time. Characteristics of main indices of biological productivity of the reservoir are also given. Data on biology and ecologo-physiological indices of feeding and metabolism of mass species made it possible to distribute them to trophic levels and to evaluate the productional abilities of each of them. Determination of net production and destruction of organic matter gives a general quantitative characteristic of biotic cycle in this large man-made water body.

118 figs.+28 photos, 148 tables, bibl. — 451 names.

Ответственный редактор
доктор биол. наук Б. С. КУЗИН

Редактор издания
доктор биол. наук Б. К. ШТЕГМАН

ПРЕДИСЛОВИЕ

В настоящей работе собраны и по возможности обобщены результаты исследований, преимущественно биологических, проведенных на Рыбинском водохранилище со времени его образования в 1941 г. Эта работа, с одной стороны, представляет собой сводку фактического материала и, как таковая, в значительной мере должна играть роль справочника для лиц, собирающих с какой-либо целью данные об этом водоеме. С другой же стороны, она характеризует уровень гидробиологических исследований почти 30-летнего периода и состояние знаний об одном из наиболее изученных в этом отношении водоемов к началу 70-х годов текущего столетия, что придает ей известный историко-научный интерес.

Преобладающая часть сообщаемого материала собрана расположенным на берегу Рыбинского водохранилища Институтом биологии внутренних вод Академии наук СССР (до 1963 г. — Институт биологии водохранилищ, а до 1947 г. — Биологическая станция «Борок» им. Н. А. Морозова АН СССР). Рыбинское водохранилище было специальным и единственным объектом изучения биологической станции. С реорганизацией станции в институт исследования стали проводиться сначала на других водохранилищах, а затем и на прочих внутренних водоемах страны. При этом на изучение и во все возрастающем объеме ставились общие вопросы гидробиологии и биологии водных организмов, что, естественно, отвлекало внимание и силы от систематических наблюдений на Рыбинском водохранилище и от своевременной обработки собранных на нем материалов. Это не могло не сказаться на полноте настоящей работы как книги-справочника по определенному объекту. Но это же и повысит интерес к ней.

Разносторонность изучения водохранилища и разнообразие собранных материалов имели своим последствием то, что написание настоящей работы одним лицом стало слишком трудной задачей, хотя не подлежит сомнению, что если бы это условие было выполнено, то книга в целом значительно выиграла бы с точки зрения соблюдения пропорций между ее разделами, единства стиля изложения, отсутствия повторений и т. п. Но несомненно также, что написание ее в этом случае затянулось бы на очень большой срок, в течение которого один из руководящих специалистов института был бы полностью отвлечен от своей основной работы. Эти отрицательные стороны настолько существенны, что они послужили основанием к тому, чтобы поручить составление отдельных частей книги разным лицам. Введение написано М. А. Фортунатовым. Глава «Гидрология» — Н. В. Буториным при участии М. А. Фортунатова и Н. А. Зиминевой, «Гидрохимический режим» — В. Л. Кожарой при участии Ф. И. Безлера, А. А. Былинкиной, С. И. Кузнецова (баланс органического вещества), Н. А. Трифоновой и Н. А. Кудрявцевой, «Санитарное состояние и качество воды» — С. М. Драчевым. Глава «Живое население» — Б. А. Вайнштейном (ред.), а ее разделы «Микрофлора» — В. И. Рома-

ненко, «Фитопланктон» — Г. В. Кузьминым и К. А. Гусевой, «Высшая водная растительность» — В. А. Экзерцевым, А. П. Белавской и Т. Н. Кутовой, «Зоопланктон» — А. В. Монаковым, «Зообентос» — Т. Л. Поддубной, «Фауна зарослей» — Ф. Д. Мордухай-Болтовским, «Ихтиофауна» — А. Г. Поддубным, «Паразитофауна рыб» — Н. А. Изюмовой. Глава «Промысел рыбы» составлена Н. А. Гордеевым, «Биологическая продуктивность» — Ю. И. Сорокиным. Заключение написано С. И. Кузнецовым.

Общее редактирование книги выполнено Б. С. Кузиным, однако в этой работе весьма большая доля принадлежит Б. К. Штегману, Б. А. Вайнштейну, Н. В. Буторину и Г. М. Саруханян, а отдельные вопросы, возникавшие при составлении книги, решались редакционным советом Института. При всем этом вполне сгладить индивидуальные особенности стиля, да и самого подхода к вопросу разных авторов, выражающегося более всего в полноте освещения трактуемого предмета и в количестве фактического и иллюстративного материала, не удалось. Да это и не ставилось необходимым условием. Тем не менее настоящую работу ввиду тесного переплетения данных, приводимых различными участниками, следует рассматривать не как сборник статей, а как единый коллективный труд. Это необходимо иметь в виду при цитировании работы, и ссылатся в цитатах нужно не на составителей соответствующих разделов, а на книгу в целом. Исключение в этом отношении составляют лишь материалы Приложения — флористические и фаунистические списки. Эти списки далеко не исчерпывающи. Они составлены только для групп, специально изучавшихся сотрудниками Института, достаточно авторитетными в их систематике. При каждом разделе указывается автор, на которого надлежит ссылаться принятым способом.

На протяжении времени существования Рыбинского водохранилища, не только недавно появившегося на карте, но относящегося и к совершенно новой категории водоемов, в научной литературе о нем не было никакого единства терминологии. Его отдельные периферийные участки назывались то заливами, то отрогами, то плесами. Если после опубликования статьи М. А. Фортунатова (1959) о районировании водохранилища за его основными участками установилось наименование плесов, то их названия были постоянными только для так называемых речных плесов (Волжского, Моложского и Шекснинского). Центр же водохранилища продолжал в разных работах обозначаться то как Главный плес, то как Центральный, то как открытая, то как озерная часть водохранилища и т. п. Ныне нами проведена окончательная унификация наименований всех участков водоема, и они обозначены на прилагаемой схеме (см. рис. 3).

Совершенно не разработана и не унифицирована номенклатура для обозначения участков водоема, особо специфичных именно для водохранилищ. Так, в работах по водохранилищам постоянно встречаются выражения «бывшее русло Волги», «бывшая пойма», «бывший город Молога», «бывшая почва», или «бывшая пашня», «бывшее озеро» и т. п. При этом подразумеваются участки водохранилища, на которых до зарегулирования стока образовавших его рек пролегалo русло той или иной из них, располагалась пойма, пахотные угодья, озера. Писать такое объяснение при каждом упоминании соответствующего участка слишком громоздко. Но слово «бывший» автоматически вызывает противоположное определение — «настоящий» или «современный». И когда говорится «бывшее русло», то возникает мысль о русле современном. Между тем такого русла на данном участке просто нет по той причине, что после того, как он стал частью акватории нового водоема, здесь нет и самой реки. Иногда вместо выражения «бывший» употребляется термин «затопленный». Он пригоден для обозначения участков, не находившихся до зарегулирования под

водой, например для участков, занятых прежде лугом, пашней и т. п. В гидрологии принято противопоставление состояния «современное» (т. е. наступившее после зарегулирования стока) «бытовому» (т. е. существовавшему до зарегулирования). Но вряд ли допустимо говорить о бытовом русле, бытовой пашне, а тем более о «бытовом населенном пункте». Из этого номенклатурного затруднения нам не удалось найти удовлетворительного выхода. Поэтому в настоящей книге мы продолжаем применять термины «бывшее русло», «прежнее русло», «старое русло» и т. п., а в отношении исчезнувших под водами водохранилища населенных пунктов пользоваться эпитетом «затопленный», предполагая при этом, что читатель правильно поймет, о чем в данном случае идет речь.

Список литературы содержит только названия работ, использованных авторами, в том числе и не цитированных в тексте. Достаточно полный указатель литературы о Рыбинском водохранилище, включающий работы, опубликованные до 1960 г., был составлен В. С. Сметаничем (1961).

ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

Рыбинское водохранилище и прилегающая к его берегам территория расположены в пределах трех административных областей — Ярославской, Вологодской и Калининской. Бóльшая часть акватории лежит в Ярославской области. Северная и северо-восточная часть, расположенная между устьями рек Мологи (на западе) и Маткомы (на востоке), входит в Вологодскую область. Небольшой участок в северо-западной части побережья между устьями рек Себлы и Мологи находится в Калининской области (рис. 1).

Бассейн Рыбинского водохранилища целиком расположен в пределах лесной зоны. Бóльшая часть бассейна, в том числе само водохранилище и его побережье, лежит в подзоне южной тайги. Отдельные участки смешанных лесов с наличием дуба, клена, липы и черной ольхи до заполнения водохранилища далеко вдавались на север по долинам Шексны и Мологи. В настоящее время эти аванпосты широколиственных пород попали в полосу затопления.

Граница подзон южной тайги и хвойно-широколиственных лесов проходит южнее Рыбинского водохранилища. Первичные естественные ландшафты подзоны южной тайги до их видоизменения под воздействием хозяйственной деятельности человека характеризовались преобладанием хвойных лесов, местами чередующихся в поймах рек с заливными лугами, а в плохо дренируемых местах — с болотами разных типов.

Естественные ландшафты Ярославского Поволжья были сильно видоизменены человеком еще задолго до заполнения водохранилища. На месте вырубленных хвойных лесов выросли вторичные березовые, осиновые и смешанные леса с преобладанием ели на суглинистых почвах и сосны на супесчаных и песчаных.

Значительные площади в бассейне Рыбинского водохранилища занимают ландшафты «ополья», т. е. искусственной лесостепи с преобладанием распаханых угодий. В полосе, окаймляющей Рыбинское водохранилище на юго-западном и западном побережьях, обширные участки ополья распространены в бассейнах рек Ильди, Чеснавы и Сити. В бассейне Сутки распаханное угодья преобладают в верхней части бассейна, а крупнотравяные смешанные леса — в нижней. На северо-восточном и восточном берегах между сел. Вычеловым на севере и устьем р. Маткомы на юге лесные массивы не подходят к берегу, и здесь преобладает ландшафт ополья. Южнее устья Маткомы и особенно южнее устья Ухры заlesenность местности на побережье значительно увеличивается.

Компактные массивы смешанных сосново-березовых и березово-еловых лесов окаймляют берега Волжского плеса между г. Угличем и сел. Коприно, а также Каменниковский полуостров.

Обширные заливные луга, которыми раньше славилось Молого-Шекснинское междуречье, в настоящее время полностью затоплены.



Рис. 1. Схема Рыбинского водохранилища.

Кружки — места затопленных поселений на водохранилище. Штриховой линией обозначены большие массивы всплывших торфяников.

Сильно увлажненные луга с преобладанием различных видов осок, местами заросшие ивняком и белой ольхой, широко распространены в полосе подтопления. Для полосы временного затопления, а также для полосы подтопления на многих участках побережья характерны пустоши, усеянные многочисленными пнями, остатками корней и полусгнивших стволов.

В течение первого десятилетия после заполнения водохранилища стволы мертвых деревьев, возвышавшиеся над водой, долго сохранялись во многих местах мелководья. В настоящее время они почти повсеместно сгнили и разрушены волнами. Между тем корни, пни и остатки стволов, находившиеся под водой, относительно хорошо сохранились.

Местность, в которой расположено Рыбинское водохранилище, по геологическому строению относится к наиболее глубокой части Московской синеклизы. Кристаллический фундамент Русской платформы здесь залегает на глубине более 3000 м. Наиболее древние осадочные породы, выступающие на поверхность в районе водохранилища, нижнетриасовые континентальные отложения, представлены пестроцветными глинами и мергелями. Они обнажаются в нескольких местах. Одно из обнажений триасовых пород, находящееся в районе сел. Перемут, в настоящее время затоплено. Над триасовыми лежат морские верхнеюрские и нижнемеловые глины и пески, лучше всего заметные в южной части водохранилища на берегах Волжского плеса (Иванов, Новский, 1959).

В самой северной части побережья водохранилища среди обнажающихся коренных пород преобладают нижнепермские пестроцветные отложения различного литологического состава (Атлас Ярославской области, 1964; Атлас Вологодской области, 1965). В пределах всего бассейна Рыбинского водохранилища коренные породы перекрыты мощной толщей четвертичных, преимущественно ледниковых и водно-ледниковых отложений. В районе водохранилища обнажения коренных пород очень редки. Наиболее известно обнажение юры и мела на правом берегу Волжского плеса вблизи сел. Глебово. Здесь выступают на поверхность нижнемеловые и юрские пески и глины с обильной мезозойской фауной.

Последнее оледенение, которое по классификации К. К. Маркова (Марков и др., 1961) называется валдайским, лишь частично доходило до северо-западной и северной границ Молого-Шекснинской низины. Распространение ледяного покрова этого оледенения не заходило южнее линии г. Пестово—сел. Мякса. В конце ледниковой эпохи и в первое время после окончания оледенения значительную часть Молого-Шекснинской низины занимало обширное древнее озеро, по размерам превышающее Рыбинское водохранилище (Москвитин, 1947; Ауслендер, 1967). Дюны, окаймлявшие этот водоем, сохранились до настоящего времени в виде пологих песчаных и супесчаных гряд, которые прослеживаются вдоль западного берега водохранилища. На одной из таких гряд расположен пос. Борок. Побережье водохранилища, непосредственно прилегающее к урезу воды, сложено преимущественно водно-ледниковыми, лимно-гляциальными и флювио-гляциальными отложениями различного гранулометрического состава.

Рельеф побережья Рыбинского водохранилища плоский, слабо расчлененный. Наиболее возвышенные участки, видные с берегов водохранилища, находятся к северо-востоку от сел. Мякса и Щетинское в верховьях рек Шормы и Мяксы. Здесь абсолютные высоты достигают 221 м. Эта возвышенность расположена в 5—10 км от берега в пределах Вологодской области. Сравнительно крутые берега имеет также Волжский плес между сел. Еремейцево и Глебово. К западу и юго-западу от водохранилища простирается обширная полого-волнистая равнина, которая пересекается реками Суткой, Ильдью, Чеснавой, Ситью и Себлой. Рельеф этой равнины в нижней части почти такой же плоский, как и Молого-Шекснинской ни-

зины. Четко выраженные пойменные и надпойменные террасы отчетливо выступают только в пойме р. Сити, пересекающей эту местность. К востоку от водохранилища расположена волнистая моренная Пошехонско-Тутаевская равнина, пересекаемая реками Согожей, Ухрой и рядом малых речек. Эта равнина в южной части полого спускается к Молого-Шекснинской низине со стороны Даниловской возвышенности. Крутые склоны имеются только в северной части, в районе, пересекаемом реками Матко-мой, Шормой и Мяксой.

В климатическом отношении побережье Рыбинского водохранилища характеризуется умеренно теплым летом, умеренно холодной зимой и, как правило, достаточным увлажнением. Сравнительно часто здесь повторяются дождливые годы с избыточным увлажнением. Напротив, засушливые годы с длительными засухами очень редки, однако кратковременные засухи (продолжительностью до двух-трех недель, реже до месяца) повторяются сравнительно часто. Для района Рыбинского водохранилища, как и для всей северо-западной части Русской равнины, типично преобладание широтной, зональной циркуляции атмосферы с плавными переходами сезонных показателей температуры воздуха. Годы преобладания меридиональной циркуляции повторяются реже. Для таких лет характерны резкие изменения погоды с чередованием вторжений арктических и тропических воздушных масс. Преобладание меридиональной циркуляции воздушных масс чаще всего совпадает с периодами повышенной солнечной активности (Дзержиевский и др., 1964).

Многолетняя средняя температура воздуха на побережье водохранилища за период 1947—1967 гг. колебалась от 2.8 до 3.6°. Самый холодный месяц — февраль (от —10.8 до —11.8°), самый теплый — июль (16.9 — 17.8°). Максимальные и минимальные значения температуры воздуха в районе водохранилища за 70 лет приведены в табл. 1, а среднемесячная температура воздуха для отдельных пунктов побережья — в табл. 2.

Т а б л и ц а 1
Максимальные и минимальные температуры воздуха
в районе Рыбинского водохранилища (°C)

Колебания температур	Углич	Рыбинск	Пошехонье-Володарск	Весьегонск	Череповец
Минимум . . .	—48	—46	—49	—48	—49
Максимум . . .	36	36	35	35	34
Амплитуда . . .	84	82	84	83	83

Средняя годовая температура воздуха на побережье выше всего в г. Угличе (3.6°), расположенном в самой южной части Волжского плеса. Самая низкая среднегодовая температура (2.8°) отмечена на северных участках — в дер. Гаутино и в г. Череповце.

Наибольшее запаздывание весны наблюдается на мысе Рожновском. Средняя температура воздуха в апреле здесь равна 1.6°, в то время как в пос. Переборы в этом месяце она составляет 3.2°, а в г. Угличе 3.9° (табл. 2).

Смягчающее влияние водохранилища на климат окружающей местности четко прослеживается при сопоставлении продолжительности безморозного периода и дат последнего и первого заморозков на участках, расположенных в различных частях побережья (табл. 3 и 4).

Несмотря на то что мыс Рожновский находится более чем на 80 км к северу от г. Углича, продолжительность безморозного периода здесь

Таблица 2

Среднемесячная и среднегодовая температура воздуха за 1947—1967 гг., по данным Рыбинской гидрометеорологической обсерватории (°C)

Пункт	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Год
Мыс Рожновский	—10.9	—11.5	—6.8	1.6	9.6	15.9	17.8	16.6	11.1	4.6	—2.5	—7.3	3.2
Переборы	—10.5	—11.1	—5.9	3.2	10.9	16.1	17.6	16.1	10.6	4.5	—2.7	—7.3	3.5
Углич	—10.3	—10.8	—5.6	3.9	11.3	16.1	17.4	15.8	10.4	4.4	—2.7	—7.0	3.6
Брейтово	—10.2	—11.1	—6.4	2.6	10.3	15.7	17.1	15.6	10.1	4.3	—2.7	—7.0	3.2
Пошехонье-Володарск	—11.1	—11.8	—6.7	2.7	10.6	15.7	17.0	15.5	9.8	3.9	—3.2	—7.7	2.9
Гаютино	—11.2	—11.7	—6.5	2.3	10.2	15.5	16.9	15.5	9.7	3.7	—3.2	—7.8	2.8
Череповец	—10.9	—10.4	—6.5	2.5	10.1	15.6	16.9	15.3	10.2	3.6	—3.4	—7.7	2.8

на 36 дней больше, чем в Угличе, и на 14 дней больше, чем в Рыбинске. С образованием водохранилища продолжительность безморозного периода в его районе увеличилась на 10—15 дней.

Таблица 3

Продолжительность безморозного периода за 1947—1966 гг.
(число дней)

Пункт	Средняя	Наименьшая	Наибольшая
Мыс Рожновский	165	144	188
Переборы	151	120	180
Углич	129	94	170
Брейтово	142	117	180
Пошехонье-Володарск	127	93	163
Череповец	138	116	170

Сроки последнего весеннего и первого осеннего заморозков в той или иной части побережья больше зависят от близости к открытой части водохранилища, чем от географической широты. Так, мыс Рожновский глубоко вдается в открытую часть водохранилища, поэтому именно в этом пункте сильнее всего сказывается воздействие окружающей акватории на температуру воздуха.

Таблица 4

Даты последнего и первого заморозков за 1947—1966 гг.

Пункт	Последний заморозок			Первый заморозок		
	средняя	самая ранняя	самая поздняя	средняя	самая ранняя	самая поздняя
Мыс Рожновский	1 V	20 IV 1963	17 V 1965	14 X	3 X 1958	8 XI 1961
Переборы	4 V	20 IV 1963	25 V 1960	3 X	18 IX 1949	21 X 1955
Углич	16 V	29 IV 1954	3 VI 1949	24 IX	5 IX 1947	21 X 1955
Брейтово	13 V	20 IV 1963	29 V 1957	1 X	7 IX 1956	21 X 1955
Пошехонье-Володарск	17 V	21 IV 1948	2 VII 1954	22 IX	17 IX 1965	21 X 1955
Череповец	12 V	25 IV 1948	2 VI 1963	29 IX	12 IX 1961	21 X 1955

Воздействие водохранилища на температуру воздуха окружающей местности по сезонам года различно. Зимой во время ледостава практически нет различия температуры над замерзшим водоемом и над побережьем. Весной и в начале лета наблюдается значительное охлаждающее воздействие водохранилища. Напротив, осенью водоем согревает прилегающие участки суши.

Охлаждающее влияние водохранилища сильнее всего проявляется в мае и в начале июня. В этот период температура воздуха у уреза воды днем на 6—12° ниже, чем над сушей на расстоянии 2—5 км от берега. Особенно четко это воздействие заметно в полосе шириной 200—500 м от уреза воды. В осенние месяцы в сентябре и октябре ночью температура над водной поверхностью на 2—6° выше, чем над побережьем.

Изменения средних месячных показателей относительной влажности воздуха в районе Рыбинского водохранилища невелики. Наименьшая средняя влажность характерна для конца весны и начала лета (май и июнь). В это время средняя месячная влажность колеблется от 69 до 74%. Наиболее высокие показатели (85—86%) отмечаются в декабре и январе (табл. 5).

Т а б л и ц а 5

Средняя относительная влажность воздуха на побережье Рыбинского водохранилища за 1947—1964 гг. (% насыщения)

Пункт	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Год
Мыс Рожновский	86	83	81	80	74	74	76	79	80	83	84	86	80
Переборы	85	83	77	75	69	72	75	79	81	83	84	86	79
Брейтово	85	82	77	75	70	72	76	80	82	83	84	85	79

На зеркало Рыбинского водохранилища выпадает заметно меньше осадков, чем на прилегающую местность (Дьяконов и Ретеюм, 1964; Гущина, 1966б). Это обуславливается сочетанием нескольких факторов. Главный из них — уменьшение восходящих токов над центральной частью водного зеркала по сравнению с прилегающими к водохранилищу участками суши. Над центральной частью водохранилища годовое количество осадков составляет менее 500 мм, а на побережье водохранилища колеблется от 512 мм в пос. Брейтово до 660 в г. Пошехонье-Володарск (табл. 6).

Т а б л и ц а 6

Количество осадков (в мм) в районе Рыбинского водохранилища за период 1947—1962 гг. (по Гущиной, 1966б)

Пункт	Средняя сумма осадков за год	Экстремальные величины					
		за год		за теплый период (май— октябрь)		за холодный период (ноябрь— апрель)	
		мин.	макс.	мин.	макс.	мин.	макс.
Мыс Рожновский	470	340	602	155	489	96	217
Переборы	564	432	748	250	539	128	254
Углич	682	547	808	309	608	178	408
Брейтово	512	376	589	252	467	114	285
Весьегонск	603	450	731	262	467	131	377
Пошехонье-Володарск	660	493	790	284	539	162	317
Мякса	635	454	841	288	538	117	280
Череповец	605	428	743	223	428	117	280

В теплый период (с мая по октябрь) выпадает приблизительно 65% годовой суммы осадков (Гущина, 1966б). Наименьшее их количество наблюдается в феврале и марте, а наибольшее — в июле и августе.

Создание водохранилища оказало наиболее существенное влияние на ветровой режим. Средняя скорость ветра на побережье и над акваторией водоема стала выше, чем над окружающей сушей. В прибрежной полосе средняя скорость ветра увеличилась более чем в 1.5 раза (табл. 7). В хо-

Т а б л и ц а 7

Среднемесячные скорости ветра (в м/сек.) на побережье Рыбинского водохранилища за период 1951—1962 гг. (по Гущиной, 1966а)

Пункт	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Год
Пункт открытого моря	—	—	—	—	—	5.4	5.4	5.6	6.2	6.6	—	—	—
Мыс Рожновский	5.8	5.5	5.6	4.8	4.8	4.9	5.0	5.1	6.1	6.2	6.2	5.9	5.5
Переборы	4.7	4.4	4.5	4.0	4.6	4.1	3.9	4.0	4.3	4.7	4.8	4.3	4.4
Углич	4.0	3.8	3.8	3.6	4.1	3.7	3.4	3.5	3.7	3.8	3.9	3.8	3.8
Брейтово	4.5	4.5	4.7	4.1	4.6	4.1	3.9	3.9	4.5	5.0	5.0	4.5	4.4
Кесьма	4.1	4.0	4.2	3.7	3.9	3.5	3.3	3.3	3.6	3.8	4.1	3.8	3.8
Попехонье-Володарск	3.9	3.9	3.9	3.5	3.8	3.2	2.9	3.0	3.4	3.7	3.7	3.9	3.6
Гакотино	4.8	4.9	5.0	4.4	4.8	4.4	4.3	4.4	4.7	5.1	4.8	4.6	4.7
Череповец	5.1	4.9	5.2	4.6	4.8	4.4	3.8	4.0	4.4	4.7	5.1	4.9	4.7

лодное время (ноябрь—апрель) средние скорости ветра в различных пунктах побережья колеблются от 3.8 до 5.6 м/сек., а в теплое (май—октябрь) — от 3.3 до 5.4 м/сек. Наибольшая средняя скорость (5.5 м/сек.) характерна для мыса Рожновского, наименьшая (3.6 м/сек.) — для г. Попехонья-Володарск. Общей закономерностью является повышение средних скоростей ветра осенью. В октябре штормовые ветры со скоростью более 8 м/сек. на большей части акватории и побережья составляют до 71%.

Средние скорости ветра над зеркалом водохранилища в его открытой части на 20—30% выше, чем над территорией, окружающей побережье. В середине лета и в начале осени скорости ветра в открытых плесах иногда на 40—45% больше, чем на побережье. Изменения скорости ветра в течение суток более заметны на побережье, чем в открытой части водоема. В центре водохранилища суточная амплитуда скорости не превышает 0.5 м/сек., а на побережье нередко достигает 1.5—2 м/сек. Наибольшая скорость ветра в районах, удаленных от берегов, как правило, наблюдается в середине ночи, наименьшая — днем. Напротив, на побережье ветер усиливается к полудню и относительно стихает ночью.

Для значительной части побережья и акватории Рыбинского водохранилища характерно преобладание ветров юго-западного и западного направлений (табл. 8). Однако на отдельных участках побережья ветровой режим в различные сезоны имеет специфические особенности. Так, на ПОМе¹ в течение теплого периода (июнь—октябрь) наряду с западными и юго-западными ветрами часто повторяются северо-западные. В районе мыса Рожновского в холодный период (ноябрь—апрель) преобладают южные, юго-восточные и юго-западные ветры, а в теплый период (май—октябрь) — юго-западные и северо-западные. Преобладание в холодный период ветров южной четверти особенно резко заметно в городах Череповце, Рыбинске

¹ ПОМ — пункт открытого моря, гидрометеорологическая станция, расположенная на заякоренной барже к югу от Центрального мыса.

Повторяемость ветров различных направлений (в %) (по Гущиной, 1966а)

Пункт		С	СВ	В	ЮВ	Ю	ЮЗ	З	СЗ	Штиль
Пункт открытого моря	теплый период	11.5	8.0	8.6	10.6	13.1	15.3	16.0	15.1	1.8
Мыс Рожновский	холодный период	7.8	7.3	6.6	18.6	20.5	15.9	8.4	11.8	3.1
	теплый период . .	10.9	10.7	7.2	12.2	12.7	15.1	12.9	14.9	3.4
	год	9.3	9.0	6.9	15.4	16.6	15.5	10.7	13.4	3.2
Переборы	холодный период	6.7	3.9	6.1	19.5	14.8	18.3	12.3	12.7	5.7
	теплый период . .	11.9	7.0	7.9	10.9	10.3	17.2	13.7	14.2	6.9
	год	9.3	5.5	7.0	15.2	12.5	17.8	13.0	13.4	6.3
Брейтово	холодный период	6.9	3.8	5.6	11.2	20.8	16.6	14.4	11.9	8.8
	теплый период . .	9.5	8.3	9.0	6.0	12.8	17.2	17.8	12.0	7.4
	год	8.2	6.1	7.3	8.6	16.8	16.8	16.1	12.0	8.1
Помехонье-Володарск	холодный период	5.2	9.6	4.4	14.8	14.1	22.2	8.7	5.2	15.8
	теплый период . .	9.0	10.8	4.2	7.4	10.4	16.5	14.1	9.2	18.4
	год	7.1	10.2	4.3	11.1	12.2	19.4	11.4	7.2	17.1
Череповец	холодный период	7.8	9.0	6.0	12.5	24.2	16.7	12.9	6.4	4.5
	теплый период . .	10.4	11.0	6.5	9.0	15.5	17.4	15.3	9.7	5.3
	год	9.1	10.0	6.2	10.7	19.9	17.0	14.1	8.0	5.0

и в пос. Брейтово. В годы преобладания меридиональной циркуляции значительно увеличивается роль ветров северной четверти.

Почти повсеместно в районе Рыбинского водохранилища штилевая погода бывает очень редко. Лишь на восточном побережье в холодный период штили составляют 15.8%, в теплый — 18.4%. В то же время в районе мыса Рожновского количество зарегистрированных штилей не превышает 3.1—3.4%, а на ПОМе оно совсем ничтожно — 1.8%.

Штормовыми принято считать ветры со скоростью свыше 8 м/сек. Ветры такой силы наиболее часто повторяются в открытой части водоема. В Пункте открытого моря и на мысе Рожновском число дней с штормовым ветром в среднем составляет 203 в год. В отдельные годы, например в 1962, число штормовых дней на мысе Рожновском составляло 223. Чаще всего штормовая погода наблюдается в октябре (54% времени), а в октябре 1956 г. на ее долю пришлось 71% времени (Гущина, 1966а). Скорости ветра во время кратковременных пиков, по наблюдениям на мысе Рожновском, достигают 40 м/сек. Следует отметить, что в районе Рыбинского водохранилища широко распространены местные ветры. Особенно типичны для этого района ветры типа бризов, возникающие на берегах больших озер и водохранилищ. Так, летом и в начале осени на побережье водохранилища в дневные часы преобладают ветры, дующие со стороны водохранилища, а ночью — с берега. Поздней осенью и ранней весной бризы мало заметны, а зимой отсутствуют совсем. Повторяемость ветров в утреннее и вечернее время наглядно иллюстрируется рис. 2.

Скорости ветра при бризах сильно варьируют в зависимости от различия температуры воздуха и воды. По данным Л. А. Гущиной (1966а), ветер со скоростью до 8 м/сек. в центральной части водохранилища и на побережье может возникать даже при спокойной синоптической обстановке в тех случаях, когда разница температуры воды и поверхности суши превышает 4°.

Почвы побережья Рыбинского водохранилища преимущественно дерново-подзолистые, реже болотные. На большей части побережья преобладают средние и легкие суглинки. На южном берегу, начиная от Волжского плеса до г. Рыбинска, а по восточному до устья р. Ухры широко распространены средние и легкие пылеватые супеси.

На северо-западном берегу Моложского плеса, между устьями рек Себлы и Мологи, протянулась полоса зандровых песков, местами пере-

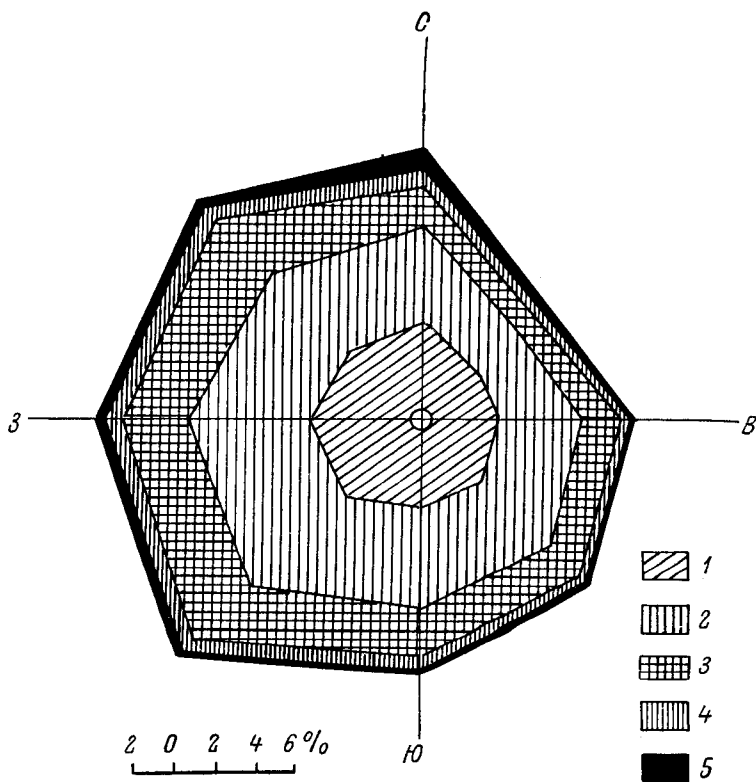
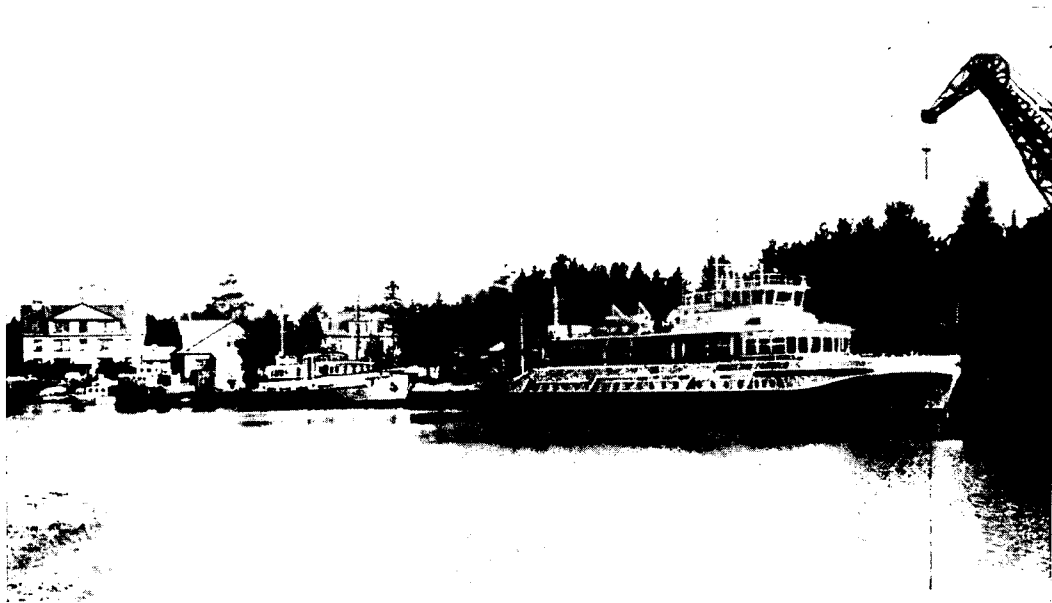


Рис. 2. Роза продолжительности направлений ветра по интервалам скоростей для открытой части водохранилища за 1916—1947 гг.

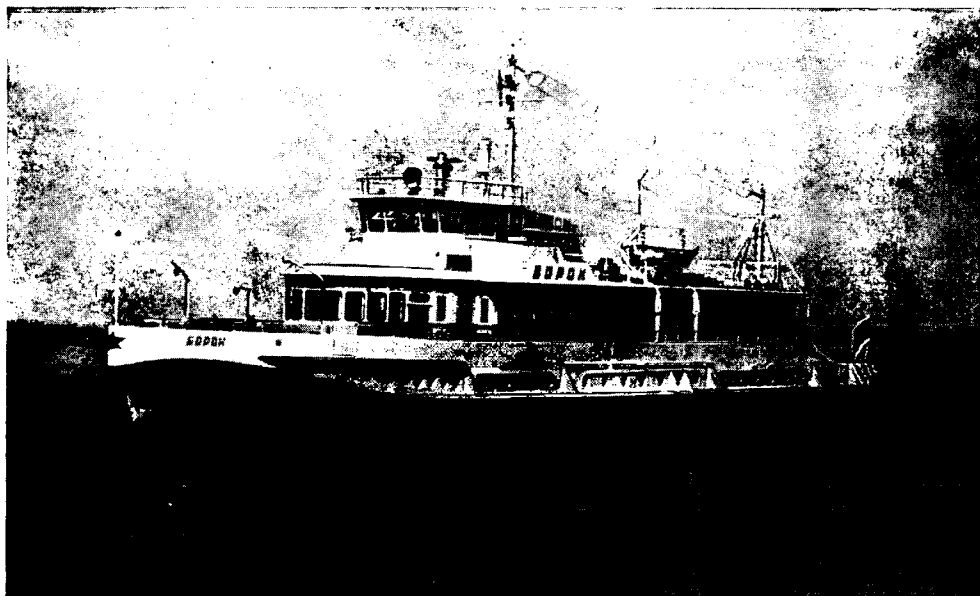
Скорость ветра: 1 — от 0 до 5 м/сек.; 2 — от 6 до 8 м/сек.; 3 — от 9 до 12 м/сек.; 4 — от 13 до 15 м/сек.; 5 — от 15 до 25 м/сек.

межающихся с заболоченными участками. Среди песков можно проследить гряды дюн, окаймлявших в послеледниковое время древнее озеро Молого-Шекснинской низины.

Разновидности болотных почв (подзолисто-болотные, дерново-глеевые, торфяно-глеевые, верховые, переходные и низовые) наиболее распространены на полуострове, вдающемся в водохранилище между Моложским и Шекснинским плесами. Небольшие участки подзолисто-болотных почв, а также почв, характерных для болот переходного типа, находятся на восточном берегу Шекснинского плеса. В южной части водохранилища болотные почвы покрывают Святовской остров, расположенный на границе Волжского и Главного плесов. Разновидности болотных почв встречаются в среднем и верхнем течении рек, впадающих в водохранилище с запада, юго-запада, юга и востока, где имеется несколько крупных болотных массивов.



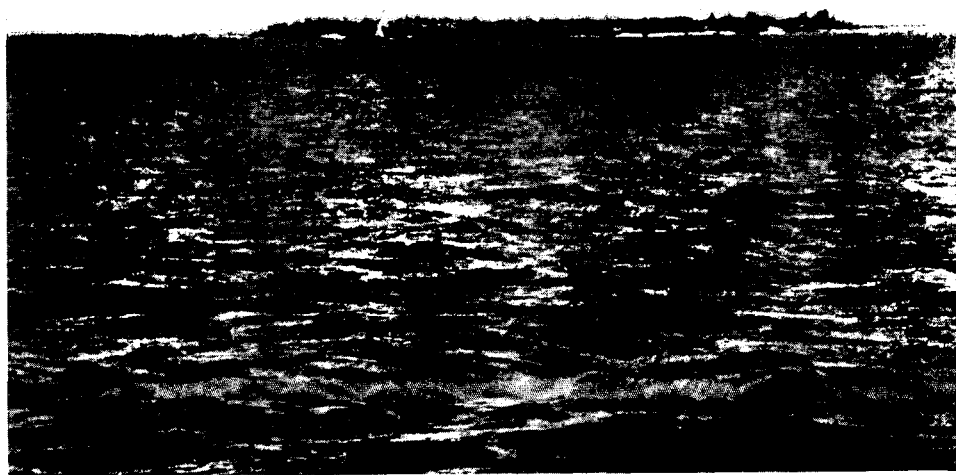
Вид на порт Института биологии внутренних вод. Фото В. А. Экзерцева.



Исследовательское судно Института. Фото В. Д. Каргина.



Траление в Волжском плесе. Фото В. Д. Каргина.



Волжский плес (Шуморов остров). Фото В. Д. Каргина.

ИСТОРИЯ СОЗДАНИЯ ВОДОХРАНИЛИЩА, ЕГО ХОЗЯЙСТВЕННОЕ НАЗНАЧЕНИЕ И ЭКСПЛУАТАЦИЯ

Рыбинское водохранилище — один из обширнейших искусственных водоемов. В настоящее время (к 1970 г.) среди водохранилищ, созданных путем затопления речных долин (не считая зарегулированных озер), оно занимает шестое место в мире по площади водного зеркала, а в Волжско-Камском каскаде ему принадлежит второе место по площади и полезному объему и третье по общему объему (Вендров и др., 1964).

Для создания Рыбинского водохранилища в 1941 г. выше г. Рыбинска были перекрыты плотинами две большие реки — Волга и Шексна. Заполнение водохранилища до проектного уровня было закончено лишь в 1947 г., так как в годы Отечественной войны одновременно с наполнением производилась и сработка водоема.

Рыбинский гидроузел состоит из двух плотин (волжской и шекснинской), гидроэлектростанции и судоходного шлюза. Волжская плотина построена выше г. Рыбинска у пос. Переборы. Здесь расположен однокамерный двухниточный шлюз, который обеспечивает пропуск речных судов большого тоннажа с осадкой до 4 м. Волжская плотина состоит из глухой намывной плотины длиной 524 м и бетонной водосливной длиной 104 м. Наибольшая высота плотины 27 м. Максимальный статический напор 22. Шексна перегорожена земляной плотиной, створ которой расположен на расстоянии 2,6 км выше места впадения этой реки в Волгу. Длина плотины 470 м, высота до 35 м. В состав шекснинского комплекса сооружений входит здание Рыбинской гидроэлектростанции.

Основная задача, поставленная при строительстве Рыбинского гидроузла, заключалась в создании водоема с полезной емкостью 14—16 км³ при общем объеме 25—26 км³. Запас воды, аккумулированной в водохранилище, предназначается для нужд ряда отраслей народного хозяйства, и в первую очередь энергетики и водного транспорта. Запас воды Рыбинского водохранилища используется не только для выработки электроэнергии на Рыбинской ГЭС, но также и для улучшения работы гидроузлов, расположенных в средней и нижней частях Волжского каскада. Кроме того, попуски воды, сбрасываемой из Рыбинского водохранилища, обеспечивают плавание речных судов на незарегулированных участках Волги.

Помимо основного назначения — обеспечения нужд энергетики и транспорта — Рыбинское водохранилище используется как рыбохозяйственное угодье,² как источник водоснабжения, как участок на пути лесосплава и как рекреационный объект.

Установленная мощность Рыбинской ГЭС при нормальном напоре равна 330 тыс. квт. Напор не остается постоянным и варьирует от 11,7 до 17,0 м. Фактически с 1942 по 1965 г. станция выработала 23 194 млн квт·ч. На полную мощность станция работает с 1951 г., когда были пущены все шесть агрегатов. Средняя годовая выработка энергии за 1951—1965 гг. составила 1037 млн квт·ч. (25 лет Угличской и Рыбинской ГЭС, 1967).

В настоящее время сработка полезного объема Рыбинского водохранилища производится преимущественно для выравнивания пиковых нагрузок в объединенной энергосистеме европейской части СССР. Станция автоматически включается, когда возникает дополнительная потребность в энергии, и выключается, когда тепловые электростанции, работающие на базисном режиме, могут удовлетворить потребность в энергии. Поэтому средняя выработка энергии зависит как от водности отдельных лет, так и от потребности в электроэнергии. Чтобы избежать холостых сбросов

² Вопросам рыбного хозяйства на водохранилище посвящена специальная глава книги, поэтому в данном разделе они не рассматриваются.]

воды в наиболее многоводные годы, станция временно переводится на базисный график. Такими годами были 1953-й, когда было выработано 1487 млн квт·ч, 1955-й — 1367 млн квт·ч и 1962-й — 1295 млн квт·ч.

Неравномерность работы ГЭС отражается на колебании расходов воды в нижнем бьефе, а тем самым на всем его гидрологическом режиме. Во второй половине ночи обычно работают не все агрегаты и расходы воды уменьшаются с тысяч кубометров в секунду до нескольких сотен кубометров. При полной остановке ГЭС расходы понижаются до 5 м³/сек. Неравномерность расходов сильно затрудняет работу водного транспорта и водоснабжение г. Рыбинска.

Создание Рыбинского водохранилища, обладающего большой полезной емкостью, имеет исключительно важное значение для водного транспорта. Еще в дореволюционные годы грузооборот Волжско-Камского пароходства достигал 25 млрд т·км. В то время г. Рыбинск был конечным пунктом движения речных судов большого тоннажа и местом перевалки грузов с больших волжских судов на малые, ходивших по Верхней Волге, Мологе, Шексне и Мариинской судоходной системе. Большая часть грузов в Рыбинске перегружалась на железную дорогу. Сооружение Рыбинского водохранилища резко изменило условия судоходства на Верхней Волге и ее притоках. Образование обширного озеровидного водоема, пересекаемого судовыми ходами, сократило длину водного пути от Рыбинска до Череповца с 242 до 165 км, от Рыбинска до Весьегонска с 166 до 126 км. Подпор водохранилища при НПУ³ распространяется: по Волге на 120 км до Угличской плотины, по Шексне — на 326 км до Шекснинской плотины, по Мологе — на 226 км до устья р. Чагоды, по Суде — на 53 км.

Рыбинское водохранилище является одним из важнейших участков глубоководного Волго-Балтийского пути, где этот путь разветвляется по двум направлениям — на юго-запад к Москве и на север через Онежское озеро по Свири и Неве к Ленинграду, а по Беломорскому каналу к Белому морю. По Волго-Балтийскому пути через Рыбинское водохранилище с юга на север перевозятся нефтепродукты, продукция химической промышленности, металлолом для Череповецкого металлургического завода, зерно, соль и ряд других товаров. С севера на юг суда везут с Кольского полуострова апатиты и продукты переработки нефелина, а также лес из Карельской АССР и западной части Вологодской области. Перевозка леса через Рыбинское водохранилище частично осуществляется сплавом плотов, буксируемых пароходами, частично — на самоходных баржах-лесовозах. В первые годы существования водохранилища большое количество плотов разбивалось во время штормов: в то время еще не была налажена служба краткосрочных прогнозов погоды.

Изменение условий судоходства потребовало замены речных судов на озерные, пригодные и для каботажного плавания в море. В настоящее время вместо барж грузоподъемностью 600—1000 т получили распространение самоходные баржи, т. е. грузовые теплоходы с осадкой до 3—3.5 м, принимающие по 2000—5000 т груза, а также нефтеналивные танкеры. Поток грузов, перевозимых через Рыбинское водохранилище, год от года увеличивается. За 25 лет (с 1941 по 1965 г.) Рыбинским плюзом произведено 160 тыс. плузований. При этом пропущено более 400 тыс. судов и плотов. Кроме дальних перевозок по Волго-Балтийской водной магистрали и по пути из Нижнего Поволжья к Москве, на Рыбинском водохранилище существуют местные перевозки и пассажирские рейсы местного значения: Рыбинск—Череповец и Рыбинск—Весьегонск, функционирует скоростная линия Рыбинск—Углич, обслуживаемая судами на подводных

³ Нормальный подпорный уровень.

крыльях. По некоторым притокам (рекам Сити, Мологе и Суде) ходят катера, поддерживающие местное сообщение.

Значительные ресурсы Рыбинского водохранилища как источника снабжения городов и промышленных центров водой высокого качества в настоящее время используются еще недостаточно. Централизованные водопроводы, оборудованные современными сооружениями для очистки воды, имеются только в Череповце и частично в Рыбинске. Небольшие водопроводы и водокачки местного значения расположены также в Угличе, Весьегонске и Пошехонье-Володарске.

Череповецкий городской водопровод и водопровод Череповецкого металлургического завода забирают воду выше города в самой верхней части Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища. Вода, состав которой формируется в Шекснинском водохранилище, поступает в Рыбинское через Шекснинскую плотину. Городской водопровод Череповца в 1966—1967 гг. подавал в сеть примерно 70 тыс. м³ в сутки, что составляло приблизительно 26 млн м³ в год. Водопровод, обслуживающий промышленные предприятия, в первую очередь металлургический завод и мощную тепловую электростанцию, ежедневно берет из водохранилища немного более 400 тыс. м³ воды, т. е. 140—160 млн м³ в год. Эта величина составляет около 0,6% общего объема и около 1% полезной емкости Рыбинского водохранилища.

В настоящее время Рыбинское водохранилище далеко не полно освоено в культурно-бытовом отношении. Из различных форм рекреационных мероприятий широкое распространение имеют любительское и спортивное рыболовство в прибрежных участках и охота на водоплавающую дичь. В течение месяца после ледостава и такого же времени перед распадением льда в прибрежной полосе водохранилища, в заливах и нижних участках рек производится массовый любительский лов рыбы. Осенью ловятся главным образом окунь, затем плотва, весной плотва преобладает над окунем. Точного учета количества рыболовов-любителей не производится, но ориентировочно можно сказать, что это число не менее 10 тыс. и не более 15 тыс. человек. Любительский лов в меньшем масштабе идет в течение всего периода ледостава. Летом любительский лов незначителен и производится немногочисленными спортсменами-спиннингистами. Общее количество рыбы, вылавливаемой рыбаками-любителями во всем водохранилище, вероятно, немного превышает 5 тыс. ц в год. Число рыболовов-любителей, посещающих водохранилище, с каждым годом увеличивается.

Побережье Рыбинского водохранилища в настоящее время распределено и закреплено за различными охотничьими обществами. Исключение составляют только береговая линия в пределах Дарвинского заповедника и участки, прилегающие к сооружениям Угличского, Шекснинского и Рыбинского гидроузлов и пристаней, а также в черте городов Углича, Весьегонска, Череповца, Пошехонья-Володарска, Рыбинска и ряда прибрежных поселков. Наиболее успешная охота на водоплавающих птиц производится в начале осени во время скопления уток на мелководье перед отлетом, а также во время осеннего перелета.

Использование Рыбинского водохранилища как места для летнего отдыха, для водного спорта и туризма до настоящего времени относительно невелико. В северной части водохранилища расположен Дарвинский заповедник, а в южной поселок Академии наук СССР — Борок (Некоузский район), где находится Институт биологии внутренних вод и мемориальный музей известного революционера, почетного академика Н. А. Морозова.

Из домов отдыха, расположенных на берегах Рыбинского водохранилища, широкой известностью пользуется дом отдыха Мосэнерг в Охотине на живописном берегу Волжского плеса.

МОРФОМЕТРИЯ. РЕЛЬЕФ ДНА. БЕРЕГА

Конфигурация Рыбинского водохранилища определилась основными формами рельефа Молого-Шекснинской низины. Водохранилище вытянуто с северо-запада на юго-восток (рис. 3). Его северо-восточный и юго-западный берега почти параллельны друг другу и несколько сближаются к южной части водоема. Их изрезанность незначительна. Северо-восточный берег изрезан слабее юго-западного. Между этими берегами врезается Молого-Шекснинский полуостров длиной 55 км и шириной около 35 км. Его береговая линия чрезвычайно изрезана, ее протяженность 526 км. Общая протяженность береговой линии водохранилища 2150 км.

Площадь зеркала водохранилища при НПУ 4550 км², объем 25.4 км³. В результате зимней сработки площадь водоема может уменьшаться на 48%, а объем на 67%. Зона временного затопления, ограниченная положением самого высокого и самого низкого уровней водохранилища с момента его наполнения до НПУ, составляет около 2554 км² (Буторин и др., 1962).

Морфометрические показатели рыбинского водохранилища (по Бакулину, 1968)

Площадь бассейна водохранилища	150500 км ²
Площадь водохранилища с островами	4675 км ²
Площадь зеркала при НПУ	4550 км ²
Площадь мелководий	915 км ²
Наибольшая длина водохранилища от Угличской до Шекснинской плотин	250 км
Длина озеровидной части	150 км
Наибольшая ширина	70 км
Средняя ширина Главного плеса	34 км
Длина береговой линии водохранилища при НПУ	2150 км
Показатель развития береговой линии	9.0
Наибольшая глубина в период заполнения	30.0 м
Наибольшая глубина к 1965 г.	28.0 м
Средняя глубина при НПУ	5.6 м
Общий объем при НПУ	25.4 км ³
Полезный объем по проекту	14.42 км ³
Средний годовой объем	18.7 км ³

Рыбинское водохранилище — мелководный водоем (средняя глубина 5.6 м). При уровне на 1 м ниже НПУ средняя глубина равна 5.2 м, а на 2 м ниже НПУ — 4.8 м. Глубины от 0 до 2 м занимают около 21% площади водохранилища и распространены в основном вокруг Молого-Шекснинского полуострова и в юго-западной части Главного плеса (рис. 4). У северо-восточного побережья мелководная зона наиболее развита вокруг острова, расположенного к юго-западу от устья Конгоры.

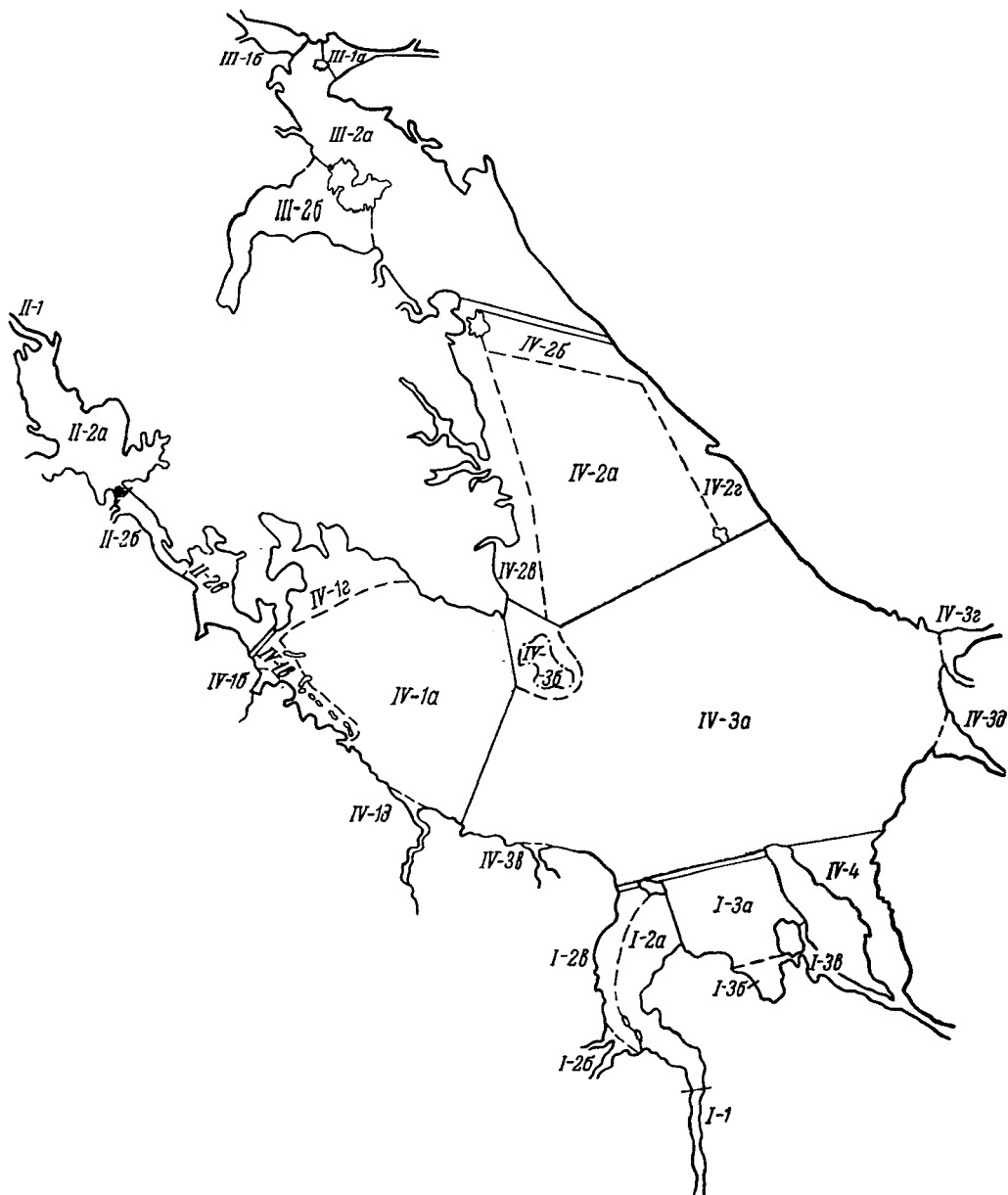


Рис. 3. Районы Рыбинского водохранилища по М. А. Фортунатову (1959).

I — Волжский район. I-1 — верхний русловый участок; I-2 — расширенная средняя часть Волжского плеса (а — русловый участок; б — эстуарии рек Сутки, Ильди и Шумаровки; в — полоса сезонного затопления левой поймы Волги); I-3 — нижняя часть Волжского плеса (а — открытый участок на границе с Главным плесом; б — Югский залив; в — Переборский залив). II — Моложский район. II-1 — Моложский русловый участок; II-2 — Моложский плес (а — Вельегонское расширение; б — пролив у сел. Малиновка; в — расширение у Борка-заповедника). III — Шекснинский район. III-1 — эстуарии (а — Шексны, б — Суды); III-2 — Шекснинский плес (а — открытый участок плеса; б — залив Кондоша). IV — Главный плес. IV-1 — западная часть Главного плеса (а — открытые участки; б — эстуарий Себлы; в — русловый участок у Первомайских островов; г — заливы и полоса сезонного затопления в районе урочища Бор Тимошина и устья Яны; д — эстуарий Сити); IV-2 — северная часть Главного плеса (а — открытые участки; б — пограничный участок с Шекснинским плесом, полоса сезонного затопления на мелях между Леушиным и Хвощевиком; в — заливы и полоса сезонного затопления в районе устья Искры и затопленного села Средний Двор; г — участок между торфяными островами и восточным берегом); IV-3 — центральная часть Главного плеса (а — открытые участки; б — лагуны среди архипелага торфяных островов; эстуарии: в — Чеснавы; г — Согожи; д — Ухры); IV-4 — приплотинный участок Главного плеса.

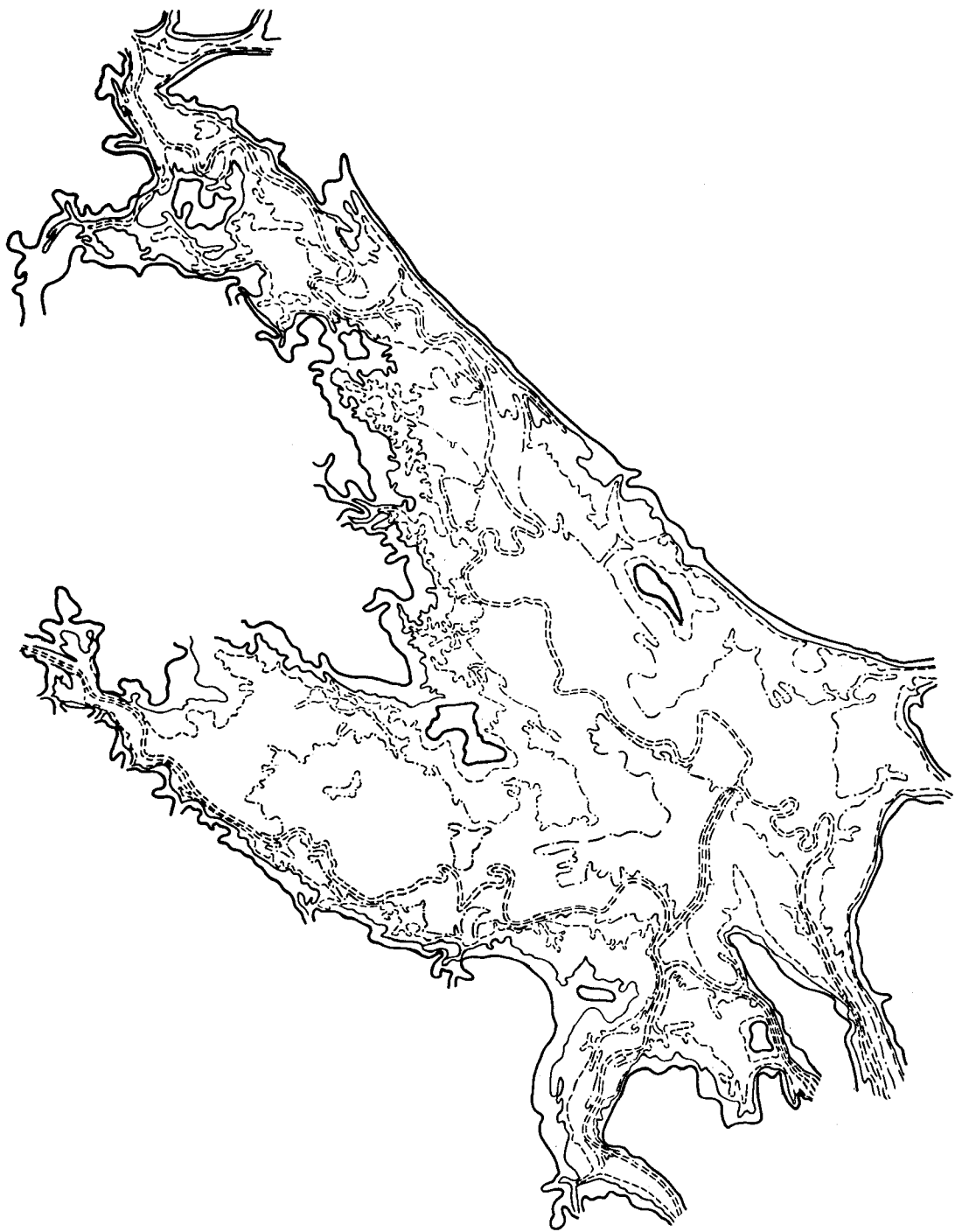


Рис. 4. Расположение русел рек, затопленных водохранилищем.
Двойной штриховой линией обозначены русла рек.

Глубины до 6 м, соответствующие приблизительно средней глубине водохранилища, занимают свыше половины площади водоема. Зона этих глубин распространена вдоль всего побережья. Особенно большие площади таких глубин расположены у Молого-Шекснинского полуострова и по Шексне, к северо-западу от устья Маткомы. В открытой части водохранилища изобата 6 м проходит по затопленному Молого-Шекснинскому водоразделу и на продолжении Каменниковского полуострова, простираясь к северу от него на 16 км. У северо-восточного берега она глубоко вдается в открытую часть водохранилища в юго-западном направлении от устья Конгоры. Глубины свыше 8 м занимают лишь 27.1% всей площади и отмечаются преимущественно по обе стороны от затопленного Молого-Шекснинского водораздела на трех несколько разобщенных участках. Один из них расположен по Мологе к северо-востоку от Брейтова и два по Шексне: первый — северо-восточнее южной оконечности Молого-Шекснинского полуострова, а второй — юго-западнее сел. Измайлово. Распределение больших глубин тесно связано с расположением русел рек (рис. 4). Наибольшая глубина (30.4 м) находится в 3 км от плотины на бывшем русле Шексны. По бывшим руслам Мологи и Шексны глубины колеблются от 11 до 30 м, по руслу Волги — от 11 до 23 м.

По распределению глубин и морфологическим особенностям ложа в водохранилище выделяются четыре основных района (плеса): Волжский, Моложский, Шекснинский и Главный (Фортунов, 1959). Первые три плеса располагаются по долинам соответствующих рек и представляют собой вытянутые, сравнительно узкие участки. Они характеризуются наличием стрежневой узкой извилистой полосы больших глубин по руслам рек, к которой примыкают участки затопленных пойм с глубинами от 2 до 9 м.

В Волжском плесе русловый участок располагается между Угличской плотиной и сел. Глебово. По конфигурации и строению берегов этот участок более напоминает реку, чем водохранилище. Здесь проходит прежнее русло Волги, имеющее корытообразную форму с крутыми ровными склонами, и затоплена очень узкая полоса поймы. Ниже сел. Глебово в долине Волги развита левобережная пойма. В соответствии с морфологией долины водохранилище расширяется. Большие глубины располагаются у правого берега, а вдоль левого отчетливо прослеживаются мелководная полоса (глубины 0—4 м), располагающаяся на склонах высокой поймы, полоса глубин 5—7 м, соответствующая затопленной высокой пойме, и узкая полоса глубин 8—10 м (затопленная низкая пойма). Рельеф левобережной поймы довольно сложен, и для него характерны изломы дна на участках затопленных ручьев и речек и на их водоразделах.

Верхний участок Моложского плеса выше сел. Харламовского имеет типичный речной характер. Здесь затоплена на глубину 2—3 м неширокая полоса левобережной поймы. Ниже сел. Харламовского водохранилище образует Восьегонское расширение до 10 км. Рельеф его дна очень неровен, преобладают глубины 2—3 м на затопленных поймах Мологи и ее притоков. От г. Восьегонска до устья Ламы ширина водохранилища составляет 1—2 км. Русло Мологи на этом участке проходит под правым берегом, правобережная пойма развита слабо, местами совсем отсутствует, на левобережной пойме преобладают глубины 3—4 м, а на участках притеррасных понижений они увеличиваются до 6 м. Ниже впадения р. Ламы водохранилище расширяется и затопляет левый коренной берег долины Мологи, а затем нижнюю часть Молого-Шекснинского междуречья, образуя обширные водные пространства Главного плеса.

В Шекснинском плесе в отличие от Моложского нет чередования расширений и сужений. Верхний русловый участок после впадения р. Суды резко расширяется, занимая пойму и надпойменные террасы Шексны и ме-

стами выходя на правый коренной берег долины. Ширина плеса достигает 15 км, его берега чрезвычайно изрезаны, в месте впадения р. Кондоши расположены обширные мелководья. Глубины на затопленных поймах составляют 6—10 м. Наиболее резкие изменения глубин по длине русла прослеживаются в южной части шекснинской низины, где на протяжении нескольких десятков километров от плотины глубины колеблются от 20 до 30 м. Как и в Мологе, большие глубины занимают незначительные участки дна в местах затопленных омутов.

Рельеф дна Главного плеса водохранилища значительно сложнее, чем на речных участках. Вдоль северо-восточного и юго-западного берегов проходят затопленные русла Шексны и Мологи, в южной части (между Юршинским и Вараксинским островами) — русло Волги (рис. 5). От впадин этих русел наблюдается постепенное повышение рельефа в направле-

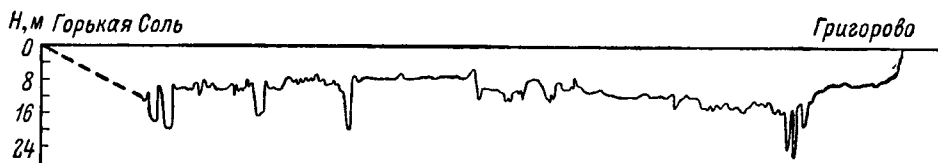


Рис. 5. Поперечный профиль дна водохранилища по разрезу бывшее село Горькая Соль—дер. Григорово (Главный плес).

нии к Молого-Шекснинскому водоразделу. Минимальные глубины на водоразделе составляют около 4 м. По обе его стороны располагаются глубины от 8 м и более. Наличие речек, ручьев и озер в долинах основных водотоков существенно осложнило рельеф дна плеса и обусловило местами резкую смену глубин.

Участок водохранилища перед Рыбинской ГЭС представляет собой своего рода подводящий канал, по которому происходит основной сброс воды из водохранилища. В этом районе Шексна выходит за пределы Молого-Шекснинской низины и долина ее сужается в направлении к плотине. Склоны русла Шексны крутые, а залитая пойма имеет относительно ровный рельеф.

Надводные части берегов водохранилища представляют собой склоны древних озерных и речных террас. Берега Главного плеса преимущественно пологие, низкие, на многих участках заболоченные. А. В. Живаго (1954), исследуя геоморфологические процессы на берегах Рыбинского водохранилища, установил, что разработка профиля таких берегов идет с усиленной аккумуляцией отложений в средней его части и с образованием подводного вала, который способствует созданию новой береговой линии, выдвинутой в сторону водохранилища. Берега Волжского плеса на большом протяжении высокие (до 18 м), обрывистые, сложены суглинками, межморенными песками и отложениями юрской и меловой систем, изрезаны долинами мелких притоков и оврагами. Берега Шекснинского и Моложского плесов имеют высоту 2—6 м. Общая длина абразионных берегов составляет 152 км. Участки абразии расположены в основном в речных плесах водохранилища, где ветровые волнения менее сильны, чем в Главном. Поэтому несмотря на то что абразионные берега сложены в большинстве случаев легкоразмываемыми породами, размеры береговых переформирований сравнительно невелики. По данным Рыбинской гидрометеорологической обсерватории, за период с 1947 по 1963 г. береговая линия отступила на участках абразионных берегов в Волжском плесе на 10—30 м, в Моложском — на 30—100 м, в Шекснинском — на 50—90 м, в Переборском заливе Главного плеса — на 20—25 м (Иванов, 1965). Объем

переформированного грунта на 1 пог. м берега составил к 1963 г. от 47 до 527 м³. По мере приближения профилей береговых склонов к устойчивым интенсивность береговых переформирований будет уменьшаться. По прогнозу В. С. Иванова (1965), средний годовой объем береговых переформирований в 70—90-х годах будет примерно в 3 раза меньше, чем в 1947—1963.

ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДНОГО ПИТАНИЯ

Территория всего бассейна водохранилища характеризуется избыточным увлажнением. Величина годового испарения с поверхности бассейна примерно в 1.5 раза меньше суммы годовых осадков. Сочетание избыточного увлажнения с характером четвертичных отложений, представленных главным образом суглинками и супесями, способствовало хорошему развитию речной сети.

Общее количество рек длиной более 10 км, впадающих непосредственно в водохранилище, равно 64. Из них бассейны трех основных — Волги (60 000 км²), Мологи (29 000 км²) и Шексны (19 000 км²) — составляют в сумме около 72% всей площади водосбора водохранилища. Большую часть остальной территории бассейна занимают реки с площадями водосборов менее 2000 км². Коэффициент стока в бассейне водохранилища равен 0.4—0.5. Основная роль в питании рек принадлежит снежному покрову. Величина среднего годового модуля стока колеблется в пределах 6—12 л/сек. · км². Наибольшие модули приходится на северную и восточную части территории водосбора, наименьшие — на заболоченные пространства. По характеру водного режима реки бассейна водохранилища относятся к восточно-европейскому типу. Сток половодья в среднем по многолетним данным составляет 54% годового, сток летне-осеннего периода — 30%, зимнего — 16%.

ВОДНЫЙ БАЛАНС И РЕЖИМ УРОВНЯ

Средний годовой и сезонный баланс Рыбинского водохранилища, составленный по материалам Рыбинской гидрометеорологической обсерватории, представлен в табл. 9.

Основной приходной составляющей водного баланса водоема является речной сток. Средний многолетний приход воды в водохранилище равен примерно 37 км³, из которых 90% составляет поверхностный сток.

Распределение годового стока между основными притоками водохранилища (по Рутковскому и Курдиной, 1959) таково:

	Створ	Приточность, %
Волга	Углич	36
Молога	Устюжна	13
Шексна	Черная Гряда	15
Остальные реки		36

Таким образом, Волга, Молога и Шексна дают 2/3 общего притока в водохранилище, а около 1/3 — средние и малые реки, из которых самые крупные — приток Мологи Чагодоша, впадающая выше зоны выклинивания подпора, и бывшая притоком Шексны Суда, впадающая теперь непосредственно в водохранилище.

Внутригодовое распределение стока Волги, Мологи и Шексны с учетом их притоков для 2 лет экстремальных значений водности представлено в табл. 10. Как следует из этой таблицы, сезонное распределение стока Волги, зарегулированной выше Рыбинского Иваньковским и Угличским водохранилищами, несколько отличается от естественного. Частичная

**Сезонный и годовой баланс водохранилища (в %)
(средний за 1948—1964 гг.)**

Т а б л и ц а 9

Элемент баланса	Весна (IV—V)	Лето (VI—VIII)	Осень (X—XI)	Зима (XII—III)	Год
П р и х о д					
Приток поверхностных вод.	16.32	5.95	6.32	5.24	33.83
Приток грунтовых вод.	—	0.03	0.03	0.11	0.18
Осадки	0.34	1.05	0.69	0.72	2.79
Возврат потерь на оседание льда и снега	0.53	—	—	—	0.53
Всего	17.19	7.03	7.04	6.07	37.33
Р а с х о д					
Сброс через Рыбинскую ГЭС	4.82	8.19	8.28	12.29	33.58
Испарение	0.18	1.48	0.43	—	2.08
Сток в грунт	0.17	—	—	—	0.17
Потери на оседание льда со снегом . .	—	—	0.01	0.51	0.53
Всего	5.17	9.67	8.72	12.80	36.36
Аккумуляция в чаше водохранилища	+11.85	—2.62	—2.28	—7.16	—0.20
Невязка баланса	+ 0.17	—0.02	+0.61	+0.43	+1.17

аккумуляция весеннего половодья и летне-осенних паводков уменьшили весенний и летне-осенний сток Волги, а сбросы из Угличского водохранилища увеличили зимний сток. Так, для маловодного 1954 г. весенний и зимний сток волжских вод равен по объему и составляет каждый 33% от годового. В многоводные годы ввиду малой емкости выпележающих водохранилищ весенний сток Волги значительно увеличивается и в отдельных случаях может составлять более 60% от годового. Средний многолетний весенний сток в створе Угличского гидроузла равен 44%, летний — 15%, осенний — 17%, зимний — 24% от годового.

Т а б л и ц а 10

**Распределение годового стока волжских, моложских и шекснинских вод
по сезонам**

Река	Весна (IV—V)		Лето (VI—VIII)		Осень (IX—XI)		Зима (XII—III)	
	км³	%	км³	%	км³	%	км³	%

М а л о в о д н ы й г о д (1954)

Волга	3.28	33.4	1.10	11.2	2.16	22.0	3.28	33.4
Молога	3.05	40.6	1.32	17.6	2.02	26.8	1.13	15.0
Шексна	3.40	32.4	2.43	22.6	3.25	30.3	1.58	14.7

М н о г о в о д н ы й г о д (1955)

Волга	12.21	64.9	2.65	14.1	1.06	5.6	2.89	15.4
Молога	8.39	64.2	3.04	23.2	0.73	5.6	0.92	7.0
Шексна	9.15	51.3	5.45	30.6	2.13	11.9	1.11	6.2

Сезонное распределение стока Мологи и Шексны после создания Рыбинского водохранилища практически осталось прежним (табл. 10). Существенное изменение внутригодового распределения стока Шексны произошло в связи с созданием в 1963 г. Шекснинского водохранилища. По-

следнее наполняется водами весеннего половодья. В течение мая—июня часть половодья сбрасывается, поскольку полезный объем водохранилища меньше среднемноголетнего объема половодья. На апрель—июнь приходится около 70% годового стока из Шекснинского водохранилища в Рыбинское. Летом и осенью уровень поддерживается на постоянной отметке — близкой к НПУ. Сток за июль—август составляет всего 3% от годового, за сентябрь—октябрь — 6%. В конце осени—начале зимы производится сработка водохранилища. Сток за ноябрь—март составляет 23% от годового (Ершова, 1968).

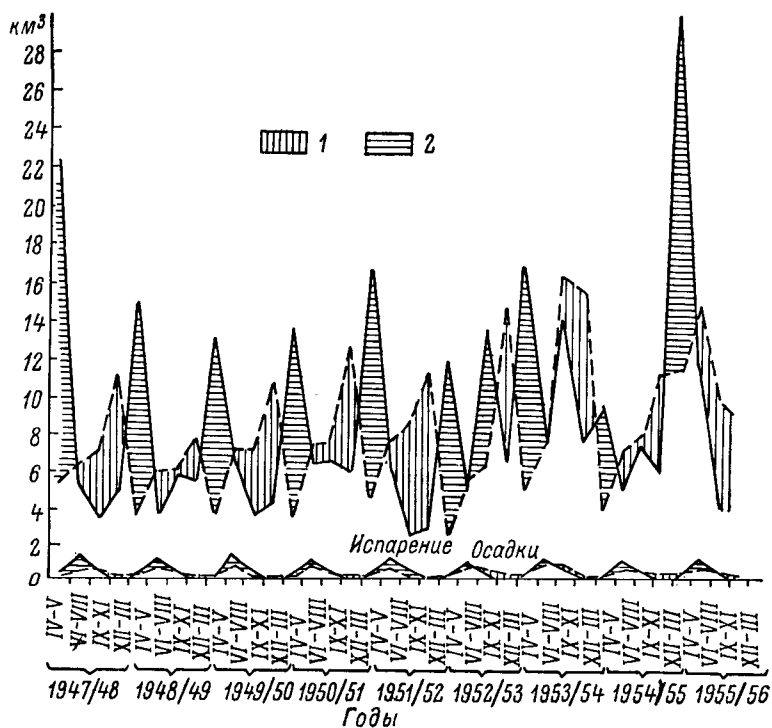


Рис. 6. Динамика основных элементов водного баланса водохранилища за 1947—1956 гг. (Рутковский и Курдина, 1959).

1 — расход воды; 2 — приток воды.

Второй по величине компонент приходной части баланса — осадки — за период 1948—1964 гг. в среднем составил 2.79 км^3 , или 7.5% прихода. В расходной части водного баланса основную роль играет сброс воды через сооружения Рыбинского гидроузла. Средний многолетний сброс из Рыбинского водохранилища равен 33.58 км^3 .

Общее представление о накоплении и расходе воды по сезонам в Рыбинском водохранилище дает разность между приходными и расходными элементами водного баланса. По средним данным, весной поступление воды в водохранилище превышает расход на 11.8 км^3 . В остальные сезоны расход превышает приход: летом — на 2.6 км^3 , осенью — на 2.3 км^3 и зимой — на 7.2 км^3 .

Увеличение объема водных масс весной происходит в основном за счет притока (рис. 6). Однако их максимальный весенний запас определяется часто не только объемом притока, но и запасом вод в водохранилище в предвесенний период. Летом, осенью и зимой соотношение различных вод

и изменение их общего объема определяется разностью между сбросом и притоком, причем главным фактором в эти сезоны является сброс.

Косвенным показателем водообмена водохранилища служит коэффициент водообмена, представляющий отношение объема стока к общему объему водохранилища за тот или иной период. Рыбинское отличается от других верхневолжских водохранилищ замедленным водообменом. Средний многолетний коэффициент его водообмена за период 1948—1964 гг. равен 1.92, т. е. сменяемость среднего годового объема происходит за 6.2 месяца (Гущин, 1968). Месячные коэффициенты водообмена колеблются в течение года в пределах 0.1—0.2.

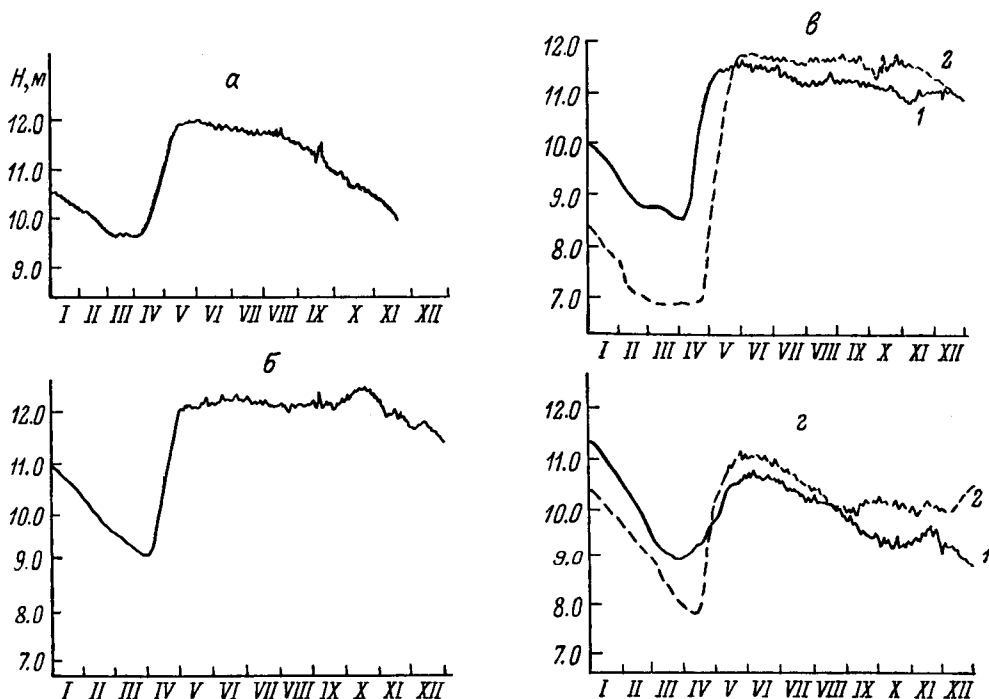


Рис. 7. Четыре типа изменения уровня в водохранилище.

а — первый тип (1949 г.); б — второй тип (1953 г.); в — третий тип (1 — 1950 г.; 2 — 1956 г.); г — четвертый тип (1 — 1954 г., 2 — 1960 г.).

Искусственным регулированием стока определяются не только особенности водного баланса, но и три характерных периода в годовом цикле изменения уровня водохранилища: весенний, летне-осенний и зимний. В зависимости от водности года и внутригодового распределения притока, а также от режима работы гидросооружений характер колебаний уровня в одни и те же периоды по годам может сильно изменяться. Анализ кривых уровня водохранилища за различные годы позволил выделить (Буторин, 1963) четыре основных типа колебаний уровня (рис. 7).

Первый тип. Уровень к концу весеннего наполнения достигает или несколько превышает отметку НПУ. Наполнение водохранилища заканчивается в конце мая и после непродолжительного стояния уровня около максимальной отметки наполнения он начинает понижаться. Понижение продолжается до начала следующего весеннего наполнения. В такие годы в летне-осенний период приток воды меньше ее расхода на сбросы и испарение. В отдельных случаях уровень понижается довольно интенсивно, в других более медленно. Иногда общее понижение уровня в конце летне-

осеннего периода сменяется повышением за счет увеличения приточности в период осенних дождевых паводков.

Второй тип. Уровень к концу весеннего наполнения, как и в первом случае, достигает отметки НПУ или несколько превышает ее. Но в отличие от первого он в течение всего летне-осеннего периода поддерживается около максимальной отметки весеннего наполнения. В такие годы приток воды в летне-осенний период обычно равняется расходу или даже несколько превышает его. Понижение уровня при колебаниях такого типа начинается с началом зимней сработки.

Третий тип. Уровень к концу весеннего наполнения не достигает отметки НПУ и в течение летне-осеннего периода находится значительно ниже ее. Достигнув максимальной отметки к началу лета, после непродолжительного стояния около нее уровень начинает постепенно понижаться, так как приток воды не восполняет ее расход. С началом зимней сработки водохранилища понижение уровня резко усиливается.

Четвертый тип. Уровень к концу весеннего наполнения не достигает отметки НПУ и в течение летне-осеннего периода находится ниже ее, но в результате интенсивных дождевых паводков к концу летне-осеннего периода приток воды значительно превышает расход и наблюдается второй подъем уровня.

Амплитуды сезонных колебаний уровня значительно колеблются по годам. Их максимальные значения наблюдаются в нижнем бьефе Угличской ГЭС — здесь в отдельные годы они превышают 8 м. К центру водохранилища годовая амплитуда уровня постепенно уменьшается. Разность годовых амплитуд в расширенной части водоема и в нижнем бьефе Угличской ГЭС достигает 0.25—2.90 м.

Общая картина изменения уровня Рыбинского водохранилища в течение года такова — с начала календарного года до марта уровень понижается, а затем быстро повышается и, достигнув в июне максимального значения, начинает снова понижаться. Минимальный уровень водохранилища приходится на март, а максимальный на июнь. Наиболее резкое понижение уровня наблюдается от января к февралю, а наиболее резкое повышение — от апреля к маю.

Наряду с изменениями в течение года уровень водохранилища испытывает большие колебания по годам, однако они значительно уступают сезонным. Если среднемноголетняя амплитуда сезонных колебаний уровня в некоторых пунктах водохранилища достигает 3.37 м, то среднемноголетняя годовых значений уровня в тех же пунктах составляет 1.84. Кроме колебаний, связанных с изменением запасов воды, уровень испытывает также изменения, происходящие в результате сгонно-нагонных деңивеляций. По данным Ф. И. Белых (1959), уже при ветрах со скоростью 3 м/сек. появляется разница в отметках уровня отдельных водомерных постов. В зависимости от направления и скорости ветра повышение уровня у наветренного берега достигает 10—30 см, а при штормах — 50—70 см. Сгоны по величине несколько меньше нагонов, но все же иногда составляют 30—45 см. Так как количество штормовых дней на Рыбинском водохранилище значительно, то повторяемость сгонно-нагонных колебаний его уровня достаточно велика.

ВОДНЫЕ МАССЫ

Рыбинское водохранилище питается водами Волги, Мологи, Шексны и водами боковой приточности. Физические и химические характеристики вод, питающих водоем, в отдельные сезоны существенно различны. Поступая в водоем замедленного водообмена, эти воды в определенных районах более или менее продолжительное время сохраняют свои свойства и пред-

ставляют обособленные водные массы. Этому способствует большая акватория Рыбинского водохранилища, значительные участки рек, имеющих различный гидрологический режим и химизм в зоне подпора, замедленный водообмен, особенности ветрового перемешивания и поступления грунтовых вод в разных частях водохранилища.

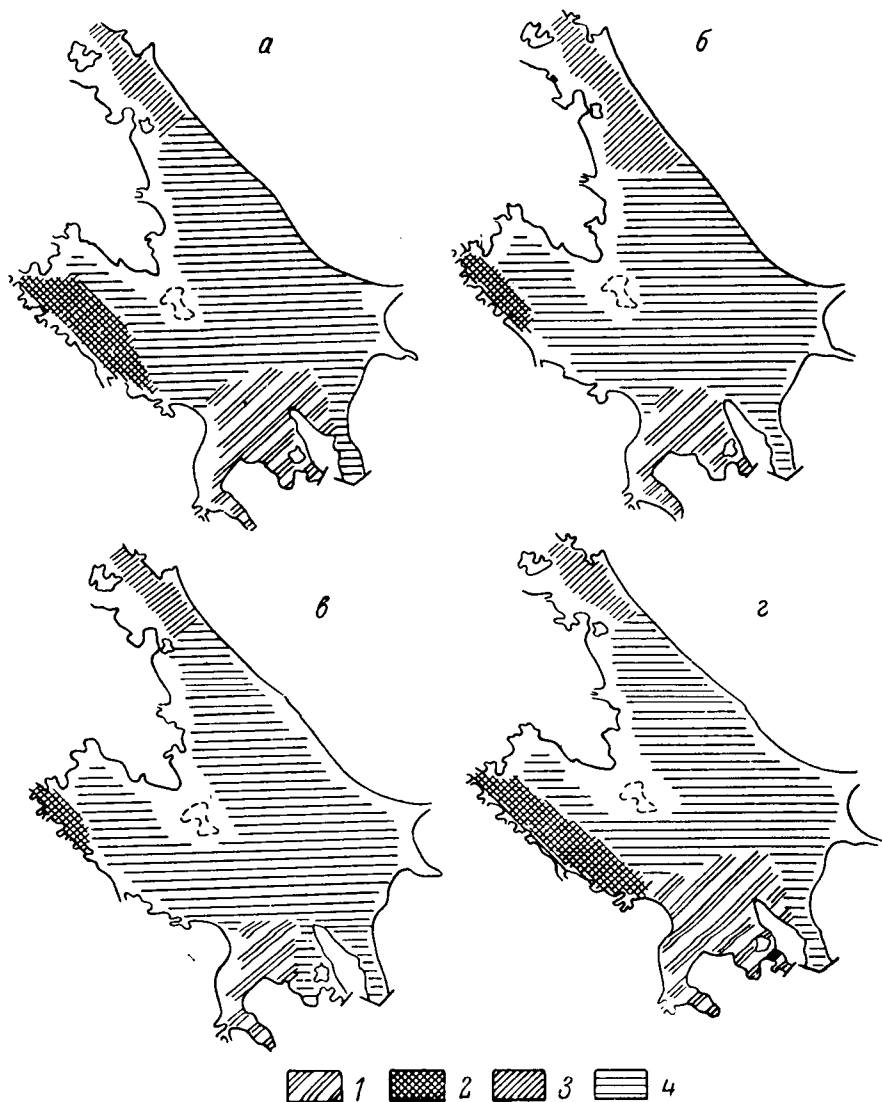


Рис. 8. Распределение водных масс в водохранилище весной (а), летом (б), осенью (в) и зимой (г).

1 — волжская водная масса; 2 — моложская; 3 — шекснинская; 4 — водная масса водохранилища.

Используя химические и физические характеристики вод, удалось установить, что в Рыбинском водохранилище водные массы различного происхождения отчетливо прослеживаются в течение всего года (Буторин, 1969). Наиболее легко выделяются воды Волги, Мологи, Шексны и центральной части водохранилища (табл. 14). Основные водные массы в годовом цикле занимают вполне определенные районы водохранилища (рис. 8).

Некоторые характеристики водных масс Рыбинского водохранилища в весенний период

Водная масса	№№ станций	Температура, °С		Электропроводность, ом ⁻¹ см ⁻¹		Гидрокарбонаты, мг-экв./л		Жесткость, мг-экв./л		Цветность, град.		Прозрачность, см
		поверх-ность	дно	поверхность	дно	поверх-ность	дно	поверх-ность	дно	поверх-ность	дно	
1960 г.												
Шекснинская	23	8.00	8.00	92·10 ⁻⁶	93·10 ⁻⁶	0.71	0.69	1.09	1.09	70	70	90
	24	6.30	6.10	78·10 ⁻⁶	79·10 ⁻⁶	0.58	0.58	0.97	0.89	60	65	110
	25	4.00	3.80	79·10 ⁻⁶	80·10 ⁻⁶	0.58	0.59	0.95	0.88	55	50	90
Моложская	36	10.10	10.20	97·10 ⁻⁶	97·10 ⁻⁶	0.80	0.79	1.10	1.08	60	60	—
	37	10.00	10.09	95·10 ⁻⁶	95·10 ⁻⁶	0.82	0.82	1.14	1.15	60	60	100
	38	9.20	8.41	88·10 ⁻⁶	89·10 ⁻⁶	0.72	0.72	1.03	0.95	65	60	80
Волжская	1	8.10	7.90	114·10 ⁻⁶	110·10 ⁻⁶	0.91	0.90	1.16	1.14	35	35	90
	2	7.80	7.60	109·10 ⁻⁶	109·10 ⁻⁶	0.91	0.89	1.20	1.15	45	38	90
	7	7.40	7.23	104·10 ⁻⁶	106·10 ⁻⁶	0.91	0.90	1.12	1.07	35	35	95
Главного плеса	10	4.20	3.95	241·10 ⁻⁶	244·10 ⁻⁶	2.15	2.17	2.43	2.48	25	23	150
	33	4.30	4.30	211·10 ⁻⁶	212·10 ⁻⁶	1.80	1.81	2.06	2.06	25	20	130
	34	3.40	3.20	272·10 ⁻⁶	272·10 ⁻⁶	2.39	2.42	2.48	2.73	30	40	180
1961 г.												
Шекснинская	23	6.60	2.20	105·10 ⁻⁶	107·10 ⁻⁶	0.65	0.72	1.29	1.76	70	70	110
	24	2.00	2.10	128·10 ⁻⁶	136·10 ⁻⁶	0.68	0.88	1.89	1.66	40	30	100
	25	2.40	2.70	171·10 ⁻⁶	206·10 ⁻⁶	1.18	1.32	1.98	2.34	60	50	110
Моложская	36	10.10	10.20	98·10 ⁻⁶	90·10 ⁻⁶	0.70	0.72	1.36	1.36	70	80	—
	37	9.70	8.90	88·10 ⁻⁶	90·10 ⁻⁶	0.50	0.62	1.15	1.34	75	75	110
	38	9.20	7.10	93·10 ⁻⁶	100·10 ⁻⁶	0.68	0.75	1.52	1.33	70	65	110
Волжская	1	8.50	8.40	117·10 ⁻⁶	110·10 ⁻⁶	0.95	0.95	1.34	1.27	40	40	—
	2	8.60	8.40	115·10 ⁻⁶	116·10 ⁻⁶	1.00	0.95	1.76	1.34	40	40	120
	7	4.80	4.80	127·10 ⁻⁶	127·10 ⁻⁶	1.10	1.18	1.46	1.48	35	35	120
Главного плеса	10	2.60	2.50	226·10 ⁻⁶	227·10 ⁻⁶	1.95	2.05	2.60	2.55	40	40	185
	33	2.00	2.22	216·10 ⁻⁶	215·10 ⁻⁶	1.88	1.88	2.67	2.48	40	40	—
	34	2.20	2.30	198·10 ⁻⁶	198·10 ⁻⁶	1.55	1.70	2.57	2.25	40	40	—

Весной всю южную часть водоема заполняет волжская масса. По ходу ее основного потока в сторону Рыбинской ГЭС она глубоко вклинивается в воды Главного плеса. Граница ее с водной массой собственно водохранилища проходит на северо-западе обычно в районе сел. Горькая Соль, а иногда и западнее его. Отклоняясь к северо-востоку в направлении сел. Всехсвятского, она резко поворачивает севернее мыса Рожновского сначала на юго-восток, а затем почти прямо на юг, приближаясь к восточному берегу водохранилища.

Моложская масса весной располагается в западной части водохранилища, придерживаясь бывшего русла Мологи, и отчетливо прослеживается до района пос. Брейтово и южнее его. Она заполняет значительную часть мелководья к северо-западу от русла Мологи. Граница ее с водной массой Главного плеса водохранилища проходит на северо-востоке по мелководью затопленной долины Мологи, а на юге около сел. Борисоглеб. Весенняя граница раздела этих водных масс весьма устойчива по годам. Шекснинская масса занимает северную часть водохранилища. Граница ее с водами Главного плеса проходит обычно в районе дер. Леушино, но в отдельные годы и южнее ее. Большую часть водоема занимает водная масса Главного плеса, представляющая собой в основном трансформированные волжские, моложские и шекснинские воды. В приустьевых участках крупных рек весной иногда прослеживаются местные воды. Так, воды Ухры и Согожи весной подпираются в своих предустьевых участках водной массой Главного плеса водохранилища (рис. 8, а).

Летнее распределение водных масс (рис. 8, б) заметно отличается от весеннего. Волжская масса в связи с уменьшением сбросных расходов Угличской ГЭС занимает в этом сезоне значительно меньший район, чем весной. Границы ее с водами Главного плеса проходят по линии сел. Горькая Соль — мыс Рожновский. В чистом виде она не поступает в сбросной участок водохранилища.

Моложская масса летом прослеживается лишь в районе выхода вод Мологи в расширенную часть водохранилища. Граница ее с водной массой Главного плеса проходит на северо-востоке по мелям левобережной поймы Мологи, а на юге поворачивает к дер. Залужье. В отличие от моложской, шекснинская масса занимает летом больший район, чем весной. Граница ее с водами Главного плеса водохранилища сдвинута в этом сезоне на юг и проходит в отдельные годы в районе сел. Ягорба.

Иногда в летний период бывают ясно заметны модификации некоторых водных масс. Как уже отмечалось (Буторин, 1969), вследствие преобладания в исходных массах поверхностно-склоновых, почвенно-грунтовых и грунтовых вод характеристики водных масс водохранилища, особенно в период перехода от одного вида питания рек к другому, заметно меняются. В результате отдельные объемы водной массы приобретают различные свойства (Эдельштейн, 1965).

Несмотря на интенсивное перемешивание водных масс в осенний период, полного смешения их не происходит (рис. 8, в). Волжская масса осенью занимает район водохранилища к югу от затопленного г. Мологи. Граница ее с водной массой Главного плеса водохранилища проходит на севере в районе указанного пункта и, не достигая мыса Рожновского, резко поворачивает на юг. Осенью происходит дальнейшее сокращение площади, занимаемой волжской массой. В этот сезон сокращается площадь и моложской водной массы. Граница ее с водами Главного плеса водохранилища смещается на запад, и она прослеживается практически лишь в районе Первомайских островов, по которым и проходит граница между этими двумя водными массами.

Шекснинская масса осенью отмечается только на севере соответствующего участка водохранилища. Граница ее с водами Главного плеса прохо-



Каменистое (восточное) побережье водохранилища. Размытая донная морена максимального оледенения. Фото В. А. Экзерцева.



Берег с валунами. Волжский плес. Фото В. А. Экзерцева.



Обнажение мезозойских (юрских) песчаников у сел. Глебово. Волжский плес.
Фото В. А. Экзерцева.

дит в районе сел. Мяксы. Таким образом, районы водохранилища, занимаемые волжской, моложской и шекснинской водными массами, осенью резко сокращаются и весь центр водоема с примыкающими к нему участками по долинам крупных рек заполняет водная масса Главного плеса. Так, в этом сезоне она отжимает волжскую массу от западного берега Каменниковского полуострова и занимает значительный район водоема, примыкающий к Переборскому заливу и сам залив.

Картина распределения водных масс резко меняется зимой (рис. 8, з). Волжская масса сильно вклинивается в Главный плес водохранилища. Граница ее на западе проходит в районе сел. Леонтьевского, на севере приближается к сел. Наволок, а около сел. Всехсвятского круто поворачи-

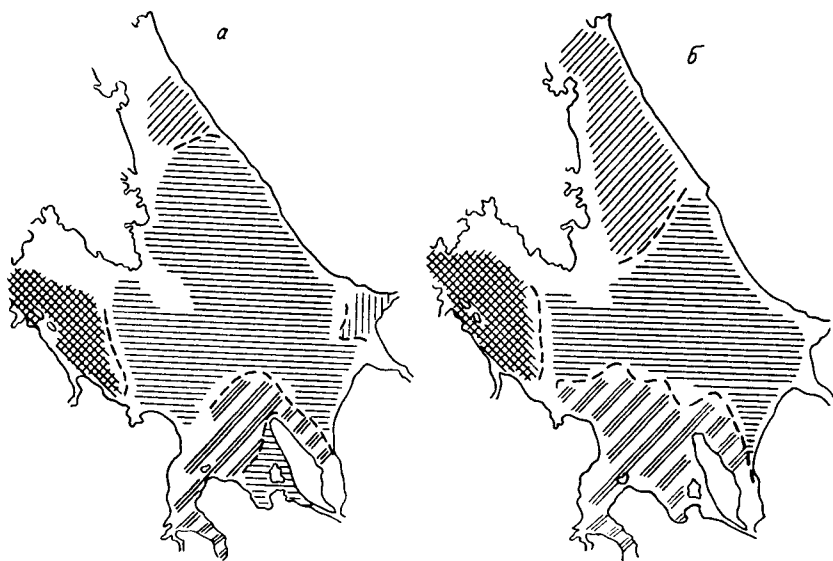


Рис. 9. Распределение водных масс в водохранилище 9 мая 1960 г. (а) и 12 мая 1962 г. (б).

Остальные обозначения те же, что на рис. 8.

чивает на юг в сторону мыса Рожновского. Зимой волжская масса заполняет весь южный участок водохранилища к западу от Каменниковского полуострова, включая Переборский залив. Моложская масса проникает вдоль западного берега водохранилища на юго-восток до сел. Леонтьевского, где и соприкасается с волжскими водами. В этом сезоне она занимает также значительную часть мелководья к северо-востоку от русла Мологи в направлении Центрального мыса. Обширный район водохранилища по Шексне заполнен шекснинской водой. Граница ее с основной водной массой водохранилища проходит в районе дер. Леушино, а в отдельные годы значительно южнее. Как и весной, в приустьевых участках крупных притоков прослеживаются воды последних. Особенно это заметно близ устьев Ухры и Согожи.

Несмотря на то что представленная картина распределения водных масс водохранилища по сезонам из года в год в основном повторяется, расположение их в отдельные сезоны в зависимости от особенностей года может несколько меняться. В маловодном 1960 году весной (рис. 9) границы водных масс фактически совпадали с обычным положением их в данном сезоне (рис. 8, а). Особенность этого года заключалась лишь в том, что волжская масса, вклиниваясь в воды Главного плеса, изолировала часть

их в районе Переборского залива. В многоводном 1962 году картина была несколько иная. Если положение моложской массы оказалось близко к среднему, то граница волжской заметно сдвинулась к северу, а положение шекснинской массы существенно отличалось от представленного на рис. 8, а. В результате поступления большого объема вод Шексны в этом году граница шекснинской массы сместилась далеко на юг и она заполнила весь участок водохранилища к северу от линии Центральный мыс — сел. Гаютино.

Таким образом, в общих чертах сезонное распределение водных масс в Рыбинском водохранилище таково. Весной значительные районы водохранилища, прилегающие к речным участкам Волги, Мологи и Шексны, заполнены волжской, моложской и шекснинской водными массами. В летне-осенний период районы, занимаемые этими массами, постепенно уменьшаются, и осенью они прослеживаются лишь в местах выхода в озеровидную часть водохранилища. Зимой эти массы постепенно вытесняют воды Главного плеса и к концу зимы снова занимают обширные пространства водоема по затопленным долинам соответствующих рек. Пространственное распределение водных масс в водоеме позволяет определить их объемное соотношение. Пример такого расчета представлен в табл. 12. Имея эти данные, можно установить роль различных водных масс в тепловом и солевом балансе водохранилища, участие их в формировании химизма его вод.

Несмотря на мелководность водохранилища, в некоторых его районах прослеживается неоднородность водной толщи по вертикали (табл. 13).

Т а б л и ц а 12

Площадь и объем водных масс водохранилища (в %)

Дата съёмки	Характеристика водохрани- лища на день съёмки			Волжская		Моложская		Шекснин- ская		Централь- ной части	
	уровень от НПУ, м	площадь, км ²	объём, км ³	площадь, км ²	объём, км ³	площадь, км ²	объём, км ³	площадь, км ²	объём, км ³	площадь, км ²	объём, км ³
1960 г.											
9 V	—1.83	3762	18.68	12	10	15	14	16	11	57	65
3 VII	—1.50	3910	19.94	15	11	17	17	25	18	43	54
28 VII	—2.15	3618	17.45	7	7	4	3	12	9	77	81
4 X	—2.35	3528	16.76	4	4	4	3	13	9	79	84
27 X	—2.53	3447	16.15	5	4	4	3	15	11	76	82
1961 г.											
14—24 II	—2.35	3528	16.76	10	10	16	15	12	8	62	67
17—24 III	—2.55	3438	16.08	10	10	16	14	15	11	59	65
12 V	—0.13	4583	25.71	14	14	15	12	17	11	54	63
8 VI	+0.11	4715	26.87	15	18	15	13	21	16	49	53
3 VIII	—0.20	4545	25.38	4	3	4	3	6	4	86	90
10 X	—0.72	4285	23.14	4	4	4	3	12	7	80	86
13—15 XI	—1.17	4060	21.21	3	4	5	3	—	—	—	—
25—28 XII	—1.95	3708	18.22	8	9	5	3	—	—	—	—
1962 г.											
30 I—7 II	—2.72	3361	15.51	9	10	6	5	—	—	—	—
29 III—6 IV	—3.92	2824	11.79	16	16	9	8	—	—	—	—
12 V	—0.19	4550	25.42	15	16	15	13	29	24	41	47
6 VIII	—0.15	4572	25.61	12	11	10	6	13	10	65	73
4 XI	—0.69	4300	23.27	8	4	6	4	16	10	70	82
1963 г.											
30 I—6 II	—3.00	3370	15.58	15	14	7	5	14	9	64	72
18—20 IV	—3.57	2980	12.81	20	29	6	4	—	—	—	—
14 VI	—1.50	3910	19.94	12	12	17	17	23	19	48	52

Соотношение водных масс на разных станциях

№№ станций	Район наблюдений	Водная масса			
		волж- ская	молож- ская	шекснин- ская	центральной части

12 мая 1961 г.

7 поверхность	Волжский плес	90	0	0	10
12 поверхность	Главный плес	72	0	0	28
12 дно		38	0	0	62
25 поверхность	Шекснинский плес	0	0	63	37
25 середина		0	0	55	45
25 дно					
43 поверхность	Моложский плес	0	33	0	67
43 дно		0	14	0	86
47 поверхность		0	91	0	69

11—15 апреля 1964 г.

7 поверхность	Волжский плес	68	0	0	32
7 середина		75	18	0	7
7 дно		73	20	0	7
10 поверхность	Главный плес	3	10	0	87
10 середина		23	20	0	57
10 дно		42	30	0	28
47 поверхность	Моложский плес	69	19	0	12
47 середина		62	0	0	38
47 дно		47	40	0	13

Наиболее четко она проявляется в конце зимы и ранней весной. Так, зимой в юго-западной части водоема, где происходит смешение волжской и моложской вод с водами Главного плеса, соотношение различных водных масс следующее. В районе затопленного г. Мологи преобладают волжские воды, содержание их обычно превышает 60%, а в отдельные годы в поверхностном слое достигает 90%. На моложскую воду и воды Главного плеса приходится около 40%, причем доля их участия в формировании вод этого района примерно одинакова. С выходом волжского потока в открытую часть водохранилища содержание волжской воды быстро уменьшается и у сел. Наволок оно колеблется от 4% на поверхности до 40% у дна. Здесь преобладает водная масса Главного плеса водоема.

Сложную картину представляет собой вертикальное распределение вод в районе соприкосновения моложских и волжских вод и по ходу Шекснинского потока (рис. 10). Так, у сел. Горькая Соль в поверхностном слое 30% составляют воды моложские и Главного плеса, а 70% приходится на волжскую. Процентное содержание моложской воды несколько выше, чем вод Главного плеса. В придонном слое на обе эти водные массы падает 50% и столько же на волжскую. Уже из анализа распределения и сезонной динамики водных масс водохранилища выявляются некоторые особенности их перемещения. Интенсивность и особенности переноса вод более всего определяются режимом течений и регулированием стока.

Для режима скоростей течения характерно возрастание их по длине водохранилища к зоне выклинивания подпора. Четко наблюдается увеличение скорости течений во время весеннего наполнения и зимней сработки водохранилища и уменьшение их во время летне-осенней межени. Особенно сложен скоростной режим вблизи гидроэлектростанций, где он определяется в основном режимом работы последних. Так, с началом работы Угличской ГЭС на волжском участке водохранилища возникает стокое течение, скорость которого иногда весьма значительна. С прекра-

щением ее работы уровень в нижнем бьефе понижается, образуются отрицательные уклоны водной поверхности и вода из Главного плеса поступает в сторону Угличской ГЭС, создавая обратные течения. Аналогичная картина наблюдается и в верхнем бьефе Рыбинской ГЭС (Буторин и Литвинов, 1963; Литвинов, 1968).

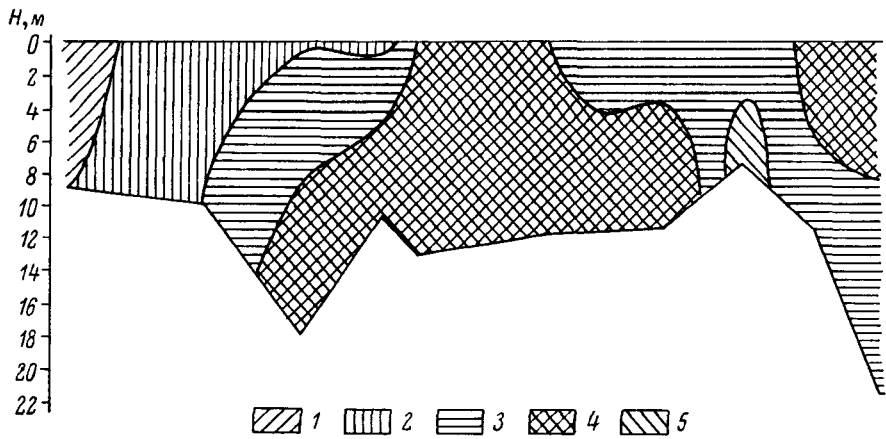


Рис. 10. Распределение водных масс по ходу Шекснинского потока.

1 — шекснинская водная масса; 2 — смесь шекснинской воды с водами центральной части (шекснинские воды > 50%); 3 — смесь вод центральной части с шекснинской или волжской и местной водой (вод центральной части > 50%); 4 — воды центральной части; 5 — смесь волжской воды с водами центральной части (волжской воды > 50%).

Схема движения основных потоков в Рыбинском водохранилище для зимнего периода (рис. 11) дает представление о характере переноса вод и выявляет хорошо- и слабопроточные районы водоема. Зимняя циркуляция водных масс в водохранилище при отсутствии ледяного покрова в значительной степени усложняется наложением ветровых и связанных с ними компенсационных течений. Если перемещение вод на речных участках при открытой водной поверхности сохраняет свои особенности, то в Главном плесе их перенос определяется в основном ветровыми течениями. Даже при слабых неустойчивых ветрах здесь отмечается значительная подвижность поверхностных вод (Литвинов, 1966). Скорость и направле-

Т а б л и ц а 14

Скорость и направление ветра и течения в Главном плесе
(по Литвинову, 1966)

Время, час. мин.	Горизонт, м	Ветер		Течение	
		скорость, м/сек.	направле- ние, град.	скорость, м/сек.	направле- ние, град.
11 10	0—0.8			4.6	150
11 50	2.0—2.8	4.0	330	1.7	300
11 50	6.0—6.8			2.0	350
11 50	0—0.8			5.0	175
12 30	2.0—2.8	5.0	360	3.8	310
12 30	6.0—6.8			4.6	350
12 30	0—0.8			12.0	245
13 15	2.0—2.8	7.0	130	8.1	315
13 15	6.0—6.8			10.4	357
14 30	0—0.8			12.1	318
15 30	2.0—2.8	7.8	120	7.3	310
15 30	6.0—6.8			1.0	290

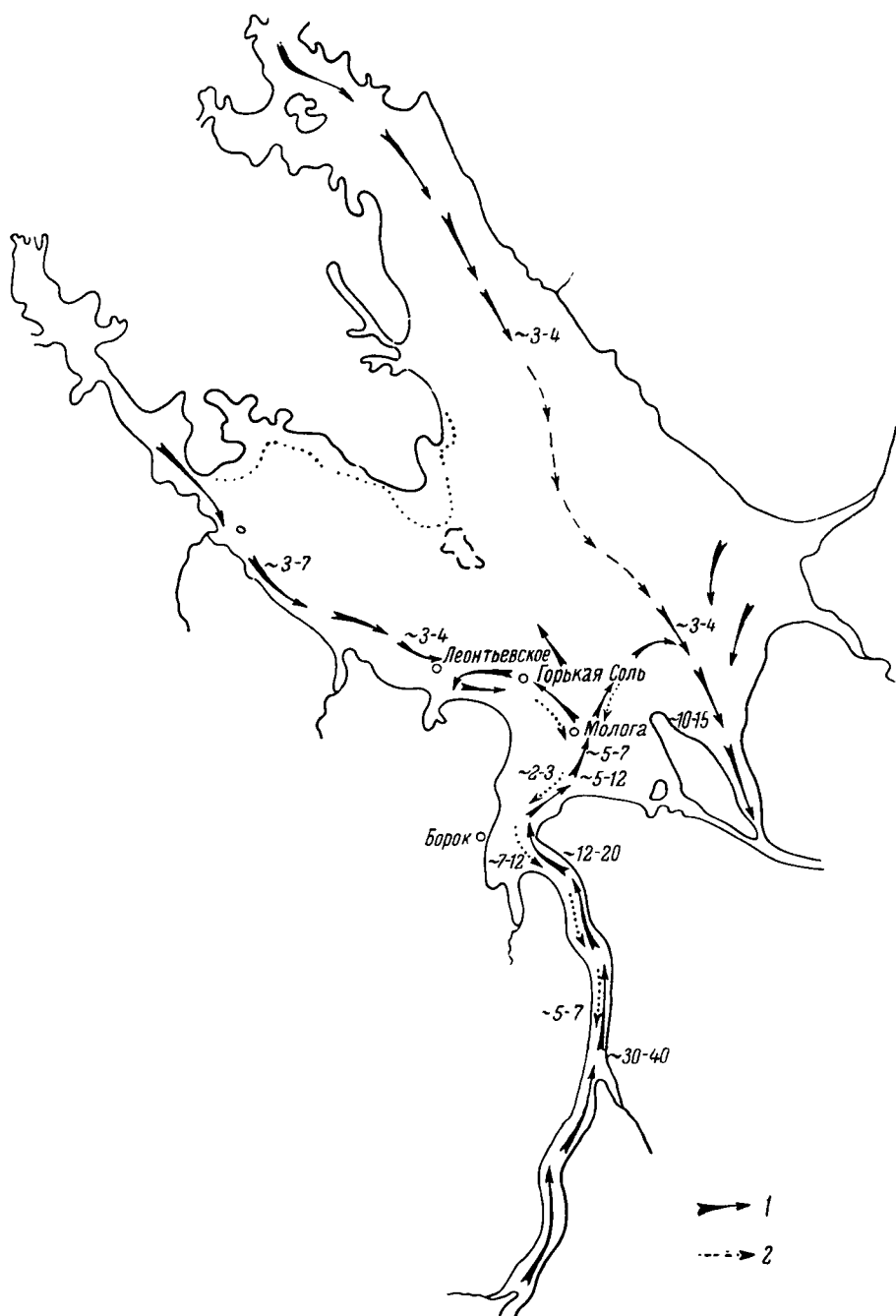


Рис. 11. Схема течений водохранилища в зимний период.

1 — течение в сторону Рыбинской ГЭС; 2 — течение в обратном направлении. Цифрами обозначены скорости течения (см/сек.).

ние ветрового перемещения водных масс зависят от характера ветра, поэтому их величины весьма изменчивы (табл. 14).

При перемещении из одного района водохранилища в другой, а также с течением времени первоначальные свойства водной массы изменяются. Она становится более теплой или холодной, возрастают или уменьшаются ее цветность, мутность, электропроводность; еще менее консервативен газовый состав. Одним словом, водные массы трансформируются (Буторин, 1969).

Изменение физико-химических характеристик вод обуславливается прежде всего их перемещением под влиянием течений и под воздействием метеорологических факторов. В обоих случаях существенную роль в изменении свойств водных масс играет турбулентный обмен. Кроме того, изменение ряда характеристик водных масс связано с химической активностью фитопланктона и микроорганизмов. Эти процессы ведут к формированию определенного состава водной среды и донных отложений и, следовательно, оказывают влияние на трансформацию вод.

Трансформация речных вод в Рыбинском водохранилище настолько значительна, что они теряют свою индивидуальность. В результате их смешения и под действием биологических процессов в водохранилище формируется новая водная масса, отличная по своим свойствам от исходных.

ТЕРМИКА

Температурный режим Рыбинского водохранилища характеризуется следующими чертами. Весеннее повышение температуры воды начинается еще под льдом. Наступление положительных температур воздуха во второй половине марта, а в отдельные годы в начале апреля сопровождается таянием снега в бассейне и на акватории водоема, увеличением притока талых вод, разрушением ледяного покрова и повышением температуры воды. Раннее вскрытие водохранилища происходит между 18 и 29 апреля, а позднее от 30 апреля до 8 мая. Очищение водоема от льда происходит в разных его частях разновременно: раньше в речных участках, позже — в Главном плесе. Полное очищение от льда обычно наблюдается в первой половине мая.

Соответственно разновременно происходит и прогрев водохранилища весной. Разность температур воды у кромок льда и на свободных от льда участках речных плесов достигает иногда 8—9°. Различия в температуре воды по акватории водоема сохраняются длительное время и после полного его очищения. В это время наиболее теплые воды половодья заполняют подпертые речные участки крупных и малых рек. По мере продвижения их к центру водохранилища температура воды быстро понижается. Главный плес водоема ранней весной занят холодными зимними водами, температура которых в несколько раз ниже температуры воды речных потоков. Здесь в местах таяния остатков льда наблюдается минимальная температура воды. Характерное для весны распределение температуры в поверхностных и придонных слоях воды представлено на рис. 12.

Весной при смешении теплых вод половодья и холодных зимних создаются зоны высоких горизонтальных и вертикальных температурных градиентов. Вертикальный градиент достигает 1° на 1 м, а горизонтальный — около 1° на 1 км (Буторин и Курдина, 1965). В зависимости от условий года абсолютные значения температуры воды могут быть различными, но отмеченные особенности распределения ее по площади и глубине водоема сохраняются (табл. 15). В процессе прогрева водохранилища обычно наблюдается температурное расслоение его водной толщи. В отдельных случаях эта стратификация весьма значительна. Так, С. Н. Тачалов (1959) отмечает, что за время с 1947 по 1958 г. разность температуры по вертикали



Рис. 12. Распределение температур в поверхностном (а) и придонном (б) слоях водохранилища 8 июня 1961 г.

Температура воды (°C) Рыбинского водохранилища

Сезон и дата		Волжский		Моложский		Шекснинский		Главный плес			
		поверх- ность	дно	поверх- ность	дно	поверх- ность	дно	поверх- ность	дно	поверх- ность	дно
Весна	9/V 1960	7.9	7.6	9.1	8.4	8.0	8.0	4.3	4.0	3.4	3.2
	12/V 1961	8.6	8.4	9.2	7.1	6.6	2.2	2.6	2.5	2.2	2.3
	12/V 1962	9.2	8.9	9.2	10.0	8.6	8.8	6.0	5.4	7.6	5.3
	15/V 1964	8.6	8.5	12.2	12.3	10.8	10.9	6.4	4.2	5.4	5.4
Лето	25/VII 1960	24.0	19.9	23.5	22.8	23.2	23.0	23.7	22.9	23.4	21.4
	3/VIII 1961	21.4	19.7	20.9	19.8	21.0	21.0	21.4	20.0	21.5	19.8
	6/VIII 1962	17.6	16.4	16.4	19.2	16.8	16.8	18.2	16.4	20.0	18.6
	3/VIII 1963	21.6	20.9	21.7	20.2	21.6	21.2	21.6	20.8	22.4	20.0
	1/VIII 1964	20.0	19.2	19.2	19.2	19.2	19.2	19.5	19.3	20.0	19.6
Осень	4/X 1960	10.1	9.9	8.6	8.6	8.5	8.4	9.5	9.3	9.4	9.4
	10/X 1961	10.2	9.9	9.4	9.5	9.9	9.9	10.0	9.9	9.9	9.8
	3/XI 1962	5.4	5.3	3.8	3.8	3.2	3.3	4.3	4.1	4.3	4.4
	21/XI 1963	1.4	1.5	0.8	1.1	—	—	0.9	1.0	—	—
	3/XI 1964	6.2	6.2	5.6	5.5	4.8	4.8	4.7	4.7	5.2	5.3
Зима	17—24/III 1961	0.0	0.4	0.0	4.2	0.0	1.4	0.0	1.1	0.0	1.7
	28/III—6/IV 1962	0.0	0.2	0.0	0.3	—	—	0.0	1.2	0.0	1.7
	30/I 1963	—	—	0.1	0.8	0.7	1.1	0.0	0.8	—	—
	25/II—3/III 1964	0.0	0.2	0.1	0.8	0.2	1.0	0.1	1.6	—	—

достигала 15°, а градиент ее в слое скачка составлял 7° на 1 м глубины.

Синхронная съемка, выполненная 8 июня 1961 г., показала, что при определенных метеорологических условиях температурное расслоение вод отчетливо прослеживается по всему водохранилищу, причем характер и степень расслоения на разных участках водоема различны. Наблюдается несколько характерных кривых термического расслоения толщи воды (рис. 13). Для большинства станций, расположенных по бывшим руслам рек Волги, Мологи и Шексны, отмечается плавное падение температуры воды с глубиной. Слой температурного скачка на таких участках отсутствует или выражен очень слабо. С приближением к Главному плесу расслоение водной толщи усиливается и слой температурного скачка намечается более отчетливо. В Главном плесе разность между температурой воды на поверхности и у дна достигает максимальных значений — 10°, а в отдельных случаях более 15°.

Количественными показателями стратификации вод на отдельных участках водохранилища в это время служат температурные градиенты, рассчитанные для всей толщи воды (рис. 14). Наибольшие их значения отмечаются на востоке Главного плеса, где отчетливо прослеживается слой скачка. Наиболее резкое изменение температуры наблюдается в слое воды от 2 до 3 м (Буторин, 1962). Температурное расслоение вод водохранилища, как правило, непродолжительно. При обширной акватории водоема оно нарушается ветром. Ветровое перемешивание, нарушая стратификацию, способствует быстрому перераспределению тепла по глубине, и к концу весны вся масса вод прогревается примерно до 15—20°.

В начале лета температуры поверхностного и придонного слоев близки. Если температура верхнего 2-метрового слоя воды в летний период колеблется от 20 до 23°, то в придонных горизонтах она изменяется в пределах 18—22°, а на поверхности от 21 до 27°. Максимальные температуры отмечаются в речных участках вблизи мелководий и на мелководьях

междуречья. Время их наступления колеблется от конца июня до первой половины августа.

Во второй половине августа начинается интенсивное охлаждение водоема. Понижение температуры происходит довольно равномерно во всей толще воды. В среднем падение температуры на поверхности составляет за сутки 0.2° , достигая в отдельных случаях 0.5° (Рутковский, 1963). За два осенних месяца температура воды снижается в среднем от $16-17$ до $3-5^{\circ}$. Горизонтальное распределение температуры в начале осени характеризуется гомотермией по всему водоему, но уже в это время намечается некоторое понижение ее к речным участкам Шексны, Мологи и малых рек. В дальнейшем в результате выхода мелководий горизонтальная неоднородность температуры увеличивается. Температура воды Главного плеса и волжского потока в конце осени на $1-2.5^{\circ}$ выше, чем на остальных участках водоема.

Характер горизонтального и вертикального распределения температуры воды по акватории и средние ее температуры по вертикали в период замерзания определяются предшествовавшими и сопутствующими метеорологическими условиями. Температурная съемка, выполненная в ноябре 1961 г., выявила значительные различия в температуре воды отдельных участков в период замерзания водохранилища (табл. 16). Наиболее низкие значения наблюдались в районе Городка, что обусловлено поступлением шекснинской воды, температура которой в этот период значительно ниже таковой водохранилища. Низкая температура воды отмечалась и у Первомайских островов в Моложском плесе. Кроме двух указанных районов, средняя температура воды на большинстве выполненных станций превышала 2° . В Волжском плесе наблюдался редкий случай ледостава при относительно высокой средней температуре водной массы. Высокая температура воды отмечалась и в Главном плесе, в районе сел. Всехсвятского, а максимальная — у сел. Леонтьевского, где средняя температура по вертикали равнялась 3.36° . Общее представление о распределении средней температуры воды в водохранилище в период его замерзания дают изотермы (рис. 15).

На большей части акватории водохранилища наблюдалась хорошо выраженная обратная температурная стратификация. На участках, покрытых льдом, относительно низкая температура воды на поверхности повышается с глубиной и ко дну достигает максимальных значений (см. табл. 16). В открытой части водохранилища при отсутствии ледяного покрова разность температур ее поверхностных и придонных горизонтов не превышает 0.3° .

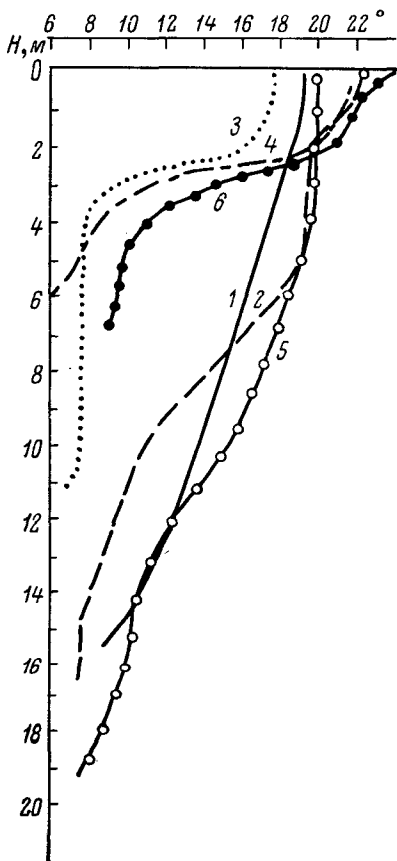


Рис. 13. Вертикальное распределение температуры в водохранилище 8 июня 1961 г.

1 — ст. 2; 2 — ст. 7; 3 — ст. 14; 4 — ст. 34; 5 — ст. 6; 6 — ст. 10.

Средняя многолетняя дата начала ледостава в Главном плесе 20 ноября, самая ранняя — 8 ноября, а самая поздняя — 3 декабря (Колкутин и Тачалов, 1968). Речные плесы замерзают несколько раньше. После замерзания водохранилища характер распределения температуры его воды изменяется. Наиболее низкая температура зимой наблюдается в речных

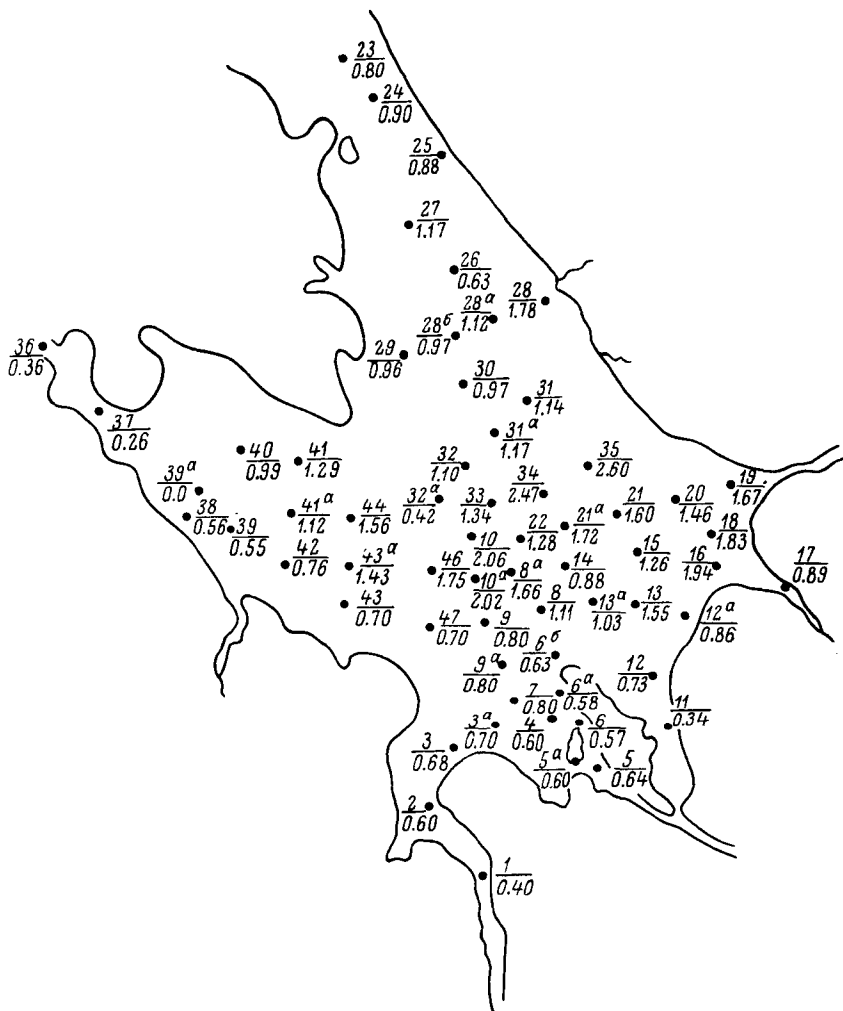


Рис. 14. Градиенты температуры воды (знаменатель) на станциях (числитель) в водохранилище 8 июля 1961 г.

потоках Волги, Мологи и Шексны, где она в течение всей зимы бывает ниже 1° . С выходом этих потоков в открытую часть водохранилища и уменьшением скорости течения температура воды заметно повышается. Так, в шекснинском потоке уже в районе сел Вичелова и Ягорбы она, как правило, выше 1° . В Главном плесе температура весьма неоднородна и сильно колеблется по годам. В наиболее холодные зимы температура придонного слоя воды практически не превышает 1° . В отдельные годы в придонных горизонтах малопроточных участков наблюдаются температуры, превышающие 4° .

Общей закономерностью изменения температуры воды зимой является систематическое понижение ее на проточных участках и повышение

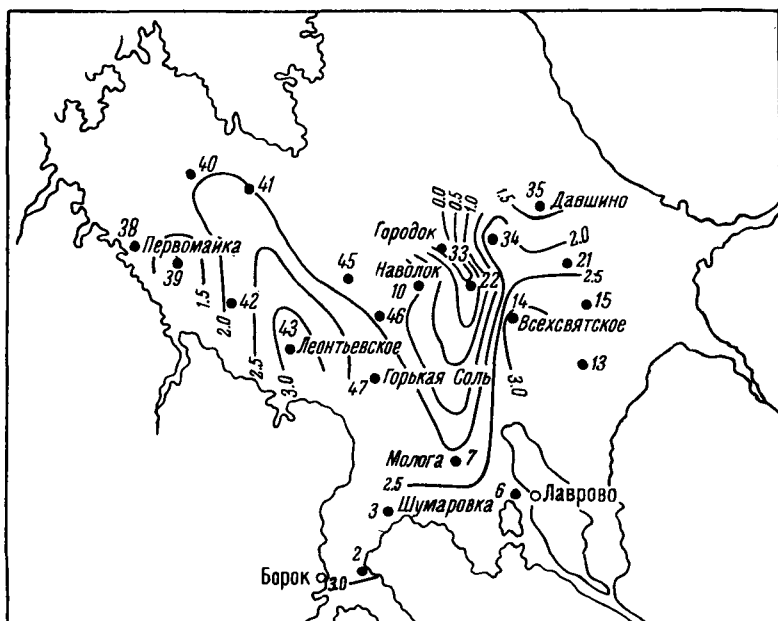


Рис. 15. Изотермы средней температуры воды в водохранилище 13—15 ноября 1961 г.

Цифры у точек — номера станций.

на слабопроточных. Так, с февраля по март 1959 г. у г. Мологи температура придонного слоя воды понизилась от 0.7 до 0° , а в Моложском потоке

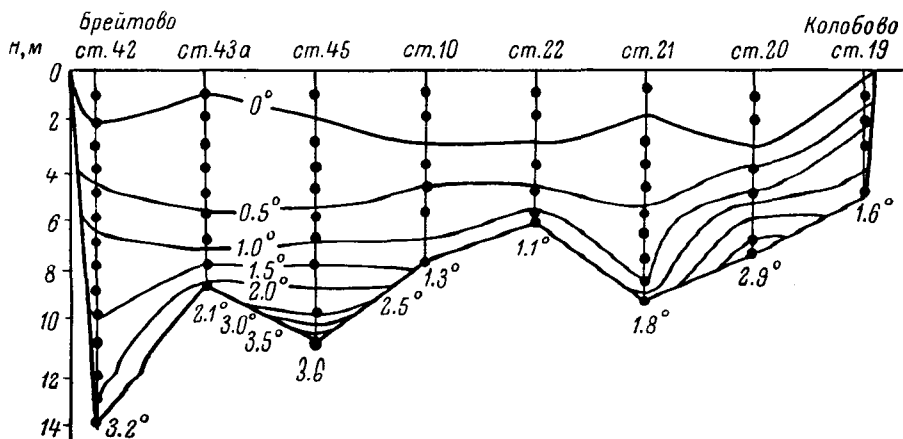


Рис. 16. Распределение температуры в глубоководной части водохранилища по разрезу пос. Брейтово—дер. Колобово 25—29 декабря 1961 г.

у Первомайских островов — с 0.7 до 0.3° . За то же время у Центрального мыса она повысилась с 0.6 до 2.0° , а на русле Яны — с 3.7 до 4.9° (Бакастов, 1960, 1965). В этих районах устанавливается обратная страти-

фикация температуры, причем зоной температурного скачка в большинстве случаев является придонный слой. Общее представление о распре-

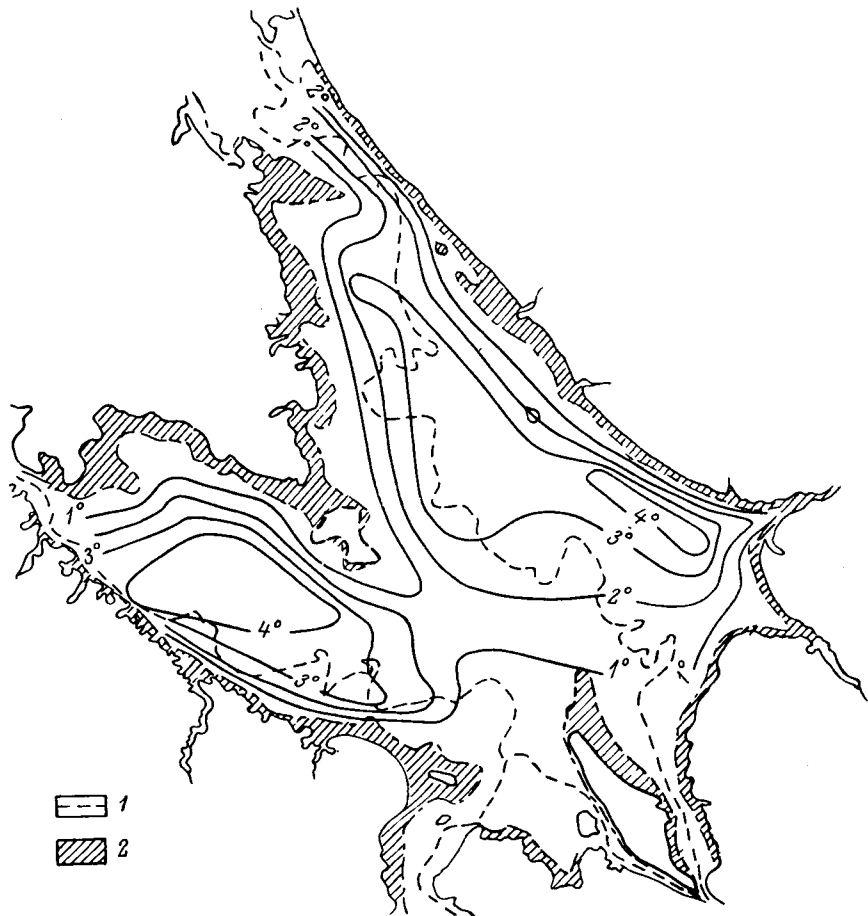


Рис. 17. Температура дна водохранилища в марте 1961 г. (Бакастов, 1965).
1 — затопленные русла рек; 2 — осушная зона.

делении температуры воды зимой в Главном плесе дает рис. 16, а придонных температур по всей акватории рис. 17.

Таблица 16

Температура воды 13—15 ноября 1961 г. (°C)

Глубина, м	Номера станций										
	2	3	6	7	10	13	14	15	21	22	33
0.5	0.50	2.80	2.80	1.80	1.60	3.20	3.10	3.20	2.20	0.02	0.0
2.0	1.15	—	2.76	—	1.60	—	3.10	3.24	2.30	0.02	0.0
5.0	2.95	2.63	2.82	1.80	1.60	—	—	—	2.50	0.03	0.0
10.0	3.35	2.72	2.80	2.23	—	—	—	—	—	—	—
15.0	—	—	2.80	—	—	—	—	—	—	—	—
Дно	3.78	3.70	2.85	2.90	1.80	3.22	3.42	3.22	2.50	0.03	0.10
Средняя температура по вертикали	2.98	2.84	2.83	2.15	1.62	3.22	3.14	3.21	2.44	0.02	0.00

Таблица 16 (продолжение)

Глубина, м	Номера станций										
	34	35	38	39	40	41	42	43	45	46	47
0.5	2.40	1.30	0.80	0.50	2.21	1.92	1.80	3.30	1.71	2.00	1.70
2.0	2.40	1.30	0.91	0.51	2.36	2.00	1.71	3.30	1.77	1.97	1.72
5.0	2.40	1.40	1.70	1.30	2.38	2.00	1.82	3.40	1.80	1.99	1.81
10.0	—	—	1.88	1.73	—	—	2.50	—	—	—	2.66
15.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2.70
Дно	2.50	—	2.00	1.96	2.40	2.21	2.70	3.50	—	1.93	—
Средняя температура по вертикали	2.40	1.30	1.69	1.21	2.34	2.02	2.09	3.36	1.79	1.97	2.22

Таким образом, анализ температурного режима Рыбинского водохранилища показывает, что в нем наблюдается пространственная дифференциация вод по температуре и более устойчивое, чем в других верхне-волжских водохранилищах, температурное расслоение вод по глубине. Отопляющее влияние вод речного половодья носит локальный характер и не выходит далеко за пределы речных плесов.

ВЗВЕШЕННЫЕ ВЕЩЕСТВА. ФОРМИРОВАНИЕ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ. ЗАИЛЕНИЕ

Источниками поступления взвешенных веществ в Рыбинское водохранилище, а следовательно, и факторами, определяющими накопление и состав донных отложений, являются сток взвешенных наносов рек, животные и растительные организмы, населяющие водоем, размыв торфяных сплавин, берегов и дна. Сезонные изменения количества и состава взвесей, поступающих из указанных источников, находятся в тесной связи с физико-географическими условиями водосбора, гидрологическим режимом водоема и особенностями протекающих в нем химических и биологических процессов.

Максимальное количество взвесей в речных плесах наблюдается весной во время поступления в них вод, вызывающих подъем половодья на реках. Первое место по количеству взвесей весной занимает Волжский плес. Максимальное количество взвесей у сел. Коприно в период половодья в 1962 г. достигло 95 мг/л. Величина максимума по длине плеса уменьшается по мере уменьшения скоростей течения и частичного выпадения наиболее крупных фракций взвесей. Однако часть взвесей, приносимых половодьем, проходит через весь плес, и выносится в прилегающие участки Главного плеса. По наблюдениям, сделанным с ледокола 19 апреля 1961 г., на участках Главного плеса, смежных с Волжским, количество взвесей составляло 10 мг/л и в 5 раз превышало таковое в центральной части Главного плеса.

В предполоводный период и после прохождения пика половодья количество взвесей в русловой и пойменной части Волжского плеса одинаково. В период пика половодья в русловой части оно резко возрастает. Следовательно, основная масса взвешенных веществ поступает в плес со сбросами из Угличского водохранилища и образуется в результате русловой эрозии в стрежневой части плеса. На спаде половодья количество взвесей уменьшается и на всем плесе распределение их становится равномерным с небольшим уменьшением по длине плеса.

Значительная залесенность и заболоченность бассейна Мологи ослабляет эрозионные процессы. Максимальное количество взвесей в Моложском плесе (около 20 мг/л) в 3—4 раза меньше, чем в Воляжском. Вследствие хорошей проточности плеса взвеси, приносимые половодьем,

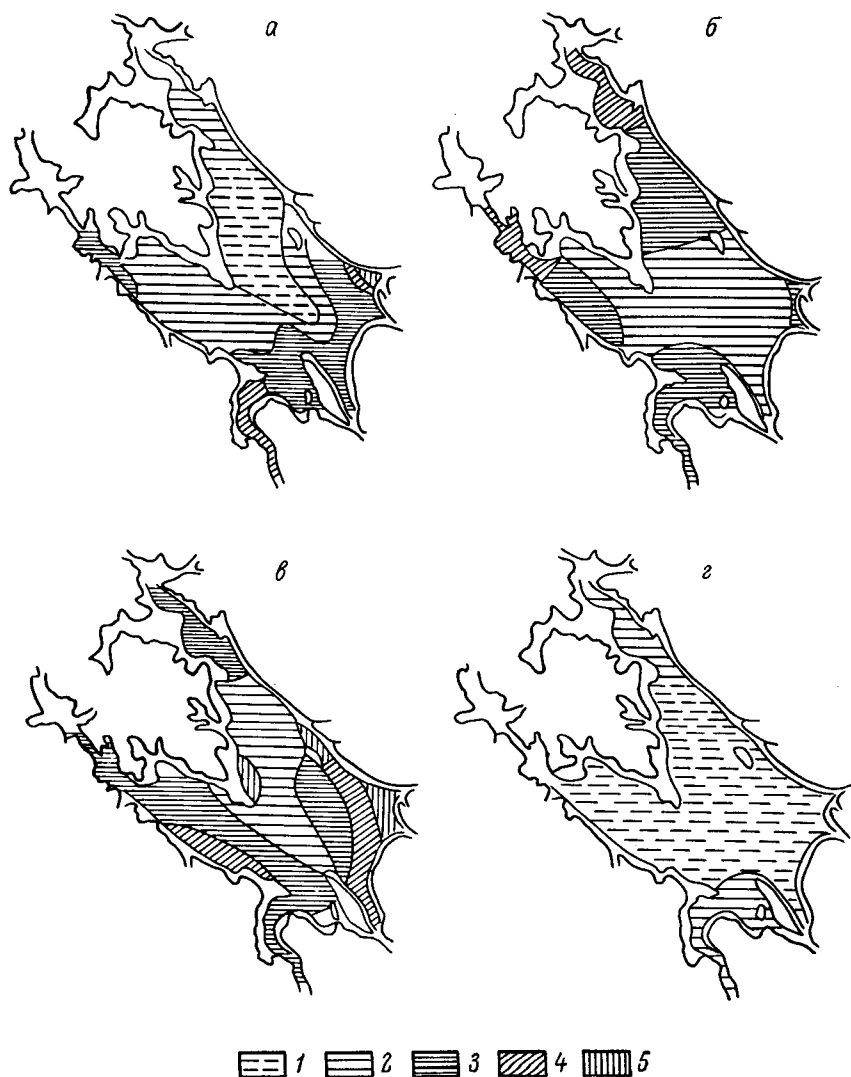


Рис. 18. Распределение взвесей в водохранилище (Зиминова, 1963) весной (а), летом (б), осенью (в) и зимой (г).

1 — 1—2 мг/л; 2 — 2—4 мг/л; 3 — 4—6 мг/л; 4 — 6—8 мг/л; 5 — 8—15 мг/л.

проникают в соседние участки Главного плеса (рис. 18, а). После прохождения половодья количество взвесей в плесе уменьшается в 3—4 раза. Влияние речного половодья на количество взвесей в Шекснинском плесе до создания Шекснинского водохранилища было сравнительно невелико вследствие малой проточности плеса. При средней мутности в апреле у дер. Черная Гряда (верхняя граница плеса) около 40 мг/л максимальное количество взвесей у г. Череповца равнялось 10 мг/л и уменьшалось

в направлении к нижней границе плеса до 4 мг/л. После сооружения Шекснинского водохранилища, аккумулирующего часть весеннего половодья Шексны, средняя мутность вод, сбрасываемых в это время в Рыбинское водохранилище, составляет 4—5 мг/л.

В Главном плесе распределение взвесей весной зависит от степени проникновения речных вод. Во время прохождения волны половодья по Мологе поток мутных воложских вод с количеством взвесей 12—16 мг/л прослеживается в западной части Главного плеса вдоль бывшего русла Мологи (рис. 18, а). В южную часть Главного плеса проникают взвеси, приносимые волжскими водами. Таким образом, юго-западная часть Главного плеса является переходной от мутных речных вод к водам центральной части водоема, где количество взвесей весной незначительно превышает зимние величины и составляет 3—4 мг/л. В результате лишь небольшая часть взвесей, приносимых водами половодья, достигает центральной части водохранилища. С уменьшением проточности речных плесов уменьшается и количество речных взвесей, достигающих Главного плеса. О характере распределения взвесей в Главном плесе на спаде половодья можно судить по материалам синхронной съемки 12 мая 1961 г. (рис. 18, а).

Наблюдения, проведенные весной 1961 и 1967 гг. в водоводах Рыбинской ГЭС, показали, что количество взвесей, сбрасываемых из водохранилища в период его интенсивного наполнения, колеблется в зависимости от соотношения объемов вод различного генезиса в приплотинном участке. Пределы этих колебаний по годам меняются незначительно. Среднее количество взвесей в сбрасываемых водах составляет около 5 мг/л, т. е. превышает величины, наблюдающиеся в это время в центральной и северной частях Главного плеса, но значительно меньше поступающего в водохранилище с речными водами. Весной наиболее отчетливо проявляется роль водохранилища как отстойника.

Летом наименьшие изменения количества взвесей наблюдаются в Волжском плесе (рис. 18, б). Их средние величины за летние месяцы составляют 7 мг/л с колебаниями от 5 до 8.5 мг/л. Распределение взвесей по длине плеса довольно равномерно. В Моложском и Шекснинском плесах их количество изменяется в течение лета. Среднее в Моложском плесе равно 5 мг/л с колебаниями от 3 до 10 мг/л. В водохранилище моложские воды обогащаются автохтонными взвесями. Особенно отчетливо это проявляется в конце лета, в период интенсивного развития фитопланктона. В Шекснинском плесе летом количество взвесей составляет 7 мг/л с колебаниями от 4 до 12 мг/л. На протяжении Шекснинского плеса оно уменьшается примерно в 2 раза. Экспедиционные обследования этого плеса, произведенные летом и осенью 1965 г., показали что после постройки Шекснинской ГЭС количество взвесей в плесе осталось прежним.

Общая тенденция сезонной динамики количества взвесей в Моложском и Шекснинском плесах заключается в постепенном их увеличении к концу лета и началу осени. Объясняется это тем, что, во-первых, к этому времени биомасса руководящих форм фитопланктона в речных плесах достигает максимальной величины и, во-вторых, небольшие повышения уровня воды в притоках, наблюдающиеся в конце лета, сопровождаются увеличением количества взвесей, приносимых реками. Наиболее отчетливо эта особенность сезонных изменений прослеживается в маловодные годы, когда низкий уровень водохранилища обуславливает большую проточность плесов и, следовательно, большее поступление речных взвесей в водоем.

Количество взвесей в центральной части Главного плеса летом колеблется от 2 до 4 мг/л. К концу лета в результате массового развития фитопланктона и усиления ветровой активности оно может увеличиваться

до 6—8 мг/л. Схема летнего распределения взвесей в Главном плесе в тихую погоду представлена на рис. 18, б. Для этого периода характерно уменьшение количества взвесей от участков, граничащих с речными плесами, к центру. Во время летних штормов возможно нарушение такого распределения. Наблюдения над взмучиванием донных отложений показали, что в открытых частях водохранилища наиболее интенсивно этот процесс протекает при ветрах со скоростью более 10 м/сек. (Зиминова, 1966). Продолжительность ветров с такими скоростями в июне—июле обычно невелика. Сильные ветры сменяются периодами затишья и первоначальное распределение взвесей быстро восстанавливается.

Количество взвесей в речных плесах в начале осени не отличается существенно от наблюдающегося в конце лета. В Моложском и Шекснинском плесах конец лета—начало осени характеризуется вторым максимумом количества взвесей. С наступлением заморозков на почве и уменьшением количества наносов, поступающих с водосбора, количество взвесей в речных плесах уменьшается. В Волжском и Моложском плесах в конце октября оно равно 3—4 мг/л, в Шекснинском — 5 мг/л. В речных плесах осенью иногда наблюдается увеличение количества взвесей на границах с Главным. Это отмечается в тот период, когда количество взвесей, приносимых реками, сокращается, а нижние части плесов подвергаются время от времени интенсивному ветровому перемешиванию. В Главном плесе осенью (рис. 18, в) количество взвесей достигает максимума, что обусловлено взмучиванием донных отложений. Распределение взвесей по плесу может значительно варьировать в зависимости от направлений и скоростей господствующих ветров. Для зимнего периода характерны минимальные количества взвесей (1—4 мг/л) и равномерность их распределения по площади водохранилища (рис. 18, г).

Распределение взвесей по глубине в большинстве случаев равномерно. Исключения бывают весной в речных плесах, когда в них наблюдаются отчетливо выраженные стоковые течения и повышенное количество взвесей. Тогда оно увеличивается с глубиной. Иногда неравномерность распределения взвесей отмечается в периоды интенсивного развития фитопланктона, когда их максимум находится в поверхностном горизонте. Такое распределение взвесей в периоды цветения водохранилища при штилевой погоде чаще всего наблюдается в Моложском плесе. Моложские воды бедны взвесями, и при интенсивном развитии фитопланктона разница между количеством взвесей в поверхностном и придонном горизонтах резко увеличивается.

Содержание органического вещества во взвешях изменяется по сезонам от 15 до 90% и составляет в среднем 40 и 50% соответственно для речных и Главного плеса (Зиминова, 1965). Минимальное процентное содержание органического вещества (15—23%) в речных плесах наблюдается весной при поступлении в них вод половодья, несущих большое количество терригенных частиц. В центральной части Главного плеса, куда попадает лишь незначительная часть взвесей, приносимых половодьем, органическое вещество в них составляет около 40%.

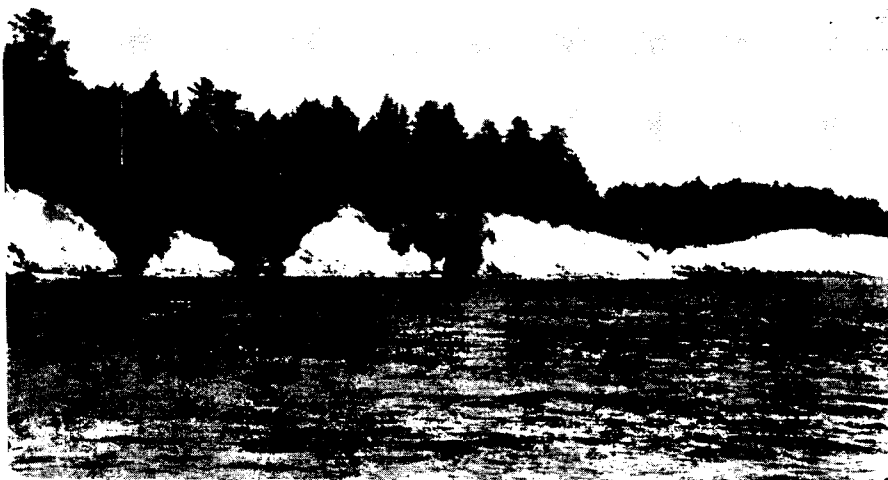
Максимальное содержание органического вещества в летние месяцы также наблюдается в Главном плесе, в поверхностном горизонте которого оно достигает 80%, а в среднем составляет около 60% общего веса взвесей. На втором месте стоят Волжский и Моложский плесы — в среднем 50%. В Шекснинском плесе органическое вещество составляет около 40%. Осенью содержание органического вещества снижается в речных плесах в среднем до 31—33%, а в Главном — до 45%. Это уменьшение вызывается резким сокращением вегетации фитопланктона в речных плесах, а в Главном — взмучиванием донных отложений. Зимой, когда основную роль в питании рек приобретают грунтовые и болотные воды,



Главный плес. Фото В. А. Экзерцева.



Открытая часть Моложского плеса. Фото В. А. Экзерцева.



Песчаный обрыв Волжского плеса против пос. Борок. Фото В. А. Экзерцева.



Песчаный обрыв Волжского плеса выше по течению (бывшее русло р. Волги).
Фото В. А. Экзерцева.

являющиеся источником аллохтонных гумусовых веществ, относительное содержание органического вещества во всех плесах возрастает. Это особенно характерно для Моложского и Шекснинского плесов, бассейны которых более заболочены, чем бассейн Волжского плеса. Органическое вещество составляет в Моложском, Шекснинском и Главном плесах зимой около 60% общего веса взвесей, в Волжском — 45%.

Показателем состава органического вещества взвесей водохранилища по сезонам может служить отношение $\frac{C}{N}$. Летом его величина для взвесей водохранилища колеблется в пределах 9—19. Зимой оно возрастает до 24—44, хотя относительное содержание органического вещества остается близким к летнему. Большая величина отношения $\frac{C}{N}$ для зимних взвесей показывает, что их органическое вещество состоит из трудно-минерализуемых соединений. Зимой количество взвесей и величина осадконакопления очень малы. Основная часть осадочного материала поступает на дно водоема в период, когда он свободен от льда и взвеси менее перегружены трудноминерализуемыми веществами. Поэтому для грунтов водохранилища отношение $\frac{C}{N}$, как правило, ниже, чем для зимних взвесей.

Описанная динамика и состав поступающих в водохранилище и образующихся в нем взвешенных веществ в сочетании с характером и гидродинамической активностью водных масс привели к созданию специфического грунтового комплекса. В. П. Курдин (1959) выделил следующие основные типы грунтов (рис. 19). Участки высокой гидродинамической активности заняли пески. По образованию их можно разделить на русловые, прибрежные и пески открытых пространств. Русловые пески сохранились в верховьях плесов или их сужениях на руслах рек. Здесь стоковые течения в половодье или во время пусков через ГЭС смывают наносы, отлагающиеся в период ослабления проточности участка. Когда скорости течения меньше бытовых, происходит погребение аллювиальных русловых песков более мелкими, поступающими с речным стоком.

Пески прибрежья сформировались при размыве берега волнением. При волновой абразии берега происходит сортировка частиц по крупности. Мелкие частицы удаляются за пределы береговой отмели, крупные песчаные частицы формируют отмель. Размер преобладающей фракции в песках зависит от силы волнения и гранулометрического состава материнской породы. Пески открытых пространств образовались на глубинах, где дно подвержено действию волнения. При этом мелкие частицы вымываются и уносятся, а на поверхности грунта отлагаются частицы, гидравлическая крупность которых при существующих условиях волновой эрозии достаточно велика. Таким образом, на поверхности первичного грунта образуется защитный слой песка, препятствующий дальнейшему размыву. Истый песок отлагается по границам распространения песков и на других обособленных участках, где наблюдается частая и сильная пульсация гидродинамической активности. Кратковременные усиления активности не могут полностью удалить истые частицы, отложившиеся за время ее ослабления.

Песчанистый серый и серый илы делятся на аллювиальные и местные. Аллювиальный серый ил образовался из речных наносов в участках речных плесов, где наблюдается длительное ослабление проточности. При этом речные наносы отлагаются слоем, который не размывается полностью при увеличении скоростей течения. Местные серые илы сформировались из продуктов размыва берегов и ложа водохранилища. В местах их образования гидродинамическая активность всегда мала. Переход-

ный ил составляет связующее звено между серым и торфянистым илом, частицы которых одновременно участвуют в его образовании при наличии обоих источников грунтообразующего материала.

Торфянистый ил образовался из продуктов размыва торфяных сплавин. Торфянистые частицы, обладающие малой гидравлической крупностью, отлагались на участках слабой гидродинамической активности.

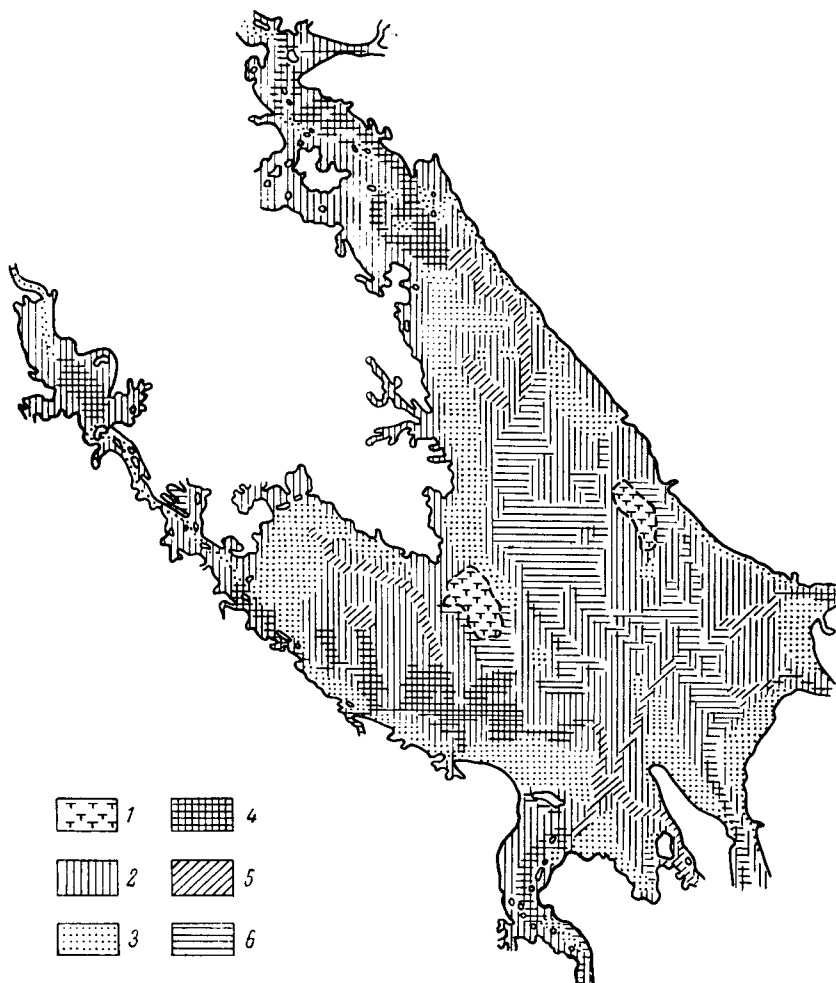


Рис. 19. Схема распределения грунтов Рыбинского водохранилища (Курдин, 1959).

1 — всплывшие торфяники; 2 — почвы; 3 — песок и илистый песок; 4 — песчаный серый и серый ил; 5 — переходный ил; 6 — торфянистый ил.

Затопленные почвы сохранились там, где гидродинамическая активность мала для размыва дна, но достаточна для удаления с его поверхности отлагающихся взвесей. Эти условия создались на защищенных от волнения участках или на открытых пространствах, где воздействие волнения на дно ограничивается существующими глубинами. В прибрежной полосе водоема встречаются валуны. Они наиболее характерны для восточного берега и для мелководья, примыкающего к Каменниковскому полуострову. Классификация грунтов и некоторые их физические характеристики приведены в табл. 17.

Классификация грунтов Рыбинского водохранилища
(по Курдину, 1959)

Тип грунта	Группа грунта	Грунт	Характеристики			
			потеря в весе при прокаливании, %	сумма фракций > 0.01 мм, %	консистенция	цвет
Первичный	Неорганические	Песчаная почва	< 10	< 10	} Очень плотный	Светло-желтый, желтый, светло-серый
	Органические	Супесчаная почва	10—30	10—30		
Трансформированный		Торф	> 70	—	Плотный	Коричневый, темно-коричневый
	Неорганические	Обнаженные почвы	< 3	> 0	Очень плотный	Светло-серый, серый, светло-желтый, желтый, коричневый
		Заболачивающиеся почвы	> 10	> 0	Плотный	Темно-серый, коричневый
	Органические	Разбухшие почвы	> 30	> 30	Пластичный	То же
Вторичный	Неорганические	Песок	< 3	< 5	} Плотный	Светло-желтый, желтый
		Илистый песок	3—10	5—10		
		Песчанистый серый ил	10—20	10—30	Пластичный	Светло-коричневый
		Серый ил	20—30	> 30	Полужидкий	Светло-серый, серый, темно-серый
	Органические	Переходный ил	30—40	> 30	} Полужидкий	Темно-серый с коричневым оттенком Коричневый, темно-коричневый
		Торфянистый ил Отложения из макрофитов	40—70 > 40	> 30 —		

Краткие сведения о химическом составе грунтов приводятся Ю. И. Сорокиным (1959б). По его данным, в богатых органическим веществом торфянистых илах отношение $\frac{C}{N}$ довольно высокое (33—39), что свидетельствует о большой перегруженности лигнино-гумусовыми веществами, составляющими 35—50% сухого веса и около 80% от общего органического вещества. Отношение $\frac{C}{N}$ в серых илах равно 5.7—15.5, а содержание лигнино-гумуса — 3—8%. Легкоусвояемое органическое вещество в торфянистых илах открытых частей водохранилища составляет всего 4—5 % от общего органического вещества, в серых — 10—20%. Процент легкоусвояемого азота от общего азота торфянистых илов равен 12—16, а серых — 20—40. Грунтовый комплекс водохранилища со временем подвергся существенной перестройке, обусловленной изменениями гидродинамической активности и интенсивности поступления взвешенного материала из различных источников.

Подготовка ложа водохранилища к наполнению ограничилась вырубкой леса на намеченных судоходных трассах. Лесные и кустарниковые массивы, расположенные за их пределами, остались невырубленными. К началу заполнения водохранилища они занимали 1500 км² или 33% площади зеркала водоема. Кроме древесной растительности, развитию волнения препятствовали макрофиты, растущие под ее защитой, и торфяные сплавины, которые начали появляться с первых лет существования водохранилища. При таких условиях волнение не могло достигать размеров, возможных при наблюдавшейся гидрометеорологической обстановке и глубинах. Со временем происходило самоочищение водоема от затопленной древесной растительности. В 1949 г. она сохранилась лишь на 40% площади, занятой ею перед наполнением водохранилища, а в 1961 г. остатки древесной растительности занимали всего 130 км² (Тачалов, 1965). Общая площадь торфяных сплавин, всплывших в 1965 г., составляла около 100 км², из них около 40% было разрушено волнами. По мере очищения водоема увеличивалась высота волн и возрастало их воздействие на ложе и берега. В связи с этим происходило более интенсивное переформирование первичных и образование вторичных грунтов по всему диапазону глубин.

Направленность процесса образования вторичных грунтов позволяет предполагать, что в будущем песчанистые отложения распространятся на все глубины до границы зоны аккумуляции илов (Курдин и Зиминова, 1968а). Одновременно с распространением песков в глубь водоема происходят заметные изменения в составе илистых отложений. Значительное сокращение количества взвесей, образующихся в водохранилище при его самоочищении и размыве сплавин, привело к обеднению грунтообразующего материала органическим веществом. Поскольку эти два процесса наиболее характерны для Главного плеса, указанные изменения состава взвесей отразились прежде всего на составе именно его илистых отложений и в нем происходит постепенное погребение торфянистого и переходного илов серым илом. Завершение формирования мелководий привело к обеднению взвесей минеральными частицами. Это сказалось на составе грунтов речных плесов, в которых наблюдается относительное повышение содержания органического вещества в верхних горизонтах серого ила (Курдин и Зиминова, 1968б). Таковы основные особенности и направления процесса формирования грунтового комплекса водохранилища. Его результат — накопление вторичных отложений.

Мощность донных отложений, накопившихся в водохранилище за 25 лет (1941—1965), значительно варьирует в различных участках в зависимости от их гидрологического режима, морфометрии и обеспеченности

грунтообразующим материалом. В стрежневой части русла Волжского плеса устойчивое накопление донных отложений начинается там, где заметное расширение плеса сопровождается уменьшением проточности. Средняя мощность слоя отложений, представленных в русле песчанистым серым и серым илом, колеблется от 35 до 48 см. На склонах русла мощность отложений несколько больше, чем в стрежневой части (38—78 см). Более интенсивное осадкообразование на склонах русла в плесах с отчетливо выраженными стоковыми течениями определяется распределением скоростей в поперечном сечении потока. На пойме мощность отложений уменьшается, песчанистые илы сменяются илистыми песками и песками. Мощность слоя отложений на глубинах 4—6 м уменьшается по мере расширения плеса и увеличения зоны волнового воздействия на дно и достигает порядка 4.6—6.5 см.

В Моложском плесе стрежневая часть русла занята незаиленными аллювиальными песками. На склонах русла мощность серого песчанистого ила составляет в среднем 28 см. Высота слоя отложений на поймах равна 1.5—3.0 см. Размываемые почвы встречаются в этом плесе сравнительно редко, так как волнение, развивающееся здесь, недостаточно для интенсивного размыва.

В Шекснинском плесе вследствие малой его проточности накопление отложений в руслевой части начинается с верхнего участка. Мощность их в стрежневой части русла составляет 22—65 см, а на его склонах 13—17 см. В остальном распределение отложений по мощности не отличается существенно от наблюдаемого в других плесах.

Во всех речных плесах интенсивность заиления по длине плеса изменяется различно на разных глубинах. На малых глубинах, где преобладающей формой гидродинамической активности является волнение, интенсивность накопления отложений, достигнув сравнительно небольшого максимума на верхнем участке, уменьшается вниз по плесу до нуля. На больших глубинах, где подвижность вод определяется главным образом течениями, интенсивность заиления возрастает вниз по плесу.

В Главном плесе распределение мощности отложений очень разнообразно. Верхняя граница аккумуляции подвержена значительным колебаниям в зависимости от гидродинамической активности, наблюдающейся на участке, и механического состава первичных грунтов. На большинстве участков аккумуляция пылеватого песка начинается на глубинах 4—6 м, где его мощность к 1965 г. составила всего 1—3 см. В тех местах, где высокая гидродинамическая активность сочетается с наличием легкоразмываемых грунтов, граница зоны аккумуляции смещается на глубины 4—8 и даже 8—10 м. Средняя высота слоя отложений в верхних горизонтах зоны аккумуляции на большинстве участков не превышает 4 см. Иногда наблюдается резкое уменьшение его высоты на глубинах 8—10 м при переходе от песчанистых отложений к илистым. В общем центральные участки плеса, где глубины 8—10 м, заняты в основном песчанистыми илами, мощность последних равна 0.5—4.8 см. Ниже изобаты 10 м располагается зона, на которую не распространяется размывающее действие волнения и в которой вследствие этого менее развиты процессы транседиментации. Поэтому здесь резко увеличивается мощность отложений, достигающая максимума на глубинах более 14 м. К 1965 г. ее средняя величина колебалась в пределах 40—150 см, максимальная 170 см (торфянистый ил) была измерена в русле Шексны. В табл. 18 приводятся характеристики накопления вторичных отложений в отдельных плесах водохранилища. Объем отложений рассчитывался как произведение их средней мощности в каждом диапазоне глубин на площадь, занимаемую данными глубинами.

Мощность донных отложений по плесам водохранилища

Плес	Средний годовой слой отложений (см) в диапазоне глубин						Объем отложений к 1965 г., км ³	Вес отложений к 1965 г., тыс. т
	0—4 м	4—6 м	6—8 м	8—10 м	10—14 м	14 м		
Волжский	0.00—0.16	0.18—1.52	0.18—0.54	0.81—0.88	1.52—3.12	0.05—1.92	0.037	10 900
Моложский	0.06—0.08	0.12	0.00—0.06	1.12	0.00—0.20		0.006	4 200
Шекснинский	0.00—0.06	0.00—0.20	0.10—0.50	0.25—1.02	0.52—1.08	1.80—2.60	0.024	9 000
Главный	0.00—0.42	0.00—0.50	0.00—1.06	0.02—3.42	0.28—3.04	0.18—6.00	0.216	79 100
						Всего	0.283	103 200

Для перехода от объема заиления к весу использовались результаты определений объемного веса отложений (Зиминова и Курдин, 1969а). Отсутствие годичной слоистости в отложениях не позволяет судить об изменениях интенсивности осадконакопления непосредственно по колонкам отложений. Однако на основании количественной оценки отдельных компонентов баланса взвешенных веществ и учета происходящих в нем изменений можно утверждать, что сокращение поступления взвесей из местных источников привело к уменьшению интенсивности осадконакопления в конце рассматриваемого периода (1941—1965 гг.). На фоне общего уменьшения интенсивности осадконакопления возрастает роль зональных факторов этого процесса (сток взвешенных наносов рек и продукция фитопланктона). Их доля в общем приходе взвешенного вещества в 70—90-х годах достигнет 40% (Зиминова и Курдин, 1969б). Вместе с тем, в связи с сокращением поступления взвешенного органического вещества из местных источников доля аллохтонных органических взвесей в балансе органического вещества в водоеме увеличивается.

ХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИТОКОВ

Северная часть территории водосбора Рыбинского водохранилища лежит в относительно холодной области избыточного увлажнения (бассейны Шексны и Мологи), а южная — в более теплой области достаточного увлажнения (бассейн Верхней Волги). Границей между ними условно можно считать границу средней и южной тайги, вытянутую в субширотном направлении по линии Новгород—Горький (Климатический атлас СССР, 1960, 1962). От южной области к северной существенно изменяются такие важные климатические характеристики, как сумма температур за период с устойчивой температурой выше 10° (от 2000 до 1400 $^{\circ}$), длительность безморозного периода (от 135 до 105 дней), испаряемость (от 500 до 300 мм), коэффициент увлажнения (от 1 до 1.5, возможно до 2) и другие.

В связи с указанным распределением тепла и влаги естественно ожидать достаточно четких и устойчивых тенденций в изменении (с юга на север) биологических, физико-химических и физико-механических факторов формирования химического состава поверхностных вод.

Фактические данные о природных условиях бассейна Рыбинского водохранилища, на первый взгляд, не всегда подтверждают предположения, которые можно сделать, учитывая дифференцированность климатических факторов. Например, заболоченность территории, тяготеющей к Волге в районе Угличского водохранилища (область достаточного увлажнения), такая же, как и в бассейне Шекснинского (область избыточного увлажнения). И в том и в другом районе болотами занято около 11% территории. Однако важно иметь в виду, что эта величина отражает распространенность типичных болот (крайнее проявление заболоченности) и не учитывает несомненного нарастания влажности почв от южных районов бассейна к северным. В данном направлении южнотаежные леса сменяются среднетаежными. Это сопровождается охлаждением почвы, обогащением ее влагой и, как следствие, увеличением запасов мертвого органического вещества, в результате происходит изменения в химическом составе стока с соответствующих территорий.

Таким образом, при неоднородном распределении тепла и влаги в почве существенно неоднороден также и сток растворенных веществ с разных частей водосбора Рыбинского водохранилища. Кроме того, почвенный покров в данном отношении сильно дифференцирован в связи с неравномерным его окультуриванием. Показателем степени земледельческой освоенности территории, которая в девственном состоянии была почти сплошь покрыта лесами, естественно считать нынешнюю ее залесенность. Последняя колеблется от 39 (бассейн боковых притоков Ивановского водохранилища) до 81% (бассейн Шекснинского водохранилища). В качестве общей закономерности можно указать на более широкую распространенность окультуренных почв на юге водосборной площади Рыбин-

ского водохранилища. Резкое различие между естественной и культурной почвами в гидрохимическом отношении, особенно при нынешнем уровне развития сельского хозяйства, общеизвестно. Неоднородность почвенного покрова усугубляется наличием дерново-карбонатных и перегнойно-карбонатных почв, развитых, однако, ограниченно (на левобережье Иваньковского и Угличского водохранилищ).

Наряду с отмеченными факторами на химический состав вод притоков существенное влияние оказывают бытовые и промышленные стоки. Бассейн Рыбинского водохранилища — это район больших городов и значительной концентрации промышленности. Наиболее крупные очаги производства и высокой плотности населения тяготеют преимущественно к Волге, поэтому Волжский плес водохранилища наиболее загрязнен.

Достаточно подробно и систематически изучен химический состав воды трех главных рек, питающих водохранилище: Волги, Мологи и Шексны. Гидрохимическое описание их дано А. П. Щербаковым (1950) и П. П. Воронковым (1951). Данные А. П. Щербакова относятся к 1939, 1940 и к первой половине 1941 г., т. е. к периоду, предшествовавшему наполнению водохранилища. Мы используем эти результаты, но основываемся главным образом на более поздних и более полных материалах Гидрометеослужбы (Гидрологический ежегодник, 1950—1966). Последние в обработанном виде представлены в табл. 19.

Так называемые боковые притоки водохранилища (бывшие притоки Волги, Шексны и Мологи) изучались эпизодически (Кудрявцев, 1950а; Щербаков, 1950; Аничкова, 1959). Поэтому трудно представить имеющиеся материалы в обобщенном виде, как это сделано для главных рек. Но о составе стока «малых» рек можно судить по аналогам, так как водосборы этих рек принадлежат либо к Молого-Шекснинскому, либо к Волжскому району, особенности которых описаны выше.

Наблюдения Гидрометеослужбы в верхнем бьефе Угличской плотины (г. Углич) относятся к 1961—1965 гг., у сел. Лентьево — к 1956—1966 гг., у деревни Черная Гряда — к 1951—1963 гг. Количество проб для определений главных ионов в указанных пунктах следующее: г. Углич — 42, сел. Лентьево — 66, дер. Черная Гряда — 75. Количество определений других компонентов и показателей примерно такое же. Данные распределены по сезонам более или менее равномерно. Во всех случаях анализировалась нефилльтрованная вода.

По среднегодовым характеристикам химического состава воды (табл. 19) между Шексной и Мологой, с одной стороны, и Волгой — с другой, обнаруживаются глубокие различия. Наиболее существенные из них определяются указанными выше различиями соответствующих бассейнов рек.

Во-первых, Шексне и Мологе свойствен гораздо более высокий уровень отношения суммы органических веществ к сумме минеральных $\frac{\sum \text{О}}{\sum \text{М}}$. Это объясняется более значительными запасами органических остатков на водосборе, а также совокупностью факторов, не способствующих обогащению воды минеральными компонентами (переувлажнение, сравнительно низкие температуры, слабая промышленная и сельскохозяйственная освоенность территории). Судя по величине $\frac{\sum \text{О}}{\sum \text{М}}$ воды Шексны и Мологи отличаются от волжских более высокой мобилизующей способностью органического вещества. Миграционная активность ряда химических элементов, склонных так или иначе соединяться с органическим веществом, в Шексне и Мологе, по-видимому, выше, чем в Волге. Это видно, в частности, на примере железа и кремния (табл. 19). Особенно

¹ Отношение перманганатной окисляемости к сумме главных ионов.

**Средние сезонные и годовые характеристики химического состава воды
главных рек, питающих водохранилище**

Река, пункт	Температура, воды, °С	pH	Σi	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	Na ⁺ +K ⁺	HCO ₃ '	SO ₄ '	Cl'	ПО *	ПО	Fe _{общ}	Si
											Σi		
											МГ/ МГ- ЭКВ.		
З и м а													
Волга (г. Углич)	0.2	7.17	7.94	2.36 29.7	1.17 14.7	0.44 5.5	3.03 38.2	0.75 9.5	0.19 2.4	9.3	1.2	0.66	3.2
Молога (сел. Лен- теево)	0.0	6.56	6.00	1.91 31.8	1.00 16.7	0.09 1.5	2.54 42.3	0.38 6.4	0.08 1.3	14.7	2.5	1.23	3.0
Шексна (дер. Чер- ная Гряда)	0.0	7.34	5.36	1.78 33.2	0.81 15.1	0.09 1.7	1.56 29.1	1.07 20.0	0.05 0.9	17.1	3.2	0.33	2.2
В е с н а													
Волга (г. Углич)	10.3	7.06	3.42	1.14 33.3	0.33 9.7	0.24 7.0	1.27 37.2	0.37 10.8	0.07 2.0	10.6	3.1	0.28	1.2
Молога (сел. Лен- теево)	7.3	6.58	1.96	0.59 30.1	0.31 15.8	0.08 4.1	0.71 36.2	0.22 11.2	0.05 2.6	21.0	10.7	0.77	2.8
Шексна (дер. Чер- ная Гряда)	6.0	7.08	2.56	0.80 31.3	0.39 15.2	0.09 3.5	0.90 35.2	0.33 12.9	0.05 1.9	20.1	7.9	0.47	2.9
Л е т о													
Волга (г. Углич)	18.3	7.35	4.74	1.82 38.3	0.34 7.2	0.21 4.4	1.89 40.0	0.38 8.0	0.10 2.1	10.7	2.3	0.23	1.5
Молога (сел. Лен- теево)	18.8	6.67	4.94	1.65 33.4	0.74 15.0	0.08 1.6	2.07 41.9	0.35 7.1	0.05 1.0	19.5	4.0	0.55	2.9
Шексна (дер. Чер- ная Гряда)	18.4	7.34	3.00	0.99 33.0	0.42 14.0	0.09 3.0	1.12 37.3	0.33 11.0	0.05 1.7	18.2	6.1	0.41	2.5
О с е н ь													
Волга (г. Углич)	9.7	7.47	5.10	1.86 36.5	0.51 10.0	0.18 3.5	2.01 39.4	0.45 8.8	0.09 1.8	11.0	2.2	0.28	1.8
Молога (сел. Лен- теево)	4.9	6.64	3.92	1.32 33.7	0.58 14.8	0.06 1.5	1.66 42.3	0.25 6.4	0.05 1.3	23.4	6.0	0.95	2.5
Шексна (дер. Чер- ная Гряда)	7.0	7.46	3.24	1.04 32.1	0.52 16.0	0.06 1.9	1.21 37.4	0.37 11.4	0.04 1.2	19.9	6.1	0.81	1.7
Г о д													
Волга (г. Углич)	9.6	7.26	5.30	1.79 33.8	0.59 11.1	0.27 5.1	2.05 38.7	0.49 9.2	0.11 2.1	10.4	2.0	0.36	1.9
Молога (сел. Лен- теево)	7.8	6.61	4.20	1.37 32.6	0.66 15.7	0.07 1.7	1.74 41.4	0.30 7.2	0.06 1.4	19.7	4.7	0.87	2.8
Шексна (дер. Чер- ная Гряда)	7.9	7.31	3.54	1.15 32.5	0.54 15.3	0.08 2.2	1.20 33.9	0.52 14.7	0.05 1.4	18.8	5.3	0.51	2.3

* ПО — перманганатная окисляемость, мг О/л.

контрастны реки по так называемым коэффициентам водной миграции² (Перельман, 1966). Величины этих коэффициентов (табл. 20) показывают, что железо и кремний в водах Шексны и Мологи мигрируют вдвое-втрое интенсивнее, чем в водах Волги.

² Формула коэффициента водной миграции $K_X = \frac{m}{n}$, где m — содержание химического элемента X в сухом остатке воды, а n — содержание этого элемента в горных породах, дренируемых водой. В качестве n для Fe и Si приняты кларки осадочных пород (Сауков, 1966), что допустимо с учетом особенностей литологического комплекса Русской платформы.

Коэффициенты водной миграции железа и кремния
(по среднегодовым данным)

Река, пункт	Содержание Fe в сухом остатке, %	Весовой кларк Fe для осадоч- ных горных пород, %	K_{Fe}	Содержание Si в сухом остатке, %	Весовой кларк Si для осадоч- ных горных пород, %	K_{Si}
Волга (г. Углич)	0.26	} 3.33	0.08	1.4	} 23.8	0.06
Молога (сел. Леп- теево)	0.81		0.24	2.6		0.11
Шексна (дер. Чер- ная Гряда)	0.54		0.16	2.4		0.10

Во-вторых, Шексна и Молога отличаются более высокой магниальностью воды и меньшим содержанием ионов щелочных металлов и хлора. Причины повышенного содержания магния пока не ясны. Щелочных же металлов и хлора в Волге больше главным образом потому, что она загрязнена.

Среднегодовые химические показатели Шексны и Мологи различаются наиболее существенно тем, что вода Мологи значительно более кислая (хотя содержит меньше органического вещества на единицу веса минерального) и минерализованная (но в то же время беднее сульфатами).

Рыбинское водохранилище — водоем преимущественно весеннего наполнения. Доля весеннего притока составляет в среднем 48% от годового притока поверхностных вод. Поэтому весенние химические характеристики рек особенно важны. По величине $\frac{ПО}{\Sigma i}$ весной реки более контрастны, чем в среднем за год (табл. 19). Это и понятно, так как в данный период дренируются верхние горизонты почв, очень неоднородные по запасам органических остатков. То же, по-видимому, относится и к подвижным формам железа и кремния, распределенным в весеннем стоке также очень неравномерно. Резко различаются реки и по сумме ионов, причем Молога выделяется наименьшей Σi , что отражает незарегулированность ее стока. По соотношению главных ионов весенний сток растворенных веществ, напротив, более однороден. Исключение составляет магний, относительное количество которого в Шексне и Мологе много больше, чем в Волге.

Для подледного периода характерно значительное уменьшение $\frac{ПО}{\Sigma i}$ в связи с повышением минерализации и падением содержания органических веществ. Вообще $\frac{ПО}{\Sigma i}$ во всех трех реках наиболее высоко весной, и это [находит отражение в водохранилище. Одновременно с повышением $\frac{ПО}{\Sigma i}$ после вскрытия водоема возрастает относительное количество ряда других элементов, в частности Fe, Si, P, и азота нитратов. Зимние речные воды существенно отличаются от весенних, летних и осенних как по абсолютным концентрациям растворенных веществ, так и по относительным.

Особый интерес представляет сток биогенных элементов. Как свидетельствует А. П. Щербаков (1950), биогенными элементами воды всех трех рек довольно богаты. «В частности, богаты ими и паводочные весенние воды, особенно вода Волги, что несомненно должно иметь большое значение для развития фитопланктона в водохранилище. Во всех трех реках летом наблюдается отчетливый минимум биогенных элементов, причем в это время нитраты и нитриты исчезают полностью, а аммонийный

азот и фосфаты остаются в небольшом количестве» (стр. 24). Данные о содержании железа и кремния в реках приведены в табл. 19. Поступление соединений азота и фосфора рассмотрено в специальных разделах главы.

ХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОХРАНИЛИЩА

В основу настоящего раздела положены материалы многолетних наблюдений Гидрометеослужбы (Гидрологический ежегодник, 1950—1966) (табл. 21; рис. 20) и данные Института биологии внутренних вод АН СССР.

Т а б л и ц а 21

Станции Гидрометеослужбы на Рыбинском водохранилище

	Станция	Район (плес) водохранилища	Наибольшая глубина (приближен- но), м	Период наблюдений, годы
Разрез Брейтово- Измайлово	Пос. Мышкино	Волжский (русло Волги)	13	1950—1965
	Сел. Брейтово (ст. 2)	Главный (русло Мологи)	15	1950—1966
	Пункт открытого моря (ст. 3)	Главный (северо-запад- ная часть)	6	1950—1966
	Сел. Измайлово (ст. 4)	Главный (русло Шексны)	18	1950—1966
	Мыс Рожновский	Главный (юго-восточ- ная часть)	6	1952—1965
	Пос. Переборы	Переборский залив	20	1950—1965

Станции Гидрометеослужбы сосредоточены преимущественно в Главном плесе. Однако расположенные на бывших руслах Шексны и Мологи ст. 2 и 4 находятся в зоне влияния соответствующих речных водных масс (это обнаруживается при сравнении аналитических данных), поэтому можно считать, что перечисленными шестью пунктами охвачены характерные участки водоема.

Анализы выполнены методами, принятыми Гидрометеослужбой. Для вычисления средних показателей ионного состава нами использованы результаты только тех анализов, которые включают прямые определения Ca^{++} , Mg^{++} , HCO_3^- , CO_3^{--} , SO_4^{--} и Cl^- . Те пробы, где сумма ионов щелочноземельных элементов превышает сумму анионов, исключены как недостоверные. Количество определений для каждой станции исчисляется десятками и сотнями. Но, к сожалению, они распределены неравномерно как по станциям, так и по компонентам состава воды. Кроме того, периоды наблюдений на ряде станций имеют различную продолжительность и не вполне совпадают по годам (табл. 21). Внутригодовое распределение наблюдений также неодинаково. Если принять частоту определений осенью равной 1, то в другие времена года эта величина составит в среднем; зимой 0,8, весной 1,3 и летом 1,2. Неравномерны наблюдения и внутри сезонов, особенно весной. Из-за технических трудностей, вызванных вскрытием водоема, начало весны освещено значительно слабее, чем середина и конец. Все это снижает ценность использованных материалов. Во всех шести пунктах пробы отбирались с нескольких горизонтов, что позволило составить представление о характере и степени стратификации и вычислить средние значения химических параметров для водной толщи.

Кроме материалов Рыбинской гидрометеорологической обсерватории, использованы результаты гидрохимических исследований, выполненных на Рыбинском водохранилище отдельными авторами.

Средние многолетние характеристики химического состава воды водохранилищ Верхней Волги и Рыбинского

Водохранилища	рН	Σi	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	Na ⁺ + K ⁺	HCO ₃ [']	SO ₄ ^{''}	Cl [']	Ca ⁺⁺ Mg ⁺⁺	HCO ₃ ['] SO ₄ ^{''} + Cl [']
		мг-экв./л								
З и м а										
Верхне-волжские	7.19	6.28	2.09	0.82	0.32	2.52	0.57	0.14	2.66	4.24
	7.12—7.26	5.48—7.48	1.81—2.37	0.68—0.96	0.21—0.43	2.12—2.92	0.41—0.73	0.09—0.19	2.40—2.92	3.34—5.14
	7.18	5.89	1.97	0.72	0.25	2.42	0.46	0.07	2.87	4.70
Рыбинское	7.05—7.30	4.90—6.87	1.64—2.29	0.51—0.94	0.17—0.34	1.99—2.85	0.37—0.54	0.05—0.09	2.15—3.58	3.90—5.50
В е с н а										
Верхне-волжские	7.27	3.52	1.21	0.40	0.15	1.38	0.32	0.06	3.15	3.84
	7.17—7.37	3.20—3.84	1.09—1.33	0.35—0.45	0.12—0.18	1.26—1.50	0.28—0.36	0.05—0.07	2.73—3.57	3.37—4.31
	7.28	3.61	1.28	0.38	0.14	1.45	0.32	0.03	3.43	4.37
Рыбинское	7.10—7.46	2.99—4.23	1.07—1.49	0.29—0.47	0.08—0.20	1.24—1.67	0.21—0.42	0.01—0.05	2.83—4.04	3.46—5.27
Л е т о										
Верхне-волжские	7.49	4.16	1.40	0.47	0.20	1.66	0.34	0.08	3.11	4.23
	7.42—7.56	3.68—4.64	1.25—1.55	0.41—0.53	0.13—0.27	1.47—1.85	0.29—0.39	0.06—0.10	2.68—3.54	3.47—5.01
	7.39	3.48	1.23	0.39	0.12	1.41	0.30	0.03	3.18	4.28
Рыбинское	7.31—7.47	3.13—3.83	1.10—1.37	0.35—0.43	0.08—0.15	1.25—1.57	0.27—0.35	0.02—0.04	2.81—3.56	3.58—4.99
О с е н ь										
Верхне-волжские	7.42	4.64	1.55	0.54	0.23	1.82	0.40	0.10	2.99	4.00
	7.33—7.51	4.00—5.28	1.36—1.74	0.46—0.62	0.15—0.31	1.57—2.07	0.33—0.47	0.07—0.13	2.71—3.27	3.24—4.76
	7.37	3.94	1.40	0.43	0.14	1.59	0.33	0.04	3.27	4.22
Рыбинское	7.29—7.46	3.34—4.55	1.18—1.63	0.39—0.47	0.10—0.18	1.29—1.89	0.31—0.36	0.03—0.06	3.02—3.51	3.40—5.04
Г о д										
Верхне-волжские	7.36	4.74	1.58	0.56	0.23	1.87	0.40	0.10	2.92	4.10
	7.30	4.23	1.47	0.48	0.16	1.72	0.35	0.04	3.10	4.37
	7.21—7.40	3.88—4.57	1.34—1.61	0.41—0.55	0.13—0.19	1.55—1.88	0.31—0.40	0.04—0.05	2.63—3.57	3.71—5.02

Т а б л и ц а 22 (продолжение)

Водохранилища	O ₂ , % насыщения	CO ₂ , мг/л	ПО, мг/л	ПО Σi мг мг-экв.	Fe _{общ}	Si	P(PO ₄ ^{'''})	NO ₃	NO ₂
					мг/л				
З и м а									
Верхне-волжские	72.9	13.7	10.3	1.64	0.396	2.43	0.016	0.730	0.010
Рыбинское	68.2—77.7	10.7—16.7	9.1—11.6		0.224—0.568	1.94—2.92	0.012—0.020	0.633—0.827	0.006—0.014
	73.3	10.9	10.5	1.82	0.221	1.84	0.012	0.587	0.005
	66.7—80.0	6.3—15.6	9.5—11.5	1.43—2.20	0.121—0.323	0.96—2.73	0.006—0.019	0.492—0.684	0.000—0.011
В е с н а									
Верхне-волжские	96.0	7.9	11.9	3.38	0.340	2.02	0.017	0.709	0.009
Рыбинское	91.0—101.0	5.1—10.8	9.8—14.0		0.258—0.422	1.62—2.42	0.011—0.023	0.581—0.837	0.005—0.013
	94.3	5.8	10.2	2.93	0.207	1.74	0.006	0.546	0.005
	91.0—97.7	3.7—7.9	8.4—11.9	1.93—3.94	0.122—0.294	1.45—2.03	0.002—0.011	0.437—0.655	0.000—0.012
Л е т о									
Верхне-волжские	91.5	5.4	11.4	2.74	0.227	1.61	0.022	0.404	0.011
Рыбинское	87.8—95.1	3.8—7.0	10.7—12.1		0.164—0.290	1.32—1.90	0.011—0.033	0.317—0.491	0.009—0.013
	87.5	4.1	11.2	3.22	0.173	1.24	0.009	0.334	0.010
	84.5—90.5	3.1—5.1	10.6—11.7	2.97—3.46	0.136—0.212	0.74—1.75	0.007—0.011	0.273—0.395	0.006—0.014
О с е н ь									
Верхне-волжские	91.4	6.5	12.1	2.61	0.318	1.53	0.015	0.500	0.010
Рыбинское	87.8—95.0	3.0—10.0	11.2—13.1		0.094—0.542	1.18—1.88	0.011—0.019	0.420—0.580	0.008—0.012
	92.3	3.7	11.8	2.98	0.140	1.02	0.009	0.443	0.009
	85.9—98.7	3.1—4.4	11.1—12.5		0.096—0.184	0.75—1.29	0.005—0.013	0.407—0.481	0.003—0.022
Г о д									
Верхне-волжские	88.0	7.8	11.1	2.34	0.320	1.90	0.018	0.580	0.011
Рыбинское	86.7	6.1	10.9	2.57	0.190	1.46	0.009	0.475	0.008
	83.3—90.0	4.4—7.9	10.2—11.7	2.48—2.65	0.146—0.234	1.03—1.89	0.008—0.010	0.429—0.523	0.002—0.014

П р и м е ч а н и е. Нижняя строка — доверительные интервалы генеральных средних с вероятностью 0.95.

Для выяснения особенностей химизма воды Рыбинского водохранилища необходимо учитывать характерные гидрологические и биологические условия водоема. Наиболее существенное влияние на формирование химического состава воды оказывают следующие условия:

- 1) продолжительная гидрологическая зима;
- 2) высокая динамичность водной толщи в безледный период, обусловленная ветровым воздействием;

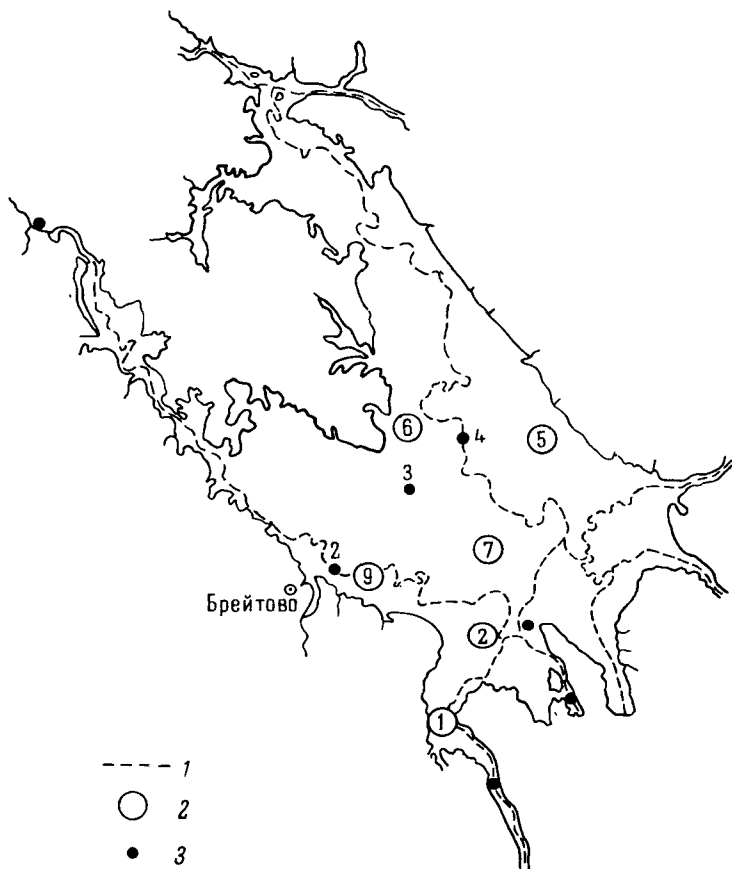


Рис. 20. Гидрологические станции на Рыбинском водохранилище.
1 — русла рек; 2 — станции Института; 3 — станции Гидрометеослужбы.

- 3) относительно медленный водообмен;
- 4) **сильные колебания уровня** и связанный с этим переменный газогидротермический режим почти на половине площади водоема;
- 5) энергичная аэробная деструкция органического вещества, превосходящая по масштабам первичную продукцию, интенсивный биологический круговорот веществ, высокая способность водоема к самоочищению;
- 6) достаточно напряженный, но весьма неоднородный анаэробизм в грунтах, сопровождаемый главным образом образованием метана, водорода, денитрификацией и сульфатредукцией.

Рыбинское водохранилище по химическим показателям существенно отличается от других водохранилищ Верхней Волги. Из табл. 22 и 23, в которых приведены средние многолетние характеристики химического

Средние многолетние характеристики химического состава воды водохранилищ
Верхней Волги и Рыбинского

Водохранилища	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	Na ⁺ + K ⁺	HCO ₃ [']	SO ₄ ^{''}	Cl [']	CO ₂	Fe _{обм}	Si	P(PO ₄ ^{'''})	NO ₃ [']	NO ₂ [']
							Σ _i	Σ _i	Σ _i	Σ _i	Σ _i	Σ _i
	‰ экв.						$\frac{\text{мг}}{\text{мг-экв.}}$					
З и м а												
Верхне-волжские	33.28	13.05	5.09	40.13	9.08	2.23	2.18	0.063	0.386	0.0027	0.116	0.0016
Рыбинское	33.43	12.22	4.24	41.09	7.81	1.19	1.80	0.034	0.303	0.0020	0.101	0.0010
В е с н а												
Верхне-волжские	34.37	11.36	4.26	39.20	9.09	1.70	2.24	0.066	0.573	0.0048	0.201	0.0025
Рыбинское	35.46	10.53	3.88	40.17	8.86	0.83	1.72	0.058	0.474	0.0021	0.154	0.0016
Л е т о												
Верхне-волжские	33.65	11.30	4.81	39.90	8.17	1.92	1.30	0.054	0.387	0.0053	0.097	0.0026
Рыбинское	35.34	11.21	3.45	40.52	8.62	0.86	1.15	0.050	0.339	0.0026	0.100	0.0027
О с е н ь												
Верхне-волжские	33.40	11.63	4.96	39.22	8.62	2.15	1.40	0.068	0.329	0.0032	0.108	0.0022
Рыбинское	35.53	10.91	3.55	40.35	8.37	1.01	0.93	0.035	0.245	0.0023	0.116	0.0021
Г о д												
Верхне-волжские	33.33	11.81	4.85	39.45	8.44	2.10	1.64	0.067	0.401	0.0038	0.122	0.0023
Рыбинское	34.75	11.32	3.78	40.66	8.27	0.92	1.45	0.043	0.328	0.0022	0.116	0.0017

состава воды Рыбинского и других верхне-волжских водохранилищ,³ видно, что водоем проявляет себя как относительно устойчивая система. Устойчивая в том смысле, что химические параметры сравнительно слабо изменяются в течение года. Огромная масса воды, наполняющая водоем весной, в дальнейшем, как своего рода буфер, гасит колебания, вызванные как экзо- так и эндогенными факторами. Из водохранилища вытекает вода настолько отмеченная этой буферностью, что отношение наибольших средних сезонных Σi к наименьшим $\left(\frac{\Sigma i^{\max}}{\Sigma i^{\min}}\right)$ у г. Ярославля равно 1.2, тогда как в среднем для водохранилищ Верхней Волги оно составляет 2.0.

На Рыбинском водохранилище отражается также медленная сработка его объема. Если наименьшая для каскада сумма ионов устанавливается весной, то в Рыбинском водохранилище максимум разбавления наблюдается только летом, а у Ярославля наименее минерализованные воды проходят осенью. Такое запаздывание обычного для поверхностных вод весеннего минимума минерализации обусловлено медленным вытеснением зимней воды из Рыбинского водохранилища. Весной и в начале лета в водоеме еще есть зимняя, частично трансформированная вода (она занимает Главный плес, удаленный от речных участков). В связи с этим вода водохранилища весной по ряду показателей (Σi , Ca⁺⁺, Na⁺+K⁺, HCO₃['], SO₄^{''}, Cl['], Fe_{обм}) столь же неоднородна, как и зимой, или даже более неоднородна, тогда как для весны вообще характерна повышенная против зимы однородность химического состава поверхностных вод по этим же показателям (табл. 24). Именно весной установлена наиболее высокая контрастность водных масс Рыбинского водохранилища (Буторин и Смирнов, 1968).

³ Обработаны многолетние наблюдения на 19 постах Гидрометеослужбы в пределах шести водохранилищ: Верхневолжского, Ивановского, Угличского, Шекснинского, Рыбинского и Горьковского (Гидрологический ежегодник, 1950—1966).

Изменчивость гидрохимических параметров по акватории водохранилищ
(коэффициенты вариации)

Водохрани- лища	Время года	pH	Σi	Ca^{++}	Mg^{++}	$Na^+ + K^+$	HCO_3'	SO_4''	Cl'	ПО	O_2	CO_2	$Fe_{общ}$	Si	$P(PO_4^{'''})$	NO_3'	NO_2'
Верхне-волж- ские	Зима	0.02	0.32	0.28	0.36	0.71	0.33	0.56	0.80	0.25	0.13	0.44	0.91	0.41	0.66	0.26	0.78
	Весна	0.03	0.18	0.20	0.25	0.48	0.19	0.27	0.45	0.37	0.10	0.72	0.50	0.40	0.86	0.35	0.87
Рыбинское	Зима	0.02	0.16	0.16	0.28	0.31	0.17	0.17	0.31	0.09	0.08	0.41	0.39	0.42	0.45	0.14	0.87
	Весна	0.03	0.16	0.16	0.22	0.39	0.14	0.32	0.54	0.16	0.03	0.34	0.36	0.14	0.56	0.17	0.98

Рыбинское водохранилище отличается от остальных верхне-волжских пониженным абсолютным и относительным содержанием ионов щелочных металлов, сульфата и хлора (табл. 22, 23). Это свидетельствует прежде всего о том, что оно менее других загрязнено. Влияние загрязнений отчетливо видно при сравнении состава волжской воды выше г. Калинина и ниже его на зарегулированном, густо населенном участке реки (табл. 25).

Т а б л и ц а 25

Среднегодовые концентрации ионов щелочных металлов, сульфата и хлора в чистых и загрязненных водах (мг-экв./л)

Водоем	$Na^+ + K^+$	SO_4''	Cl'
Верхне-волжское во- дохранилище	0.09	0.15	0.06
р. Волга у г. Калинина (верховье Ивань- ковского водохра- нилища)	0.12	0.16	0.11
Иваньковское и Углич- ское водохрани- лища	0.27—0.54	0.47—0.61	0.11—0.22
Рыбинское водохра- нилище	0.16	0.35	0.04

Рыбинское водохранилище выделяется также пониженным содержанием свободной углекислоты, железа, кремния и других биогенных компонентов.

ГЛАВНЫЕ ИОНЫ

Распределение и сезонные изменения количества главных ионов представлены в табл. 26—32.

Среднегодовая сумма главных ионов по многолетним данным равна 4.23 мг-экв./л или 162 мг/л (с точностью $\pm 8\%$). Основу минерального вещества составляют Ca^{++} и HCO_3' (75% от Σi в мг-экв./л и 83% от Σi в мг/л). Остальное приходится преимущественно на Mg^{++} и SO_4'' . Содержание ионов щелочных металлов и хлора не достигает и 10 мг/л (6% от Σi в мг/л).

Интересно отметить, что водная масса водохранилища имеет минерализацию и состав, очень близкие к расчетным величинам, характеризую-



Подмываемый берег Первомайских островов (Моложский плес). Фото Б. К. Штегмана.



Песчаный берег при низком уровне (Волжский плес). Фото В. А. Экзерцева.



Корни сосен, обнаженные абразийными процессами. Западный берег водохранилища.
Фото В. А. Экзерцева.



Корни сосен, размытые в первые годы существования водохранилища. Вокруг успел
вырасти молодой лес. Фото Б. К. Штегмана.

Сумма главных ионов (мг-экв./л)

Станция	Число проб	Среднесезонные и среднегодовые значения					$\frac{\sum i^{\max}}{\sum i^{\min}}$
		зима	весна	лето	осень	год	
Пос. Мышкино	104	6.52	3.52	4.14	5.06	4.80	1.8
Разрез Брейтово—Измайлово ст. 2	94	7.30	2.60	3.24	3.68	4.20	2.8
ст. 3	56	6.20	4.20	3.44	3.74	4.40	1.8
ст. 4	73	5.32	4.16	3.46	3.40	4.08	1.6
Мыс Рожновский	263	4.94	3.40	3.36	3.88	3.90	1.5
Пос. Переборы	393	5.06	3.76	3.26	3.90	3.98	1.5
Среднее для водохранилища		5.890	3.606	3.483	3.943	4.226	1.83
Вероятная ошибка *		0.984	0.620	0.350	0.604	0.348	0.52
То же, в % **		17	17	10	15	8	28

П р и м е ч а н и е. В этой и других таблицах подобного типа использованы данные наблюдений за период, указанный в табл. 21.

* Здесь и ниже рассчитана по формуле $\Delta = m \cdot t$, где m — стандартная ошибка среднего, t — критерий Стьюдента при $P=0.95$. $m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$, где σ — среднеквадратическое отклонение, n — количество станций.

** При $n=6$ Δ в % очень близка к коэффициенту вариации.

Т а б л и ц а 27

Ион кальция (Ca⁺⁺ мг-экв./л)

Станция	Число проб	Среднесезонное и среднегодовое содержание				
		зима	весна	лето	осень	год
Пос. Мышкино	104	2.25	1.36	1.49	1.81	1.73
Разрез Брейтово—Измайлово ст. 2	94	2.45	0.94	1.15	1.31	1.47
ст. 3	56	1.90	1.47	1.18	1.29	1.46
ст. 4	73	1.70	1.48	1.23	1.20	1.40
Мыс Рожновский	263	1.71	1.23	1.19	1.39	1.38
Пос. Переборы	393	1.79	1.21	1.17	1.42	1.40
Среднее для водохранилища		1.966	1.281	1.234	1.403	1.473
Вероятная ошибка		0.327	0.213	0.134	0.224	0.137
То же, в %		17	17	11	16	9

Т а б л и ц а 28

Ион магния (Mg⁺⁺ мг-экв./л)

Станция	Число проб	Среднесезонное и среднегодовое содержание				
		зима	весна	лето	осень	год
Пос. Мышкино	104	0.65	0.30	0.41	0.51	0.47
Разрез Брейтово—Измайлово ст. 2	94	0.85	0.27	0.36	0.41	0.47
ст. 3	56	1.05	0.46	0.45	0.43	0.60
ст. 4	73	0.73	0.47	0.40	0.40	0.50
Мыс Рожновский	263	0.50	0.36	0.39	0.41	0.41
Пос. Переборы	393	0.55	0.44	0.33	0.41	0.43
Среднее для водохранилища		0.721	0.383	0.390	0.428	0.480
Вероятная ошибка		0.214	0.090	0.044	0.043	0.070
То же, в %		30	23	11	10	15

Сумма ионов щелочных металлов ($\text{Na}^+ + \text{K}^+$ мг-экв./л) *

Станция	Число проб	Среднесезонное и среднегодовое содержание				
		зима	весна	лето	осень	год
Пос. Мышкино	104	0.34	0.11	0.17	0.21	0.21
Разрез Брейтово—Измай- лово	94	0.35	0.08	0.11	0.12	0.16
ст. 2	56	0.15	0.17	0.09	0.15	0.14
ст. 3	73	0.24	0.13	0.10	0.10	0.14
ст. 4	263	0.25	0.11	0.09	0.14	0.15
Мыс Рожновский	393	0.19	0.23	0.13	0.12	0.17
Пос. Переборы						
Среднее для водохранилища		0.253	0.138	0.115	0.139	0.161
Вероятная ошибка		0.084	0.056	0.032	0.040	0.028
То же, в %		33	40	28	29	17

* Прямое определение количеств Na^+ и K^+ методом фотометрирования пламени, выполненное в Институте биологии внутренних вод АН СССР Н. А. Кудрявцевой, показывает, что сумма $\text{Na}^+ + \text{K}^+$, найденная аналитически, близка к расчетной.

Т а б л и ц а 30

Гидрокарбонат-ион (HCO_3^- мг-экв./л)

Станция	Число проб	Среднесезонное и среднегодовое содержание				
		зима	весна	лето	осень	год
Пос. Мышкино	104	2.72	1.48	1.72	2.14	2.01
Разрез Брейтово—Измай- лово	94	3.04	1.09	1.28	1.46	1.72
ст. 2	56	2.52	1.61	1.35	1.48	1.74
ст. 3	73	2.08	1.65	1.37	1.31	1.60
ст. 4	263	2.01	1.37	1.37	1.56	1.58
Мыс Рожновский	393	2.16	1.52	1.37	1.60	1.66
Пос. Переборы						
Среднее для водохранилища		2.421	1.453	1.410	1.591	1.718
Вероятная ошибка		0.429	0.214	0.163	0.301	0.164
То же, в %		18	15	12	19	10

Т а б л и ц а 31

Сульфат-ион (SO_4^{--} мг-экв./л)

Станция	Число проб	Среднесезонное и среднегодовое содержание				
		зима	весна	лето	осень	год
Пос. Мышкино	104	0.44	0.25	0.32	0.32	0.33
Разрез Брейтово—Измай- лово	94	0.54	0.20	0.30	0.32	0.34
ст. 2	56	0.49	0.48	0.34	0.34	0.41
ст. 3	73	0.52	0.38	0.34	0.36	0.40
ст. 4	263	0.41	0.27	0.29	0.36	0.33
Мыс Рожновский	393	0.33	0.32	0.24	0.31	0.30
Пос. Переборы						
Среднее для водохранилища		0.455	0.316	0.304	0.334	0.351
Вероятная ошибка		0.082	0.106	0.040	0.023	0.046
То же, в %		18	34	13	7	13

Ион хлора (Cl' мг-экв./л)

Станция	Число проб	Среднесезонное и среднегодовое содержание				
		зима	весна	лето	осень	год
Пос. Мышкино	104	0.09	0.02	0.04	0.06	0.05
Разрез Брейтово—Измайлово	94	0.07	0.01	0.04	0.05	0.04
ст. 2	56	0.09	0.02	0.03	0.05	0.05
ст. 3	73	0.06	0.05	0.02	0.03	0.04
ст. 4	263	0.05	0.05	0.02	0.03	0.04
Мыс Рожновский	393	0.04	0.04	0.02	0.04	0.04
Пос. Переборы						
Среднее для водохранилища		0.066	0.031	0.028	0.043	0.043
Вероятная ошибка		0.022	0.018	0.010	0.013	0.005
То же, в %		33	58	36	30	12

щим смесь речных вод. Рассчитаем Σi , ожидаемую при смешении воды рек:

	Σi , мг-экв./л	Водный сток (Q), в долях 1	$\Sigma i \times Q$
Волга	5.30	0.36	1.91
Молога	4.20	0.13	0.55
Шексна	3.54	0.15	0.53
Малые реки	4.00	0.36	1.44

Средняя Σi при смешении 4.43

Рассчитанная величина Σi всего на 0.2 мг-экв./л (на 5%) отличается от фактической, что находится в пределах ошибок вычислений и измерений. Объяснение столь близкому совпадению величин, естественно, следует искать в состоянии карбонатной системы, поскольку Ca^{++} и HCO_3' — главные компоненты минерализации.

Свободная углекислота находится в таком избытке, что система $\text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{O} + n\text{CO}_2 \rightleftharpoons \text{Ca}^{++} + 2\text{HCO}_3' + (n-1)\text{CO}_2$ очень далека от равновесного состояния. По Кольтгофу,⁴ равновесие имеет место при

$$K = \frac{\alpha^3 \cdot [\text{Ca}^{++}] \cdot [\text{HCO}_3']^2}{[\text{CO}_2]} = 1.13 \cdot 10^{-4},$$

где α — активность Ca^{++} и HCO_3' .

Учитывая, что ионная сила воды Рыбинского водохранилища очень мала, примем α равной 1. Если ввести в формулу среднегодовые количества компонентов карбонатной системы (табл. 27, 30, 46), то $K=0.71 \cdot 10^{-6}$. Летом, когда CO_2 ассимилируется организмами и относительно плохо удерживается в растворе вследствие высокой температуры воды, $K=0.6 \cdot 10^{-6}$ (по средним многолетним значениям $[\text{Ca}^{++}]$, $[\text{HCO}_3']$ и $[\text{CO}_2]$). Следовательно, и в это время года равновесие далеко не достигается, система резко сдвинута вправо. Такое состояние карбонатной системы определяет одну из самых существенных черт водохранилища: слабую трансформацию речных вод по главнейшим компонентам минерализации — Ca^{++} и HCO_3' .

Действительно, речные воды не встречаются карбонатов в твердой фазе водоема. Их нет в дерново-подзолистых, дерново-луговых и торфянисто-

⁴ Цит. по С. И. Кузнецову (1967).

болотных почвах, слагающих ложе водохранилища. Поэтому увеличения суммы ионов за счет растворения карбонатов не происходит. Исключено и уменьшение минерализации за счет осаждения CaCO_3 , так как среднее значение отношения $\frac{a^3 \cdot [\text{Ca}^{++}] \cdot [\text{HCO}_3^-]^2}{[\text{CO}_2]}$ на два порядка меньше того,

при котором устанавливается равновесие. Конечно, в трофогенном слое в моменты наивысшего напряжения фотосинтеза карбонаты выпадают, однако вряд ли где-либо они достигают дна. Во всяком случае при том соотношении $[\text{Ca}^{++}]$, $[\text{HCO}_3^-]$ и $[\text{CO}_2]$, которое характерно для водоема, карбонаты резко неустойчивы.

Таким образом, кальций и, по-видимому, в значительной степени магний в Рыбинском водохранилище ведут себя как «транзитные» элементы в том смысле, что их масса почти не увеличивается и не уменьшается при трансформации речных вод. Следует отметить, однако, что среднегодовое

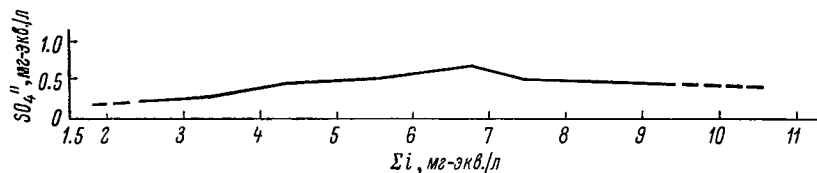


Рис. 21. График связи Σi — SO_4^{--} по данным 230 определений (разрез Брейтово—Измайлово).

содержание Mg^{++} в водоеме на 10—15% ниже, чем в смеси речных вод. Магний, подобно кальцию, выводится из природных растворов главным образом в форме карбонатов, но при значении K в 100 раз меньшем, чем в случае равновесия, выпадение магния, положим, в виде $\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$ невозможно, хотя доломит и менее растворим, нежели кальцит. По-видимому, магний оседает каким-то другим путем (если рассчитанная убыль достоверна).

Седиментации серы условия водоема также не способствуют. Однако из рис. 21 видно, что при высоких значениях Σi , характерных для второй половины зимы, прямая корреляция между Σi и SO_4^{--} сменяется обратной, т. е. количество сульфатов в конце подледного периода уменьшается. Что касается щелочных металлов и хлора, то в таежной зоне они, как известно, нигде не аккумулируются. Рыбинское водохранилище в данном отношении не представляет исключения.

Минерализация аллохтонного органического вещества, зольность которого не превышает 10%, а масса в 10 раз меньше суммарной массы главных ионов, естественно не может сколько-нибудь существенно повлиять на сумму ионов. В результате деструкции может освободиться не более 1 мг/л минерального вещества, состоящего преимущественно из кремния, железа и, может быть, алюминия.

Не приходится сомневаться, что факторы концентрации, распределения и сезонной динамики главных ионов в Рыбинском водохранилище в основном исчерпываются совокупностью гидрологических, действующих примерно одинаково на все ионы. В этом убеждают, кроме отмеченных факторов, некоторые сравнения, приведенные в табл. 33.

Во-первых, отмечается совпадение экстремальных значений по времени, во-вторых, очень близки коэффициенты вариации среднегодовых величин и, в-третьих, сходны амплитуды среднесезонных количеств ионов. Разбавление весенними водами, смешение разнокачественных водных масс, медленная сработка объема — этим, помимо стока, определяется пространственная и временная дифференцированность водохранилища по рас-

Т а б л и ц а 33

Некоторые показатели сходства динамики и распределения
главных ионов в Рыбинском водохранилище

Ион	Периоды экстремальных среднесезонных значений		Отношение экстремаль- ных значе- ний	Коэффициент вариации среднегодо- вых значений
	мин.	макс.		
Ca ⁺⁺	лето	зима	1.6	0.09
Mg ⁺⁺	весна, лето	зима	1.9	0.14
Na ⁺ + K ⁺	лето	зима	2.2	0.16
HCO ₃ ⁻	лето	зима	1.7	0.09
SO ₄ ⁻²	лето	зима	1.5	0.12
Cl ⁻	лето	зима	2.4	0.12
Σi	лето	зима	1.8	0.08

смаатриваемым компонентам. Конечно, различия в поведении отдельных ионов есть. Достаточно обратить внимание на сезонные амплитуды, например, 2.4 для Cl⁻ и 1.5 для SO₄⁻². И все же совокупность гидрологических и биологических условий Рыбинского водохранилища такова, что Ca⁺⁺, Mg⁺⁺, Na⁺, HCO₃⁻, SO₄⁻² и Cl⁻, поступающие с речными водами, удаляются из водоема в тех же количествах.

При синхронном изучении отдельных участков водоема обнаруживаются следующие различия (табл. 34).

Т а б л и ц а 34

Сезонные изменения суммы главных ионов (мг-экв./л)
в водной толще глубоководных участков Главного плеса
(по результатам анализа синхронно взятых проб
в 1960—1965 гг.)

Сезон	Количество определений	Ст. 2		Ст. 4	
		температура воды	Σi	температура воды	Σi
Зима	13	1.0	6.60	1.1	4.40
Весна	10	9.9	2.58	8.7	4.14
Лето	24	17.5	3.22	17.6	3.42
Осень	14	6.1	3.58	6.0	3.32
Год	61	8.6	4.00	8.35	3.82

Минимальная минерализация на ст. 2 (русло Мологи у сел. Брейтово) наблюдается весной, тогда как на ст. 4 (русло Шексны у сел. Измайлово) — осенью. Кроме того, сезонные колебания Σi на ст. 2 более значительны. Эти различия объясняются гидрологическими и морфометрическими особенностями Моложского и Шекснинского речных плесов. Сток Шексны регулируется Белым озером, а с 1963 г. и Шекснинским водохранилищем. К тому же объем Шекснинского плеса примерно в 4 раза больше, чем Моложского (Бакулин, 1968), отсюда различия в скорости водообмена. Определенное значение имеет более поздний паводок на Шексне. Все это приводит к запаздыванию весеннего разбавления и к выравниванию сезонных колебаний Σi в соответствующем районе Главного плеса.

Результаты изучения сезонной динамики химического состава воды Рыбинского водохранилища в отдельные годы удовлетворительно

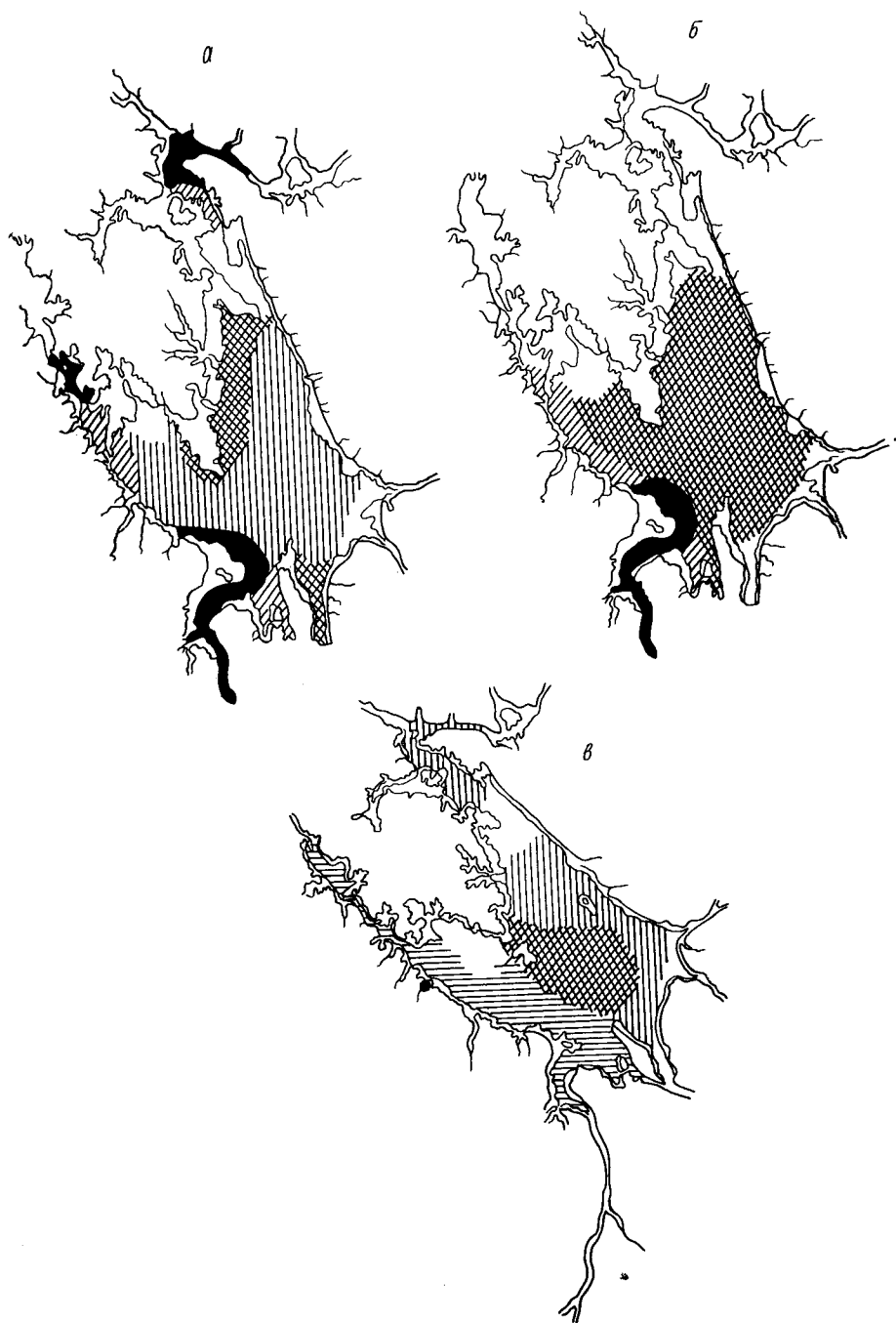


Рис. 22. Сезонное распределение Σi в поверхностном слое воды в 1959 г. (Безлер, 1963).

а — февраль; б — март; в — май;

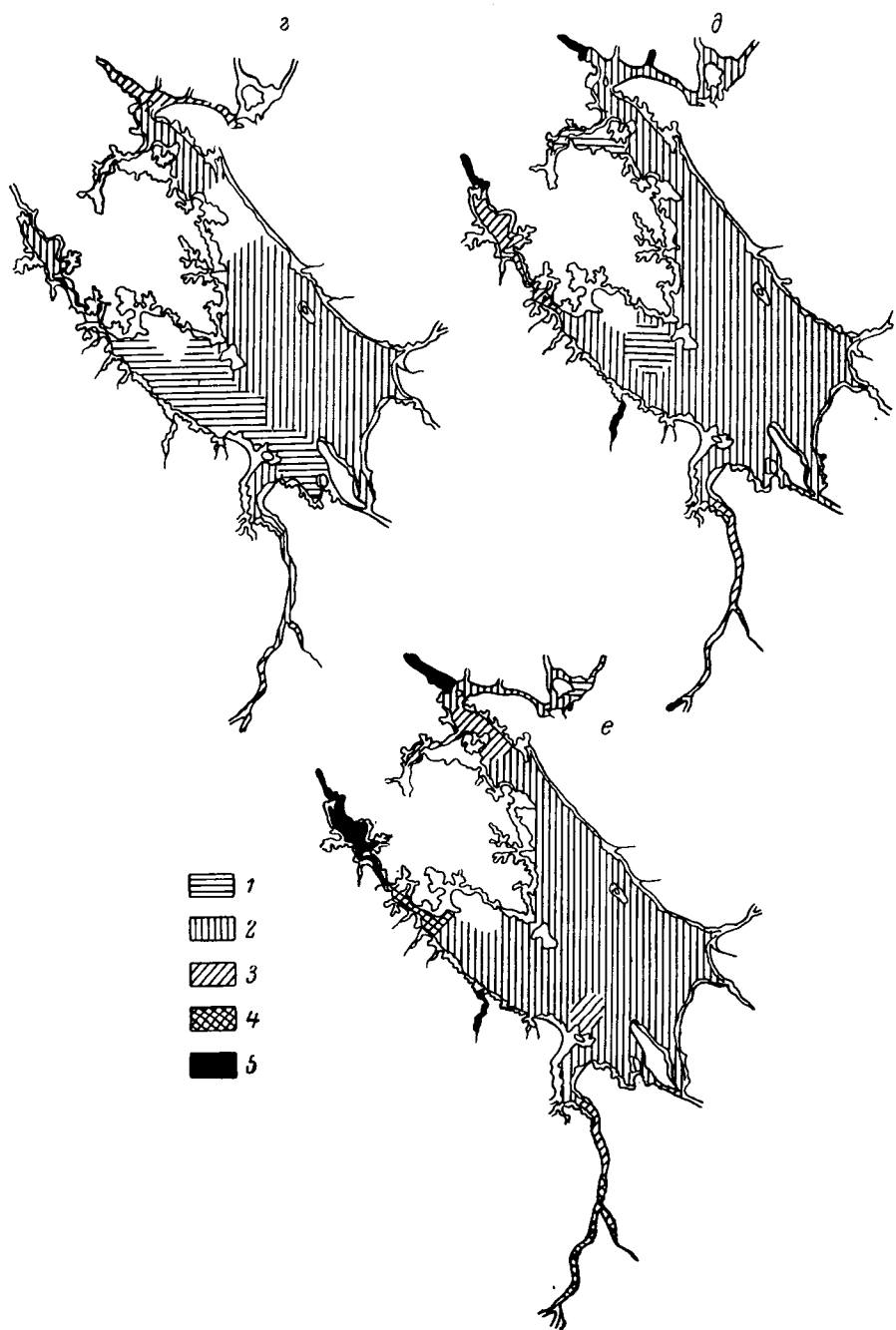


Рис. 22 (продолжение).

а — июнь; б — август; в — октябрь. Значения Σi (мг-экв./л): 1 — 2—3; 2 — 3—4; 3 — 4—5; 4 — 5—6; 5 — 6—7.

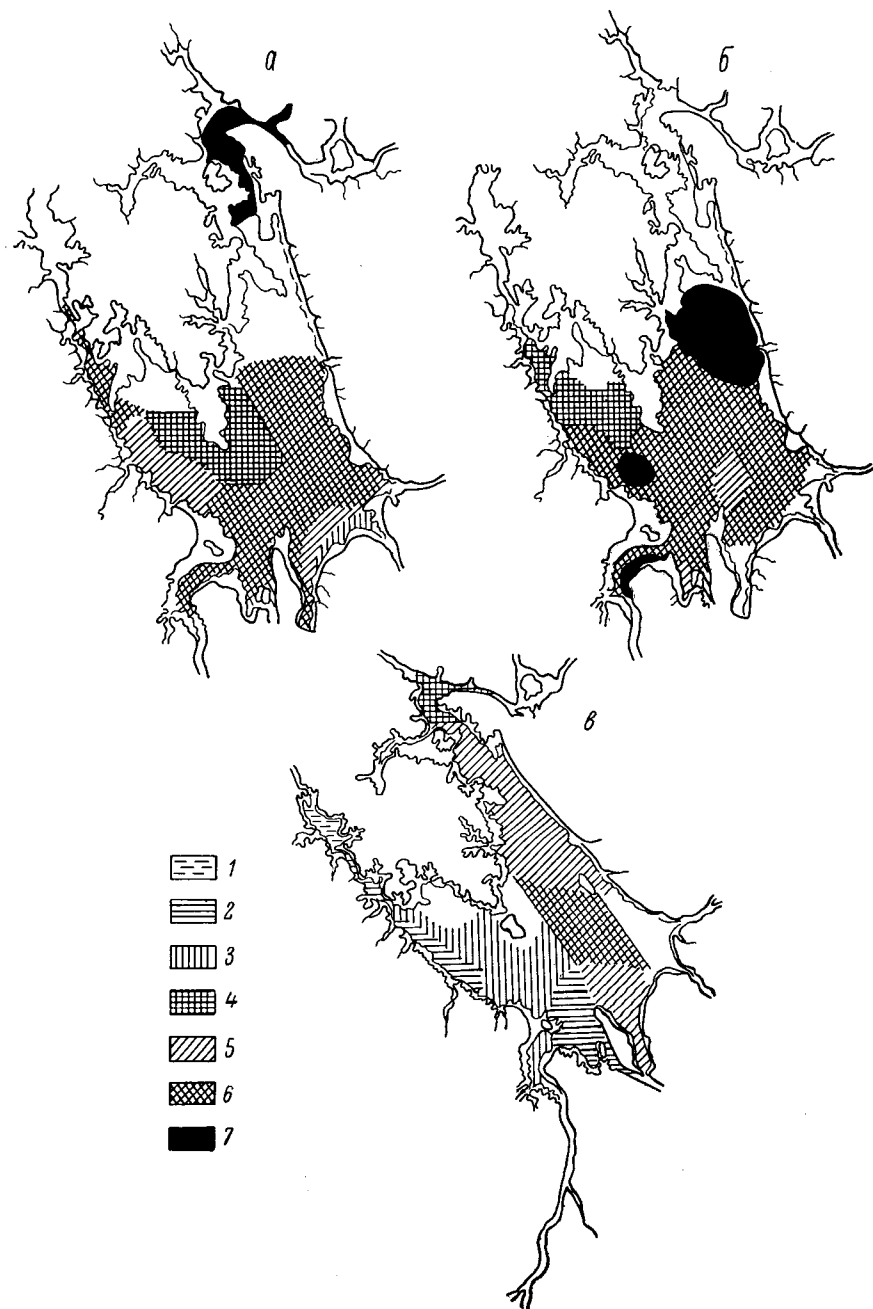


Рис. 23. Сезонное распределение SO_4 в поверхностном слое воды в 1959 г. (Безлер, 1963).

a — февраль; *б* — март; *в* — май;

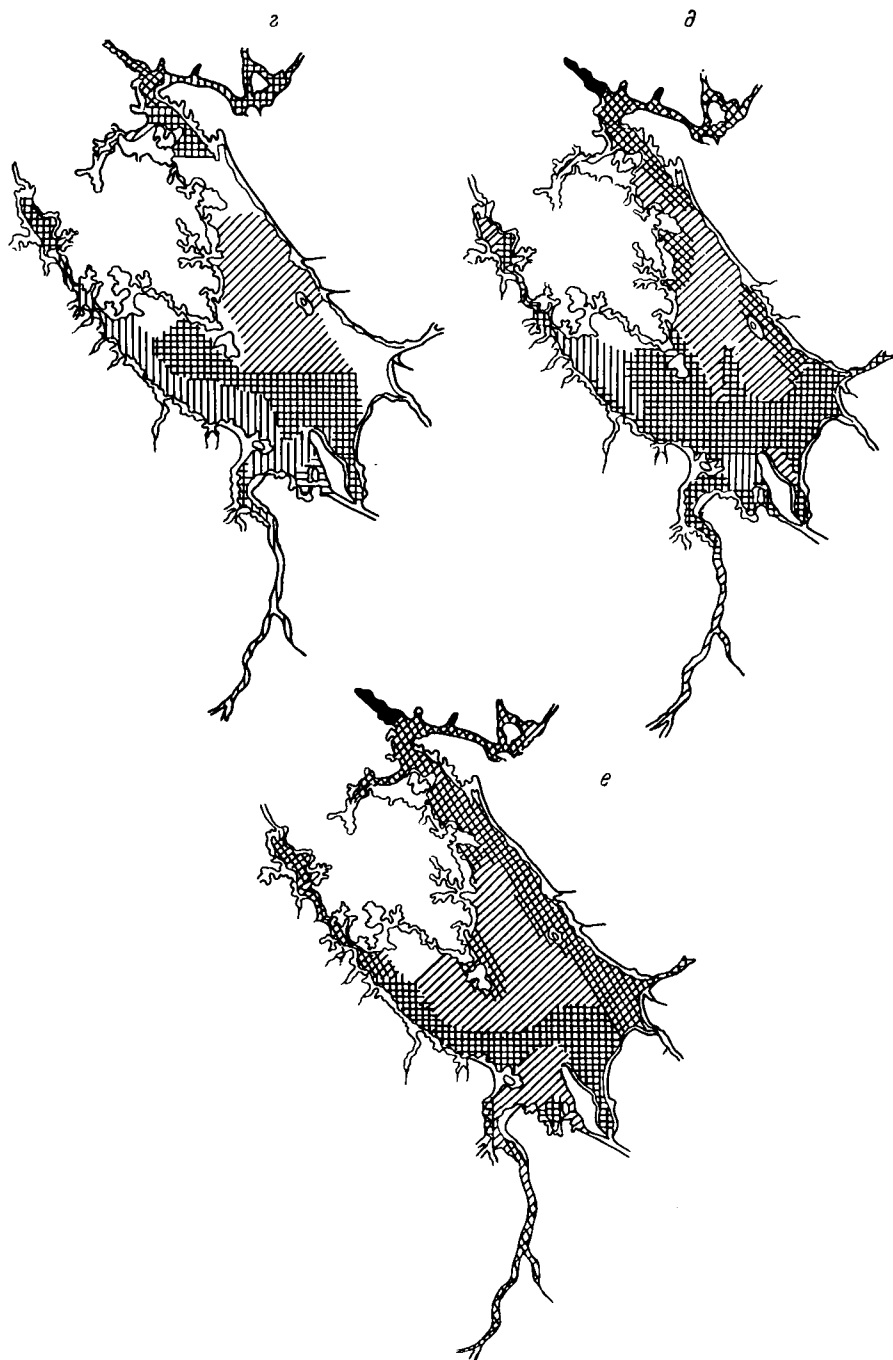


Рис. 23 (продолжение).

а — июль; б — август; в — октябрь. Содержание SO_4 (мг/л): 1 — 0—4; 2 — 4—8; 3 — 8—11; 4 — 11—14; 5 — 14—17; 6 — 17—27; 7 — 27—80.

согласуются со средними многолетними данными. На рис. 22, взятом из работы Ф. И. Безлера (1963), показано распределение Σi по водоему в отдельные сезоны 1959 г. В феврале вода Главного плеса еще сохраняет осеннюю минерализацию (3—3.5 мг-экв./л). При более значительной сработке объема в марте эта вода вытесняется речной (4—5 мг-экв./л). В период половодья центральная часть Главного плеса сохраняет зимнюю минерализацию, а западный участок, подверженный разбавлению моложскими водами, отличается малыми значениями Σi (2—2.5 мг-экв./л). Вода восточной (шекснинской) части плеса в этот период менее разбавлена. Рис. 23 из той же работы иллюстрирует сезонное изменение содержания SO_4 . По сульфатному иону резко выделяется шекснинская водная масса.

ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО

Об этом сложном комплексе соединений приходится судить преимущественно по перманганатной окисляемости (ПО) — косвенному количественному показателю (табл. 35). Естественно, что качественные характеристики при этом никак не выявляются.

Т а б л и ц а 35

Перманганатная окисляемость (мг О/л)

Станция	Количество определений	Среднесезонные и среднегодовые значения				
		зима	весна	лето	осень	год
Пос. Мышкино	67	11.8	12.1	11.9	11.7	11.9
Разрез Брейтово—Измайлово						
ст. 2	98	9.7	12.1	11.3	12.0	11.3
ст. 3	74	9.5	10.1	11.5	12.7	10.9
ст. 4	78	10.0	9.8	10.3	11.3	10.3
Мыс Рожновский	297	10.8	8.3	10.9	11.3	10.3
Пос. Переборы	468	11.2	8.6	11.0	10.6	10.3
Среднее для водохранилища		10.50	10.17	11.15	11.80	10.94
Вероятная ошибка		0.96	1.73	0.58	0.67	0.79
То же, в %		9	17	5	6	7

Но и как показатель количества органического вещества ПО не вполне удовлетворяет, ибо коэффициент $\frac{ПО}{C}$ изменяется по акватории от 1 до 1.2, а по сезонам — от 0.9 до 1.5.

Генеральная средняя годовая величина с вероятностью 0.95 находится в интервале 10.2—11.7 мг О/л. По многолетним данным (табл. 19) можно рассчитать, какой была бы окисляемость при простом смешении речных вод:

	ПО, мг О/л	Водный сток (Q), в долях 1	ПО × Q
Волга	10.4	0.36	3.74
Молога	19.7	0.13	2.56
Шексна	18.8	0.15	2.82
Малые реки	20.0	0.36	7.20

Средняя окисляемость при смешении . . 16.32

Это значительно превышает верхний предел указанного доверительного интервала, и можно считать установленным, что в водохранилище про-

исходит снижение окисляемости, т. е. водная толща теряет часть приносимого реками органического вещества.

$$\frac{16.32 - 10.94}{16.32} \cdot 100 = 33\%$$

Для объяснения столь большой убыли органического вещества, а также для понимания его трансформации, участия в трофических взаимоотношениях, влияния на миграцию химических элементов очень важно рассмотреть составляющие его баланса. Данные для точного балансового расчета пока не накоплены. Однако можно оценить баланс приближенно, и подобная оценка, как будет видно из дальнейшего, представляет определенную ценность. Материалы для составления баланса взяты из работы С. И. Кузнецова и Ф. И. Безлера (1971). Расчетный период охватывает 1965 г. Балансовое уравнение имеет вид

$$C = C_0 + C^+ - C^-,$$

где C — масса органического вещества в водоеме в конце расчетного периода; C_0 — масса вещества в водоеме в начале расчетного периода; C^+ — суммарный приход его в течение этого периода; C^- — суммарный расход.

Элементы баланса	Масса органического вещества, т С
1. Количество органического вещества в водоеме в начале расчетного периода (C_0 1 I 1965)	148 760
2. Приход органического вещества с 1 I по 31 XII 1965	
А л л о х т о н н ы й	
С речным стоком	465 200
С атмосферными осадками	9390
С промышленным и бытовым стоком (непосредственно в водоем)	Очень мала
С грунтовым стоком	» »
С золовыми осадками	» »
А в т о х т о н н ы й	
В процессе фотосинтеза фитопланктона	153 400
За счет высшей водной растительности	14 100
В процессе хемосинтеза и гетеротрофной ассимиляции углекислоты	14 060
Из разрушающихся берегов водоема и торфяных славин	3000
Из донных отложений и затопленных почв	Неизвестна (X_1)
Суммарный приход (C^+)	659 150 + X_1
3. Расход органического вещества с 1 I по 31 XII 1965	
При эксплуатации водоема (сброс через плотину)	187 700
На минерализацию (деструкцию)	423 000
В донные отложения	Неизвестна (X_2)
На инфильтрацию	Очень мала
В процессе газовыделения из водной толщи	» »
Суммарный расход (C^-)	610 700 + X_2

1. Количество органического вещества в водоеме в начале расчетного периода (C_0). При определении этой величины возможны две наиболее существенные ошибки: 1) в вычислении среднего значения ПО для водоема и 2) в пересчете перманганатной окисляемости на органический углерод. Из табл. 35 видно, что изменчивость средних сезонных значений ПО по акватории настолько незначительна, что Δ составляет всего 5—17% даже при небольшом числе пунктов наблюдения ($n=6$). Однако изменчивость результатов отдельных определений, послуживших для вычисления C_0 , могла быть более высокой. Ошибка, связанная с неточным определением пересчетного коэффициента $K = \frac{PO}{C}$, неизвестна. По-видимому, она невелика.

2. Поступление органического вещества в течение расчетного периода (C^+).

Речной сток. При вычислении массы органического вещества, поступившего с водами рек, легко ошибочно определить среднюю окисляемость воды малых рек, дающих, как сообщалось, 36% годового притока поверхностных вод. Окисляемость воды этих рек принята равной 20 мгО/л (Кузнецов и Безлер, 1971) на основании эпизодических наблюдений на отдельных реках.

Атмосферные осадки. Если при расчете этой статьи баланса и допущены ошибки, они не повлияют существенно на результирующую баланса, поскольку при всех допущениях приход органического вещества с дождем и снегом не превышает 1.5% от суммарного его прихода.

Сточные воды, грунтовые воды, воздушные массы. Промышленный и бытовой водный сток непосредственно в Рыбинское водохранилище по сравнению с естественным стоком несоизмеримо мал. Приток грунтовых вод составляет в среднем менее 0.5% от суммарного прихода воды. С учетом обычно низкого содержания органических компонентов в грунтовых водах этот источник поступления можно игнорировать. То же относится и к их осаждению из воздуха ввиду очень слабой запыленности атмосферы над водохранилищем.

Производство фотосинтеза фитопланктона. Определена радиоуглеродным методом. В ее величину внесена поправка на количество вещества, разрушающегося за период инкубации (Романенко, 1967а). Учтен также ранее неизвестный пик интенсивности фотосинтеза в слое 0.25 м от поверхности воды (Романенко и Даукшта, 1968). При всем этом ошибка определения валовой продукции фотосинтеза фитопланктона остается неизвестной.

Высшая водная растительность. Количество органического вещества, поступающего в воду в результате отмирания макрофитов, пока еще никем не определено. С. И. Кузнецов и Ф. И. Безлер приближенно оценили это количество, используя данные А. П. Белавской и Т. Н. Кутовой (1966).

Бактериальная ассимиляция углекислоты. Масса органического вещества, накапливаемая в процессах хемосинтеза и гетеротрофной ассимиляции CO_2 , более или менее точно известна для летнего периода (Кузнецов и др., 1967). Для зимы эта масса оценена с учетом правила Вант-Гоффа о термическом ускорении химических реакций. Следует иметь в виду, что применимость этого правила для открытых систем не доказана.⁵

⁵ Согласно закону действия масс, скорость химических реакций пропорциональна произведению действующих масс. В закрытой системе это произведение с течением времени уменьшается пропорционально скорости соединения масс, в открытой же динамика масс осложнена обменом системы с внешней средой.

Разрушение берегов и торфяных славин. Н. А. Зимина и В. П. Курдин (1968) указывают скорость затухания этого процесса со времени наполнения водохранилища. Исходя из этой величины, можно рассчитать количество взвесей, поступивших в водоем таким путем в 1965 г. Оно оценивается в 2 300 000 т. В этих взвешах содержится примерно 55 000 т углерода, из которых 52 000 может быть аккумулировано в водоеме. Таким образом, в воду переходит около 3 000 т С.

Извлечение органического вещества в растворенном и взвешенном состоянии со дна. Взмучивание илов и затопленных почв в таком водоеме, как Рыбинское водохранилище, — процесс огромного масштаба. Экстракция воднорастворимых органических соединений пока не поддается количественной оценке. Можно лишь предполагать, что в 1965 г. процесс извлечения растворимых форм протекал менее интенсивно, чем в первые годы формирования водоема. Поэтому соответствующая составляющая включена в балансовое уравнение в качестве неизвестной величины X_1 .

3. Потери органического вещества в течение расчетного периода (C^-)

Сброс через Рыбинский гидроузел. Рассчитан по единичным анализам, выполненным Гидрометеослужбой. Анализы относятся к толще воды в верхнем бьефе плотины.

Разрушение органического вещества до минеральных соединений. Деструкция определена кислородным методом (Кузнецов и др., 1967; Романенко, 1967а). Дыхательный коэффициент ($\frac{CO_2}{O_2}$), по литературным данным (Keys et al., 1935; Винберг, 1960), принят равным 0.8. Точность определения минерализованной массы не установлена.

Седиментация и другие процессы перехода органического вещества в донные отложения. Масштабы этих процессов не измерены. В балансовом уравнении расход на дно представлен неизвестной величиной X_2 .

Инфильтрация и улетучивание. Удаление воды из Рыбинского водохранилища в грунт не превышает 0.5% от суммарного расхода, и, следовательно, потеря органических веществ этим путем ничтожна. Сложнее оценить роль улетучивания (летучих жирных кислот, метана и других соединений). Поскольку подавляющую часть растворенного в поверхностных водах органического вещества составляют нелетучие фракции, газовыделение можно не принимать в расчет. Тем не менее его величину следует определить, так как потеря газообразных веществ едва ли окажется меньше прихода с атмосферными осадками.

Баланс органического вещества в толще воды Рыбинского водохранилища в 1965 г.

Главные элементы, результирующая и невязка баланса	Масса органического вещества, т С
Количество органического вещества в водоеме в начале расчетного периода (C_0 1 I 1965)	148 760
Суммарный приход с 1 I по 31 XII 1965 (C^+)	659 150 + X_1
Суммарный расход за то же время (C^-)	610 700 + X_2
Результирующая баланса: $C = C_0 + C^+ - C^-$	197 210 + ($X_1 - X_2$)
Количество органического вещества в водоеме 31 XII 1965 (C')	206 580
Невязка баланса: $\Delta C = C' - C$	9 370 - ($X_1 - X_2$)

Таким образом, мы имеем ряд составляющих баланса, установленных с неизвестной точностью. Две составляющих вообще неизмерены, остальные более или менее обоснованно игнорируются. Тем не менее произведенный балансовый расчет полезен, поскольку приближенность его все же может быть оценена и он может служить некоторым отправным пунктом для более точного расчета баланса органического вещества.

Вводя в балансовое уравнение известные и неопределенные величины, получим (в т С):

$$C = 148\,760 + (659\,150 + X_1) - (610\,700 + X_2) = 197\,210 + (X_1 - X_2).$$

Иначе говоря, в конце расчетного периода, т. е. 31 декабря 1965 г., в толще воды Рыбинского водохранилища, по данным баланса, была сосредоточена масса органического вещества, равная $197\,210 + (X_1 - X_2)$ т С. Фактически, по результатам прямых определений ПО (Кузнецов и Безлер, 1971), водоем в конце года заключал 206 580 т С. Отсюда можно найти невязку баланса:

$$\Delta C = 206\,580 - 197\,210 + (X_1 - X_2) = 9370 - (X_1 - X_2) \text{ т С.}$$

Если предположить, что все известные элементы баланса определены идеально точно, а исключенные действительно несущественны, то нулевая невязка возможна при $X_1 - X_2 = 9370$ т С. Это означало бы, что седиментация и прочие процессы перехода органического вещества в донные образования (X_2) несколько уступают по скорости противоположным процессам. В действительности оно, по-видимому, так и есть. Во всяком случае, как подчеркивалось выше, предположение, что Рыбинское водохранилище в сколько-нибудь существенном количестве аккумулирует органическое вещество, не находит подтверждения в представленных фактах и противоречит гидрофизическим данным водоема.

Для выяснения вопроса, какая часть органического вещества, поступающего в водохранилище всеми путями, кроме синтеза живыми организмами, подвергается деструкции в воде, были использованы материалы 1965 г. При этом было допустимо исходить из так или иначе обоснованного выше предположения, что результирующая обмена между толщей воды и дном близка к нулю ($X_1 - X_2 \rightarrow 0$).⁶

При отсутствии расхода в водохранилище к концу года было бы сосредоточено $C_0 + C^+$ т углерода

$$C_0 + C^+ = 148\,760 + 659\,150 = 807\,910 \text{ т С.}$$

В результате сброса через гидроузел потеряно

$$\frac{187\,700}{807\,910} \cdot 100 = 23.30\% \text{ С.}$$

Естественно предположить, что органическое вещество, как продуцированное организмами водохранилища, так и имеющее другое происхождение, удалялось через плотину примерно с одной относительной скоростью, т. е. этим путем того и другого израсходовано примерно 20%. Масса вещества, произведенного фитопланктоном, макрофитами и бактериями, равна

$$153\,400 + 14\,100 + 14\,060 = 181\,560 \text{ т С.}$$

⁶ Необходимо подчеркнуть, что рассматриваемая разность относится ко всему водоему. На отдельных участках может преобладать либо тот, либо другой процесс: на русловых, в частности, несомненно преобладает седиментация.

В водохранилище задерживается

$$181\,560 - \frac{181\,560}{100} \cdot 23.3 = 139\,257 \text{ т С.}$$

Масса вещества, сохранившегося в толще воды от предшествующего года и поступившего по всем каналам, кроме «продукционного», равна

$$148\,760 + 465\,200 + 9390 + 3000 = 626\,350 \text{ т С.}$$

В водохранилище задерживается

$$626\,350 - \frac{626\,350}{100} \cdot 23.3 = 480\,410 \text{ т С.}$$

Известно, что фитопланктон в Рыбинском водохранилище почти полностью (на 90%) разрушается в толще воды (Сорокин, 1958 г; Романенко и Романенко, 1969). Такова же, по-видимому, судьба и бактериальной биомассы. Ориентировочно можно оценить деструкцию в водоеме продуцированного органического вещества

$$\frac{139\,257}{100} \cdot 90 = 125\,331 \text{ т С.}$$

Поскольку суммарная деструкция равна 423 000 т С, то прочего органического вещества разрушается

$$423\,000 - 125\,331 = 297\,669 \text{ т С.}$$

Это очень большая часть остающейся в водоеме массы вещества «непродукционного» происхождения

$$\frac{297\,669}{480\,410} \cdot 100 = 62\%.$$

Если верно, что $X_1 - X_2 \rightarrow 0$ и что автохтонное органическое вещество почти полностью разрушается, то в водохранилище по сравнению с питающими его водами должно иметь место столь же большое падение концентрации органического углерода. Действительно, в 1965 г. окисляемость в гипотетической смеси речных вод составила 17.10 мг О/л, тогда как в верхнем бьефе Рыбинского гидроузла в том же году только 8.77 мг О/л, т. е. на 50% меньше. Последнее число близко к величине деструкции «непродукционного» органического вещества. И можно считать, что снижение ПО в водоеме по сравнению с реками, составляющее по многолетним данным 33%, приблизительно равно среднему превышению деструкции над первичной продукцией.

В работах Н. А. Зиминой (1965), Б. А. Скопинцева и А. Г. Бакулиной (1966), И. Л. Пыриной (1966), Б. А. Скопинцева, А. Г. Бакулиной и Н. С. Кузнецовой (1970) приводятся данные, позволяющие ориентировочно судить о соотношении количества взвешенного, коллоидного и истинно растворенного органического вещества. Эти данные, сведенные в табл. 36—39, дополняют представление о его превращениях в водохранилище. Соотношение назанных форм таково:

	мг С/л	Процент от суммы органических веществ
Взвесь		
> 5мк	0.5—1	5
1—5 мк	0.5—1.5	10
Коллоиды и тонкая взвесь		
0.01—1 мк	2.0—2.5	20
Молекулы и ионы		
< 0.01 мк	6.5—75	65

Органический углерод и перманганатная окисляемость в 1964 и 1965 гг.

Дата отбора проб	Плес	Число проб	С, мг/л			ПО, мг О/л			ПО С	
			н	ф	$\frac{\Phi}{H} \cdot 100$	н	ф	$\frac{\Phi}{H} \cdot 100$	н	ф
25/II—3/III 1964 г.	Воляжский	4	8.8	6.0	31.4	10.7	5.6	47.3	1.2	0.9
	Моложский	2	8.0	6.2	23.1	11.6	7.8	32.8	1.5	1.3
	Шекснинский	4	10.1	6.9	31.0	13.3	7.6	43.2	1.3	1.1
	Главный	12	8.7	6.4	26.9	11.4	7.1	37.5	1.3	1.1
	В среднем по водохранилищу	22	8.9	6.4	28.3	11.6	7.0	39.9	1.3	1.1
11—15/IV 1964 г.	Воляжский	6	8.6	6.2	28.3	9.4	5.2	44.4	1.1	0.8
	Моложский	2	7.8	6.3	19.2	8.5	5.9	30.6	1.1	0.9
	Шекснинский	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Главный	8	10.1	6.7	33.3	9.6	6.7	30.0	1.0	1.0
	В среднем по водохранилищу	16	9.2	6.4	30.1	9.4	6.1	35.5	1.0	1.0
15/V 1964 г.	Воляжский	6	10.2	5.8	42.6	10.2	4.9	51.4	1.0	0.8
	Моложский	6	14.6	10.0	31.1	17.3	11.8	32.0	1.2	1.2
	Шекснинский	6	10.6	7.2	32.0	12.3	7.2	43.9	1.1	1.0
	Главный	14	10.5	6.2	41.2	9.5	6.1	35.7	0.9	1.0
	В среднем по водохранилищу	32	11.2	7.0	37.4	11.6	7.2	38.5	1.0	1.0
1/VIII 1964 г.	Воляжский	4	12.1	6.1	49.6	11.8	5.9	50.1	1.0	1.0
	Моложский	4	11.8	8.9	24.7	13.8	9.8	28.7	1.2	1.1
	Шекснинский	6	12.1	6.5	46.4	12.7	6.8	46.2	1.0	1.0
	Главный	16	10.8	6.0	44.2	10.6	5.9	44.5	1.0	1.0
	В среднем по водохранилищу	30	11.4	6.5	42.8	11.6	6.3	43.1	1.0	1.0
3/XI 1964 г.	Воляжский	4	8.9	6.3	29.6	10.2	7.0	35.7	1.1	1.1
	Моложский	4	9.6	—	—	9.6	—	—	1.0	—
	Шекснинский	6	9.9	7.6	22.5	11.0	7.7	30.0	1.1	1.0
	Главный	16	12.2	6.2	49.4	13.4	6.6	51.2	1.1	1.1
	В среднем по водохранилищу	30	11.0	6.5	48.3	12.1	6.9	50.6	1.1	1.1
22/X—11/XI 1965 г.	Воляжский	6	14.3	9.5	33.5	13.1	9.0	31.2	0.9	0.9
	Моложский	4	11.8	9.7	17.8	12.1	10.0	17.7	1.0	1.0
	Шекснинский	6	12.7	8.6	32.4	11.9	7.8	34.6	0.9	0.9
	Главный	18	13.6	8.9	34.6	12.9	7.9	38.8	0.9	0.9
	В среднем по водохранилищу	34	13.3	9.0	32.3	12.7	8.3	34.4	1.0	0.9

Средние для отдельных районов и водохранилища
(25/II—3/XI 1964, 22/X—11/XI 1965 гг.)

Воляжский	30	10.5	6.7	35.8	10.9	6.3	43.4	1.05	0.92
Моложский	22	10.6	8.2	23.2	12.2	9.1	28.3	1.17	1.10
Шекснинский	28	11.1	7.4	32.9	12.2	7.4	39.6	1.08	1.00
Главный	84	11.0	6.7	38.3	11.2	6.7	39.6	1.03	1.02
В среднем по водохранилищу	164	10.8	7.0	36.1	11.5	7.0	40.3	1.07	1.02

Примечание. н — натуральная вода, ф — фильтрованная вода; $100 - \frac{\Phi}{H} \cdot 100$ — разность значений С и ПО в натуральной и фильтрованной воде, в %. Стеклоный фильтр № 4 с осадком BaSO₄ (размер пор около 10 мкм). Количество углерода определено методом сухого сжигания.

Результаты фракционирования органического вещества на стеклянном фильтре № 4
с осадком BaSO_4
(по данным табл. 36)

Плес	Взвешенное и коллоидное органическое вещество (>10 мкм), мг С/л							Истинно растворенное органическое вещество (<10 мкм), мг С/л						
	1964 г.					1965 г.		1964 г.					1965 г.	
	25/II—3/III	11—15/IV	15/V	1/VIII	3/IX	22/X—11/XI	Среднее	25/II—3/III	11—15/IV	15/V	1/VIII	3/IX	22/X—11/XI	Среднее
Волжский	2.8	2.4	4.4	6.0	2.6	4.8	3.8	6.7	6.2	5.8	6.1	6.3	9.5	6.7
Моложский	1.8	1.5	4.6	2.9	—	2.1	2.4	6.2	6.3	10.0	8.9	—	9.7	8.2
Шекснинский	3.2	—	3.4	5.6	2.3	4.1	3.7	6.9	—	7.2	6.5	7.6	8.6	7.4
Главный	2.3	3.4	4.3	4.8	6.0	4.7	4.3	6.4	6.7	6.2	6.0	6.2	8.9	6.7
В среднем по водохранилищу	2.5	2.8	4.2	4.9	4.5	4.3	3.8	6.4	6.4	7.0	6.5	6.5	9.0	7.0

Как видно, в водоеме резко преобладает истинно растворенное вещество и, может быть, в действительности его еще больше, так как не исключена потеря некоторой его части на фильтрах, которые применял Б. А. Скопинцев с сотрудниками (Скопинцев и Бакулина, 1966; Скопинцев и др., 1971).

Таблица 38

Содержание взвешенного органического вещества в 1960 и 1961 гг.
(мг С/л и % С от суммы взвешенных веществ) *

Плес	Зима		Весна (пик половодья)		Лето		Осень	
	мг/л	%	мг/л	%	мг/л	%	мг/л	%
Волжский	0.5—0.8	23	5	10—12	1.8	25	1.5	15—17
Моложский		30	2		1.3	25		
Шекснинский			1		1.5	20		
Главный	0.3	30	0.6—0.8	20	1.0	30		23

* Мембранный фильтр № 4 (размер пор 0.9 мк). Количество взвешенного органического вещества определено по потере от прокаливания взвеси.

Обращает внимание факт, что Главный плес богаче взвешенным органическим веществом, чем речные. Оснований отнести эти различия за счет фитопланктона нет (см. табл. 39). Более правдоподобно, что в Главном плесе, открытом и мелководном, трансседиментация преобладает над седиментацией, тогда как для речных плесов характерно обратное соотношение интенсивности этих процессов. Н. А. Зимина (1965) считает, что 60—70% аллохтонных органических взвесей не достигает Главного плеса. Но 30—40% взвешенного вещества все же попадает в центр водохранилища и оказывается в условиях, неблагоприятных для осаждения. При сильном ветровом перемешивании водной толщи Главного плеса органические

**Содержание взвешенного органического вещества и биомасса
фитопланктона в вегетационный период 1958 г. (мг С/л) ***

Плес	Органическая взвесь (В)	Биомасса фитопланк- тона (Б)	$\frac{Б}{В} \cdot 100$
Волжский	0.56	0.12	21
Главный:			
западный участок	0.44	0.06	14
северный участок	0.88	0.08	9
срединный участок	0.94	0.11	12
В среднем по водохрани- лищу	0.78	0.09	12

* Мембранный фильтр № 6 (размер пор 2—5 мк). Количество взвешенного органического вещества определено бихроматным методом, биомасса — по результатам прямого счета клеток водорослей.

частицы, как более легкие, интенсивнее минеральных поступают в воду со дна. Поскольку на Главный плес приходится большая часть площади водоема (около 70%, Бакулин, 1968), а водная масса этого плеса непосредственно поступает в сбросной поток (Литвинов, 1965), то естественно предположить, что в целом для грунтового комплекса водохранилища характерен процесс очищения от органического вещества. Иначе говоря, если судить по распределению взвесей, фигурирующая в балансе разность двух неизвестных ($X_1 - X_2$), по-видимому, несколько больше нуля (как это следует и из невязки баланса).

Вопрос об аккумулятивном эффекте грунтового комплекса по отношению к органическому веществу имеет принципиальное значение. От его решения зависит прогноз биологической продуктивности грунтов. Если действительно $X_1 > X_2$ и это устойчивая закономерность, то продукция и биомасса бентоса в Рыбинском водохранилище с течением времени будут уменьшаться, и в конечном счете большая часть дна водоема превратится в «пустыню». Она уже теперь недалеко от такого состояния (Мордухай-Болтовской, 1955б). Однако все это пока лишь более или менее обоснованные предположения.

Судя по величине ПО, из трех речных участков водохранилища Шекснинский и Моложский наиболее богаты органическим веществом. Но измерения ПО в пределах собственно речных участков водоема не всегда обнаруживают существенные различия по окисляемости между соответствующими водными массами. Так, по данным А. С. Киреевой (1955), Моложский и Шекснинский плесы выделяются значительно более высокой окисляемостью, чем Волжский и особенно Главный (табл. 40). Определения же окисляемости и углерода в 1964 и 1965 гг. (Скопинцев и Бакулина, 1966; Скопинцев и др., 1970) показывают менее контрастное распределение органического вещества по акватории (табл. 36). При сравнении этих данных необходимо иметь в виду, что они относятся к разным, довольно удаленным друг от друга фазам становления водоема. Большое значение имеет также суммарный приток и его внутригодовое распределение в период исследования (1953 год и предшествовавший ему 1952 были многоводными, а 1964 отличался маловодностью). Кроме того, необходимо учитывать несовпадение пунктов наблюдения у разных авторов. Возможны и некоторые расхождения в методике анализа.

Рыбинское водохранилище из-за быстрой трансформации органического вещества сравнительно слабо отражает неоднородность органического

стока. Средние за год коэффициенты вариации ПО и Σi по акватории всех верхневолжских водохранилищ почти равны (0.22 и 0.25 соответственно), тогда как для Рыбинского водохранилища $\nu_{\text{ПО}}$ значительно меньше $\nu_{\Sigma i}$ (0.09 против 0.14). Иными словами, по количеству органического вещества водохранилище однороднее, чем по количеству минерального. Это связано с избирательной трансформацией речного стока в озерном водоеме. Здесь обнаруживается высокая способность органического вещества ко всякого рода превращениям, быстрая реакция его на изменившиеся условия миграции. Минеральная компонента в общем менее активно реагирует на среду.

Т а б л и ц а 40

Окисляемость (мг $\text{O}_2/\text{л}$) воды Рыбинского водохранилища
в 1953 г.
(по Киреевой, 1955)

Период наблюдений	Плес			
	Волжский	Моложский	Шекснинский	Главный
Май	10.4	14.3	13.8	10.9
Июнь	14.1	16.0	17.4	13.8
Июль	17.5	15.2	15.3	16.2
Сентябрь	12.8	16.7	17.0	12.2
Октябрь	18.0	24.5	20.4	13.0
Среднее	14.6	17.4	16.8	13.2

Несмотря на недостаток фактического материала, представляется все же допустимым наметить некоторые черты миграции органического вещества. В водохранилище поступает извне и образуется в нем примерно $700 \cdot 10^3$ т углерода органических соединений (на первичную продукцию приходится около трети этого количества). Удаляется углерода при эксплуатации водоема примерно $200 \cdot 10^3$ т, минерализуется в толще воды $300-400 \cdot 10^3$ т С. Трансседиментация преобладает над седиментацией, как это представляется на основании балансовых расчетов, а также по характеру распределения органических взвесей с учетом гидрологических условий. Концентрация органического вещества в толще воды Главного плеса в среднем на 30 % ниже ожидаемой в результате притока речных вод. Принимая во внимание, что трансседиментация превосходит седиментацию, а деструкция первичную продукцию, такое понижение концентрации необходимо отнести почти исключительно за счет деструкционных процессов. Многолетние значения превышения скорости распада над скоростью образования первичного вещества лежат в пределах 20—40 %.

Таким образом, аллохтонное органическое вещество Рыбинского водохранилища оказывает большое влияние на трофические взаимоотношения. Оно служит важным источником углерода, азота и других биогенных элементов. Для водной толщи характерна способность освобождаться от органического вещества, а для грунтового комплекса — аккумулировать его в количествах, меньших, чем это допускают возможности взвешенного стока. Более того, на большей части водоема, по-видимому, развит процесс очищения грунтов от органических примесей.

Рыбинское водохранилище представляет собой как бы крупное очистное сооружение и, если загрязнение его не усилится, оно будет служить мощным источником чистой воды.

РАСТВОРЕННЫЕ ГАЗЫ

Режим главнейших растворенных газов — кислорода и двуокиси углерода — в Рыбинском водохранилище определяется следующими условиями: теснейшим контактом воды и атмосферы в теплое время года, длительным подледным периодом, окислением большой массы органического вещества и неполной компенсацией этого процесса фотосинтезом.

Кислород. Вследствие энергичной аэрации воды дефицит кислорода для водохранилища в общем не характерен. Во всяком случае, многолетние данные (табл. 41, 42) свидетельствуют о нормальной обеспеченности

Т а б л и ц а 41

Растворенный кислород (мг O_2 /л)

Станция	Число проб	Среднесезонные и среднегодовые значения				
		зима	весна	лето	осень	год
Пос. Мышкино	81	9.84	10.79	7.75	10.36	9.68
Разрез Брейтово-Измайлово						
ст. 2	255	9.67	11.03	8.74	12.03	10.32
ст. 3	128	10.30	11.24	8.63	11.86	10.26
ст. 4	135	12.13	11.70	8.61	11.86	10.32
Мыс Рожновский	450	10.39	11.25	9.14	11.21	10.52
Пос. Переборы	653	6.98	10.88	8.29	11.60	9.44
В среднем по водохранилищу		10.47	11.20	8.57	11.46	10.22
Вероятная ошибка		1.12	0.39	0.58	0.80	0.36
То же, в %		11	3	7	7	4

водных организмов этим газом на большей части акватории. Зимой деструкция протекает слабо, а реки постоянно доставляют кислород, поэтому содержание O_2 понижается по сравнению с осенью в среднем всего на 1 мг/л. Насыщение уменьшается на 20 %, оставаясь высоким (73 %). Степень насыщения воды Рыбинского водохранилища подо льдом в среднем такая же, как и в других водохранилищах Верхней Волги (табл. 22). Таким образом, озерный характер водоема в данном случае заметно не влияет на содержание растворенного кислорода в зимнее время.

Т а б л и ц а 42

Насыщение воды растворенным кислородом (%)

Станция	Число проб	Среднесезонные и среднегодовые значения				
		зима	весна	лето	осень	год
Пос. Мышкино	81	68	93	87	82	82
Разрез Брейтово—Измайлово						
ст. 2	255	68	93	87	100	87
ст. 3	128	71	99	88	95	88
ст. 4	135	85	97	88	95	91
Мыс Рожновский	450	75	94	92	90	88
Пос. Переборы	653	73	90	83	92	84
В среднем по водохранилищу		73.3	94.3	87.5	92.3	86.7
Вероятная ошибка		6.7	3.4	3.0	6.4	3.4
То же, в %		9	4	3	7	4

Дефицит кислорода зимой наблюдается локально, преимущественно в придонных слоях, и не каждую зиму. По наблюдениям Н. И. Аничковой (1959), наиболее бедны кислородом верховья Моложского плеса, который принимает богатые органическим веществом воды Мологи и малых рек Молого-Шекснинского междуречья. От верховьев плеса вниз дефицит постепенно затухает. В январе 1951 г., например, распределение степени насыщения было следующим (в %):

сел. Харламовское (современное устье Мологи)	14
г. Весьегонск (широкий участок залива)	33
пос. Борок-заповедник (узкий участок)	36
против устья р. Себлы	47
сел. Прозорово	51

При высоком осеннем уровне влияние болотного питания на кислородный режим Моложского плеса ничтожно (Аничкова, 1959). Действие болотных вод сильнее проявляется в годы большой предзимней сработки водохранилища. В зависимости от гидрологических условий сроки наступления кислородного минимума растянуты очень широко — от середины февраля до конца марта (табл. 43).

Т а б л и ц а 43

Минимальные количества растворенного кислорода
в Моложском плесе у Борка-заповедника в 1948—1957 гг.
(по Аничковой, 1959)

Год	Дата	Количество кислорода		Год	Дата	Количество кислорода	
		мг/л	% насыщения			мг/л	% насыщения
1948	13 II	3.0	20	1953	16 III	0.7	5
1949	26 III	4.3	29	1954	11 III	0.7	5
1950	20 III	0.6	4	1955	30 III	2.9	20
1951	5 III	1.4	10	1956	22 III	0.8	5.5
1952	7 IV	0.8	5	1957	25 II	3.6	21

Шесть лет из десяти выделяются недостатком кислорода. По Т. И. Привольневу (1954), угнетенное дыхание у теплолюбивых рыб при температуре около 0° наступает при содержании O_2 , равном 2.5 мг/л (лещ), летальная концентрация для судака 0.8 мг/л. В 1950 г., когда количество кислорода в конце зимы упало до 0.6 мг/л, был исключительно сильный замор. Затем заморные явления, хотя и не столь катастрофические, наблюдались ежегодно. В период замора рыба устремляется к западному побережью, куда вливаются относительно богатые кислородом речные воды (табл. 44).

Несмотря на то что эти реки несут довольно много воды, не меньше чем реки заболоченного Молого-Шекснинского междуречья, они не в состоянии освежить воду плеса. Поэтому нет оснований придавать столь большое значение в развитии кислородного дефицита местному болотному питанию, как это делает Н. И. Аничкова. Главная причина явления — недостаток кислорода в воде р. Мологи плюс большие массы органического вещества на дне плеса. К сожалению, еще мало известно о нынешнем кислородном режиме Моложского плеса. Он мог несколько улучшиться в связи с уменьшением суммарного количества органического

**Кислородный режим рек западного побережья водохранилища
и Моложского плеса
(по Аничковой, 1959)**

Месяц, год	Река	O ₂ , % насы- щения	Водохранилище (пункт)	O ₂ , % насы- щения
Март 1951	Ламь, Суховетка	43—54	пос. Борок-заповед- ник (русло Мо- логи)	17
Январь 1954	Реня	60	г. Вельегонск	39
Февраль 1955	Реня	51	г. Вельегонск	13
Март 1956	Кесьма	50	г. Вельегонск	9
Февраль—апрель 1957	Реня, Кесьма, Ламь	52—70	пос. Борок-заповед- ник (русло Мо- логи)	20—25

вещества в водохранилище в результате процессов самоочищения. Но в 1959 г. у Борка-заповедника и в районе Первомайских островов зимой еще отмечалось низкое содержание кислорода — порядка 2—5 мг/л в феврале—марте (Безлер и Трифонова, 1960). Ближе к Главному плесу, у сел. Брейтово, только придонные горизонты на глубине 10—15 м сильно обеднены кислородом. Вся толща воды Главного плеса в 1959 г., как и за многолетний период, достаточно насыщена O₂ (рис. 24—27). Несколько беднее этим газом вода над бывшими руслами Волги и Шексны, но предельно допустимого для рыб его содержания и здесь не наблюдается.

Дефицит кислорода развивается сначала у дна, за исключением редких случаев, когда подо льдом образуются скопления метана. В осадках и затопленных почвах, как отмечалось, наряду с аэробными процессами осуществляются анаэробные превращения веществ. Наблюдается образование метана, водорода, денитрификация и сульфатредукция (Сорокин, 1960а, 1961б; Романенко, 1965, 1966б). Наибольшее содержание метана и водорода в воде зарегистрировано в придонных слоях над заиленными грунтами на бывших руслах Волги, Мологи и Шексны (Сорокин, 1960а). В иловых отложениях водохранилища постоянно находятся летучие жирные кислоты: муравьиная, уксусная, пропионовая, масляная, валериановая и капроновая. Они хорошо используются метанобразующими бактериями и, по-видимому, служат исходным материалом при образовании метана (Романенко, 1965). Гидрохимическое значение метана и водорода состоит в том, что, поступая в аэробные условия, они активно окисляются при участии соответствующих бактерий, причем расход кислорода местами может быть значительным. Скопление метана подо льдом вызывает эффект «перевернутого дна», т. е. обратную стратификацию водной толщи по растворенному кислороду (Романенко, 1965).

Обеднение кислородом преимущественно придонных слоев воды можно иллюстрировать многочисленными примерами. Так, в Переборском заливе, по многолетним данным, поверхностные слои отличаются от придонных в среднем за зиму на 10% насыщения. В конце зимы различия, естественно, максимальны (табл. 45). С уменьшением глубины стратификация менее заметна. У Рожновского мыса, на мелководье, насыщение поверхностного слоя всего на 2% выше, чем у дна.

Учитывая основные тенденции поведения органического вещества в Рыбинском водохранилище и многолетние данные о зимнем кислородном режиме, можно утверждать: подавляющая масса воды содержит достаточное для нормальной жизни гидробионтов количество кислорода и только в Моложском плесе (примерно 3% объема водохранилища), а также в глу-

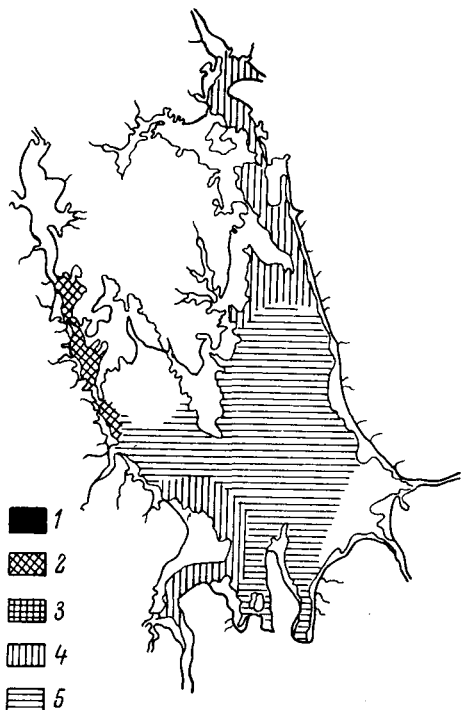


Рис. 24. Распределение кислорода (мг O_2 /л) в поверхностном слое воды в феврале 1959 г. (Безлер и Трифонова, 1960).

Для рис. 24—27: 1 — 0—2.5; 2 — 2.5—4; 3 — 4—7; 4 — 7—10; 5 — 10—14.5.

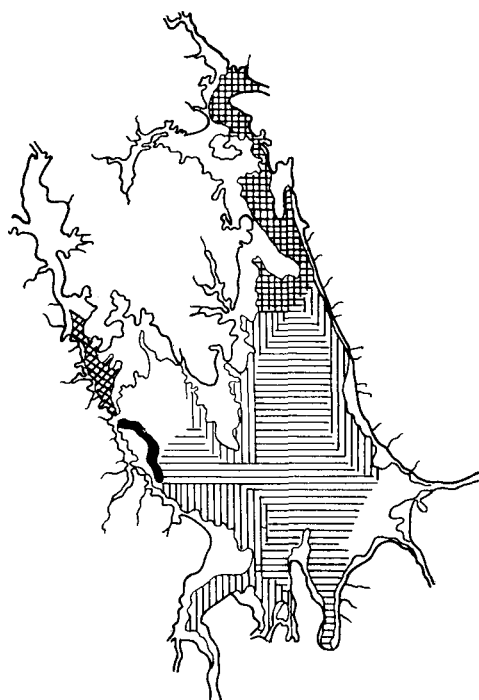


Рис. 25. Распределение кислорода в придонном слое воды в феврале 1959 г. (Безлер и Трифонова, 1960).

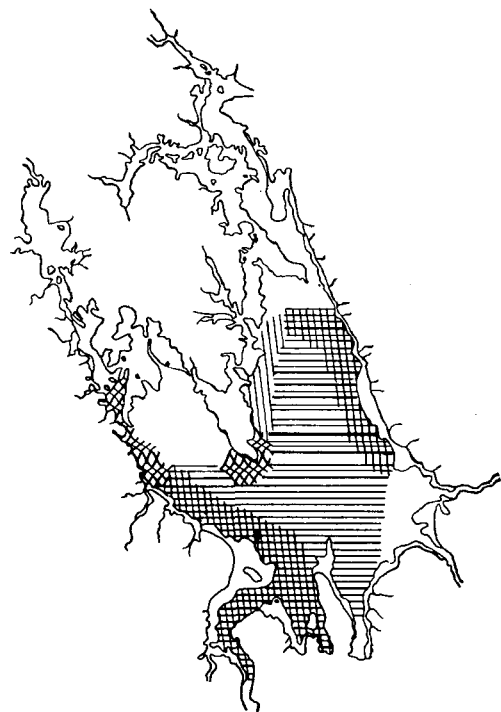


Рис. 26. Распределение кислорода в поверхностном слое воды в марте 1959 г. (Безлер и Трифонова, 1960).



Рис. 27. Распределение кислорода в придонном слое воды в марте 1959 г. (Безлер и Трифонова, 1960).

боких впадинах на других участках может наблюдаться недостаток кислорода, особенно резкий в конце суровых затяжных зим, следующих за маловодьем.

После вскрытия водоема кислород распределяется более равномерно (коэффициент вариации уменьшается втрое). Весной насыщение составляет в среднем 94, летом — 87, осенью — 92%. Летний минимум обусловлен относительно слабой аэрацией и усиленной деструкцией органического вещества. Компенсирующее действие фотосинтеза недостаточно, чтобы поднять насыщение до весеннего или осеннего уровня. Такой сезонный ход насыщения вполне соответствует факту превышения деструкции над первичной продукцией. Примечательно, что средний уровень насыщения в теплое время года не достигает 100% даже при весьма интенсивной аэрации воды. Уже один этот факт наводит на мысль, что процессы окисления в водохранилище не компенсируются фотосинтезом.

Т а б л и ц а 45

**Распределение кислорода в толще воды
в Переборском заливе
(по Безлеру и Трифиновой, 1960)**

Месяц	Глубина, м	Содержание O_2 , мг/л (глубина в м)				
		0.5	2.0	5.0	10.0	у дна
Февраль	16.0	12.8	11.6	—	11.7	12.6
Март	17.5	11.4	11.1	10.0	8.7	0.5

Судя по данным табл. 41 и 42, Волжский плес в теплое время года менее обеспечен кислородом, чем Главный, причем минимум количества O_2 сдвинут к осени, так же как и в Угличском водохранилище, у гидроузла. Волжский плес по режиму кислорода вообще существенно зависит от вышележащего водохранилища. Эта зависимость особенно отчетливо проявляется в маловодные годы. Характерно, что Волжский плес весной и осенью беднее кислородом, чем приплотинный участок Угличского водохранилища.

Стратификация по кислороду в безледный период, несмотря на перемешивание воды, выражена более резко, чем подо льдом. В поверхностном горизонте Переборского залива насыщение в среднем за лето (по многолетним наблюдениям) равно 93, в срединном — 83, в придонном — 73%. Весной и осенью стратификация слабее, причем осенью у дна насыщение даже несколько выше, чем у поверхности (92 и 89%). На мелководье у Рожновского мыса летом водная толща тоже неоднородна: в поверхностном слое — 97 и у дна 88%. Весной насыщение здесь равномерно, осенью вода стратифицирована почти как летом.

При штилевой погоде в середине лета, когда деструкционные процессы при высокой температуре воды и ила сильно активизированы, а перемешивания нет, расход кислорода у дна может быть настолько энергичным, что насыщение падает до 20%. Например, 30 июля 1960 г. в Переборском заливе концентрация O_2 составляла только 1.6 мг/л (18% насыщения), 29 июня 1961 г. в северной части Главного плеса (ст. 3) — 2.3 мг/л (23%). Однако случаи столь сильного обеднения глубинных слоев воды кислородом нечасты и носят локальный характер. В поверхностных слоях, где убыль кислорода, вызываемая окислением органического вещества, восполняется процессом фотосинтеза, количество O_2 в растворе никогда

не уменьшается до таких пределов. В среднем летнее насыщение вполне достаточно для нормального развития организмов.

Таким образом, по меньшей мере 90% водной массы Рыбинского водохранилища круглый год обеспечены кислородом настолько, что возможность кислородного голодания исключается.

Т а б л и ц а 46

Свободная углекислота (мг $\text{CO}_2/\text{л}$)

Станция	Число проб	Среднесезонные и среднегодовые значения				
		зима	весна	лето	осень	год
Пос. Мышкино	146	11.5	3.8	5.4	4.8	6.4
Разрез Брейтово—Измайлово						
ст. 2	254	19.6	9.1	4.5	3.4	9.2
ст. 3	132	8.9	4.1	3.1	3.4	4.9
ст. 4	135	8.0	5.1	3.2	3.0	4.8
Мыс Рожновский	445	8.5	5.8	3.5	3.8	5.4
Пос. Переборы	645	9.0	6.9	4.7	3.8	6.1
В среднем по водохранилищу		10.92	5.80	4.07	3.70	6.13
Вероятная ошибка		4.64	2.07	0.98	0.65	1.71
То же, в %		42	36	24	18	28

Свободная углекислота. Обращает внимание резко неоднородное распределение концентраций свободной углекислоты по водоему (табл. 46). Коэффициенты вариации CO_2 в 5—10 раз выше коэффициентов O_2 . Эту особенность распределения углекислоты нельзя отнести за счет аналитических ошибок, ибо речь идет об изменчивости средних многолетних величин. В отсутствии сколько-нибудь значительных аналитических погрешностей убеждает и сопоставление расчетных и прямых определений CO_2 (табл. 47).

Т а б л и ц а 47

Рассчитанное и определенное аналитически количество свободной углекислоты (мг $\text{CO}_2/\text{л}$)

Метод	Волжский плес (пос. Мышкино)					Главный плес									
						ст. 2					ст. 4				
						зима	весна	лето	осень	год	зима	весна	лето	осень	год
Прямое определение	11.5	3.8	5.4	4.8	6.4	19.6	9.1	4.5	3.4	9.2	8.0	5.1	3.2	3.0	4.8
Вычисление с учетом pH, солевого состава и температуры воды	9.8	4.2	4.9	7.1	5.6	18.7	9.1	5.8	4.7	9.1	9.3	4.2	3.0	3.7	4.8

Сравнивая по степени однородности поля концентраций свободной углекислоты и кислорода, необходимо учитывать, что по причине лучшей растворимости CO_2 обмен этим газом в системе вода—атмосфера осуществляется не так быстро, как обмен кислородом. Поэтому хотя поведение O_2 в меньшей мере зависит от продукционных и деструкционных процессов,

неоднородность последних более устойчиво отражается на поле концентрации CO_2 . Естественно полагать, что отношение продукция/деструкция в водоеме, которым определяется количество свободной углекислоты в растворе, столь же, если не более, изменчиво, как и концентрация CO_2 . Это означает, что для определения средних значений данного отношения с удовлетворительной для балансовых расчетов точностью (порядка $\pm 10\%$), необходимо гораздо большее количество наблюдений, чем принятое при гидробиологических исследованиях на водохранилище.

Сезонные изменения концентрации свободной углекислоты обычны: зимой CO_2 больше, чем в остальное время года. Интересно, однако, что меньше всего CO_2 осенью, а не летом, как в других водохранилищах Верхней Волги и как следовало бы ожидать теоретически.

Стратификация водной толщи по свободной углекислоте обратна стратификации по кислороду и зависит от глубины, а также, как можно предполагать, от соотношения между потреблением CO_2 в трофическом слое и выделением из илов. У мыса Рожновского, где неглубоко, а органического вещества на дне сравнительно мало, поверхностный горизонт отличается от придонного в среднем за год всего на 0.6 мг $\text{CO}_2/\text{л}$, в глубоком и заиленном Переборском заливе углекислоты у дна на 2.4 мг/л больше, чем у поверхности.

Таким образом, поведение CO_2 в воде подчинено продукционным и деструкционным процессам. Поэтому в карбонатной системе CO_2 выступает в роли наиболее независимой переменной и определяет состояние этой системы. Соотношение Ca^{++} , HCO_3' и CO_2 таково, что вода обладает высокой способностью растворять карбонаты, но эта возможность ввиду отсутствия карбонатов в грунтах реализуется в очень небольших масштабах. В таких условиях содержание Ca^{++} и HCO_3' (и, как следствие, значение Σi) в водохранилище остается таким же, как и в питающих его реках.

БИОГЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ

При изучении воды как среды обитания гидробионтов большое внимание уделяется элементам, определяющим развитие фитопланктона и погруженных высших водных растений. В Рыбинском водохранилище в начале вегетационного периода основная масса воды довольно однородна по содержанию биогенных элементов. Вследствие перемешивания происходит значительное смещение внешних вод с зимней, составляющей 40% общего объема водохранилища. В бассейне Волги внешние воды формируются на более освоенной, распаханной и, следовательно, более подверженной эрозии территории. Для них характерно повышенное содержание азота и, в частности, постоянное присутствие нитратов, повышенное содержание фосфатов и калия. Территория же водосбора Мологи, Шексны и других рек, впадающих в водохранилище, менее освоенная, более лесистая и заболоченная, дает сток бедный биогенами, но богатый органическим веществом в трудноразлагаемой форме с высоким содержанием углерода и малым количеством азота. Объем этого стока примерно в 2 раза выше волжского. Большой удельный вес внешних вод с лесной заболоченной площади водосбора обуславливает невысокое содержание биогенных элементов в водохранилище к началу вегетационного периода. Кроме того, волжские воды до некоторой степени обеднены питательными веществами, так как в Ивановском и Угличском водохранилищах оседает большая часть взвесей, богатых азотом и фосфором. Вследствие более раннего наступления половодья на Волге за счет волжских вод образуется подпор в устьевых участках малых рек, питающих водохранилище. Это способствует отложению взвесей в устьевых участках. Все указанное определяет сравнительно невысокое содержание основных биогенных элементов

к началу вегетационного периода. В мае в открытой части водохранилища содержание минерального фосфора находится в пределах 10—25 мкг/л, минерального азота — 400—600 мкг/л. Летом продукция органического вещества на сухой вес в трофогенном слое составляет 0.5—1.0 мг/л в сутки (Пырина, 1966). При содержании в продупируемом органическом веществе 0.7% фосфора и 7% азота (Gerloff a. Skoog, 1954) суточная потребность в фосфоре 3.5—7.0 мкг/л, в азоте — 35—70 мкг/л. Таким образом, запас минерального фосфора в воде обеспечивает питание растений на 3—7 дней, минерального азота — на 6—15 дней. Недостаток фосфора и азота компенсируется за счет непрерывного поступления из живых и отмерших организмов. Результирующая этих двух противоположно направленных процессов сильно варьирует, особенно в период наиболее интенсивной вегетации. Летом содержание минерального фосфора в трофогенном слое снижается до 1—3 мкг/л, минерального азота — до 100—200 мкг/л. Малое содержание биогенных элементов, надо полагать, ограничивает развитие фитопланктона. Повышение продукции фитопланктона при возрастании содержания азота и фосфора в воде общеизвестно и неоднократно описано в литературе (Россолимо, 1967).

Относительно основных биогенных элементов в водохранилище имеются следующие данные.

Азот

Воды Волги, Мологи и Шексны до заполнения водохранилища содержали значительное количество соединений минерального азота (Щербаков, 1950). Из табл. 48 видно, что наиболее богаты минеральными формами азота, особенно нитратами (до 1.2—1.4 мг N/л), были воды весеннего половодья. Летом во всех обследованных реках наблюдался отчетливый минимум минеральных форм азота. При этом нитраты и нитриты исчезали полностью, а аммонийный азот оставался в небольшом количестве. В период наблюдений содержание аммонийного азота во всех реках выражалось близкими величинами. Нитратный азот в несколько большем количестве сохранялся в Волге.

В первые годы существования водохранилища изучалось содержание минерального азота в водах Волжского плеса (Кудрявцев, 1950а). За несколькими исключениями взятие проб производилось ежемесячно в 5 пунктах разреза Борок—Коприно. Из табл. 49 видно, что в период наблюдений (1943—1946 гг.) среднегодовое содержание минерального азота не претерпевало существенных изменений по годам, несмотря на различную водность этих лет. Небольшое увеличение среднего содержания нитратов в 1944 г. не следует принимать во внимание, потому что только в этом году по всему разрезу были взяты пробы в апреле, когда содержание нитратов наиболее высоко, что и вызвало повышение среднегодовой величины до 0.24 мг/л. В первый год наблюдений (1943) нитраты до сентября совсем не были обнаружены, что, вероятно, было следствием методических погрешностей.

Изменения содержания минеральных форм азота по сезонам в первые годы существования водохранилища в водах Волжского плеса были выражены слабо и неопределенно. Лишь в летний период наблюдалось значительное уменьшение минерального азота, особенно нитратов, количество которых в это время измерялось, как правило, сотыми долями мг N/л и нередко снижалось до аналитического нуля. При сравнении табл. 48 и 49 видно, что содержание нитратов в Волжском плесе немного ниже, а аммонийного азота — несколько выше, чем было в Волге до ее зарегулирования. Среднее же содержание суммы минеральных форм азота практически не изменилось.

**Содержание минеральных форм азота (мгN/л) в Волге, Мологе и Шексене
в 1939—1941 гг.
(по Щербакову, 1950)**

Сезон	р. Волга у села Коприно		р. Молога у г. Мологи и дер. Трезубово		р. Шексна, устье	
	число проб	мин.—макс. ср.	число проб.	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.
Аммонийный азот						
Зима (XII—III)	4	$\frac{0.14-0.30}{0.20}$	6	$\frac{0.10-0.38}{0.20}$	5	$\frac{0.10-0.27}{0.19}$
Весна (IV—V)	5	$\frac{0.10-0.20}{0.12}$	5	$\frac{0.10-0.16}{0.14}$	3	$\frac{0.00-0.20}{0.17}$
Лето (VI—VIII)	5	$\frac{0.04-0.07}{0.06}$	5	$\frac{0.04-0.09}{0.07}$	4	$\frac{0.05-0.10}{0.07}$
Осень (IX—X)	2	$\frac{0.05-0.06}{0.06}$	3	$\frac{0.04-0.08}{0.06}$	—	—
Весь период наблюдений	16	$\frac{0.04-0.30}{0.11}$	19	$\frac{0.04-0.38}{0.12}$	12	$\frac{0.00-0.27}{0.14}$
Нитратный азот						
Зима (XII—III)	4	$\frac{0.06-0.80}{0.43}$	6	$\frac{0.02-0.60}{0.28}$	5	$\frac{0.10-0.40}{0.32}$
Весна (IV—V)	5	$\frac{0.30-1.20}{0.70}$	5	$\frac{0.00-1.40}{0.55}$	3	$\frac{0.04-0.25}{0.15}$
Лето (VI—VIII)	5	$\frac{0.00-0.10}{0.05}$	5	$\frac{0.00-0.01}{0.00}$	4	$\frac{0.00-0.04}{0.02}$
Осень (IX—X)	2	$\frac{0.01-0.10}{0.05}$	3	$\frac{0.00}{0.00}$	—	—
Весь период наблюдений	16	$\frac{0.00-1.20}{0.31}$	19	$\frac{0.00-1.40}{0.21}$	12	$\frac{0.00-0.40}{0.16}$

В 1944 и 1945 гг. в нескольких пробах, взятых в русловой части плеса, помимо нитратов, нитритов и аммиака, методом Кьельдаля—Иодельбауэра был определен и общий азот (Кудрявцев, 1950б). Из табл. 50 следует, что в летний период содержание общего азота увеличилось в 2—2.5 раза по сравнению с зимним. К осени его содержание снова уменьшилось.

В Главном плесе водохранилища в пункте, расположенном в 2 км к северо-востоку от затопленного г. Мологи, в вегетационный период 1946 и 1947 гг. были произведены систематические еженедельные определения содержания нитратного азота (Воронков, 1951). Наблюдения (табл. 51) показали, что среднее содержание нитратного азота в этой части Рыбинского водохранилища в летние месяцы обычно измерялось сотыми долями мг N/л. В штилевые периоды, когда усиленно развивался фитопланктон, нитраты и нитриты отсутствовали во всей толще воды. Поскольку до аналитического нуля падало не только содержание нитратов, но и нитритов, в то время как содержание фосфатов оставалось более или менее значительным даже в верхних горизонтах, П. П. Воронков пришел к заключе-

**Содержание минеральных форм азота (мг N/л) в Волжском плесе у сел. Коприно в годы заполнения водохранилища
(по Кудрявцеву, 1950а).**

Сезон	1943 г.		1944 г.		1945 г.		1946 г.		1943—1946 гг.	
	число проб	<u>мин.—макс.</u> ср.	число проб	<u>мин.—макс.</u> ср.	число проб	<u>мин.—макс.</u> ср.	число проб	<u>мин.—макс.</u> ср.	число проб	<u>мин.—макс.</u> ср.

Аммонийный азот

Зима (XII—III)	13	<u>0.12—0.54</u> 0.27	20	<u>0.11—0.26</u> 0.19	15	<u>0.09—0.60</u> 0.24	14	<u>0.17—2.49</u> 0.43	62	<u>0.09—2.49</u> 0.30
Весна (IV—V)	—	—	10	<u>0.21—0.33</u> 0.27	5	<u>0.13—0.31</u> 0.20	5	<u>0.10—0.25</u> 0.16	20	<u>0.10—0.33</u> 0.21
Лето (VI—VIII)	15	<u>0.02—0.69</u> 0.24	15	<u>0.19—0.38</u> 0.24	15	<u>0.09—0.39</u> 0.20	15	<u>0.00—0.78</u> 0.28	60	<u>0.00—0.78</u> 0.24
Осень (IX—XI)	10	<u>0.06—0.34</u> 0.16	15	<u>0.13—0.22</u> 0.16	10	<u>0.22—0.52</u> 0.39	15	<u>0.01—0.33</u> 0.12	50	<u>0.01—0.52</u> 0.21
Весь период наблюдений	38	<u>0.02—0.69</u> 0.22	60	<u>0.11—0.38</u> 0.22	45	<u>0.09—0.60</u> 0.26	49	<u>0.00—2.49</u> 0.25	192	<u>0.00—2.49</u> 0.24

Нитратный азот

Зима (XII—III)	14	<u>0.00—0.17</u> 0.04	20	<u>0.17—0.58</u> 0.37	19	<u>0.05—0.32</u> 0.24	15	<u>0.04—0.80</u> 0.27	68	<u>0.00—0.80</u> 0.23
Весна (IV—V)	5	<u>0.00</u> 0.00	10	<u>0.33—0.53</u> 0.44	7	<u>0.03—0.34</u> 0.13	5	<u>0.02—0.10</u> 0.08	27	<u>0.00—0.53</u> 0.16
Лето (VI—VIII)	15	<u>0.00</u> 0.00	15	<u>0.00—0.05</u> 0.01	15	<u>0.12—0.23</u> 0.17	15	<u>0.00—0.23</u> 0.09	60	<u>0.00—0.23</u> 0.07
Осень (IX—XI)	10	<u>0.72—0.81</u> 0.45	15	<u>0.08—0.17</u> 0.13	10	<u>0.05—0.13</u> 0.09	15	<u>0.16—0.27</u> 0.20	50	<u>0.00—0.81</u> 0.22
Весь период наблюдений	44	<u>0.00—0.81</u> 0.12	60	<u>0.00—0.58</u> 0.24	51	<u>0.03—0.34</u> 0.16	50	<u>0.00—0.80</u> 0.16	205	<u>0.00—0.81</u> 0.17

**Содержание общего азота (мг N/л) в русловой части
Волжского плеса в 1944—1945 гг.
(по Кудрявцеву, 1950б)**

Показатель	Зима (март)	Лето (июнь—июль)	Осень (сентябрь—октябрь)
Пределы колебаний	0.49—0.52	1.04—1.47	0.48—0.85
Среднее	0.51	1.23	0.74
Число проб	4	8	8

нию, что в определенные периоды развитие водорослевого планктона в водохранилище лимитируется соединениями азота. К такому же выводу пришли Н. А. и М. В. Мосевич (1954) и Н. И. Аничкова (1959), изучавшая гидрохимический режим северной части водоема.

По наблюдениям П. П. Воронкова, колебания содержания нитратов в течение летнего периода от 0 до 0.23 мг N/л, вызванные чередованием периодов усиленного потребления нитратов во время массового развития фитопланктона и пополнения их запасов после окончания этого процесса, совпадали с колебаниями количества фосфатов. К осени содержание нитратов в воде повышалось до 0.2 мг N/л и с небольшими отклонениями оставалось примерно на этом уровне до конца зимы.

Таблица 51

**Содержание нитратов (мг N/л) в районе затопленного г. Мологи в 1946—1947 гг.
(по Воронкову, 1951)**

Месяц	1947 г.		Месяц	1946 г.		Месяц	1947 г.	
	число проб	мин.—макс. ср.		число проб	мин.—макс. ср.		число проб	мин.—макс. ср.
Январь	4	0.12—0.20 0.15	Июль	15	0.00—0.04 0.03	Июль	15	0.01—0.04 0.02
Апрель	5	0.23 0.23	Август	15	0.04—0.23 0.11	Август	20	0.00—0.06 0.03
Май	10	0.04—0.07 0.06	Сентябрь	10	0.10—0.13 0.12	Сентябрь	10	0.02—0.04 0.03
Июнь	15	0.00—0.04 0.01	Октябрь	5	0.19—0.20 0.20	Октябрь	—	—

Концентрация нитратов в водах разных плесов в августе и сентябре 1946 г. выражалась близкими величинами с небольшой тенденцией к увеличению в водах Волжского плеса (табл. 52).

Определение минерального азота, более детально охватывающее все водохранилище, производилось в навигационный период 1953 г. (Киреева, 1955). При выполнении анализов вместо жидких стандартов использовались сухие имитационные шкалы, вода для устранения мутности фильтровалась через мембранный фильтр № 6. Количество проб, использованных при расчете среднемесячных величин содержания аммонийного и нитратного азота, не указано. Минимальное содержание аммонийного азота (около 0.06 мг N/л) наблюдалось в июле (табл. 53). В остальное время количество его колебалось в пределах 0.1—0.3 мг N/л и достигло максимума (0.4 мг N/л) в октябре. Содержание нитратов лишь в мае достигало 0.1—

Содержание нитратов (мгN/л) в плесах водохранилища летом и осенью 1946 г.
(по Воронкову, 1951)

Дата	Волжский		Моложский		Шекснинский		Главный	
	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.
18—19 августа	—	—	12	$\frac{0.01-0.12}{0.07}$	12	$\frac{0.01-0.08}{0.03}$	24	$\frac{0.01-0.20}{0.07}$
29—30 сентября	10	$\frac{0.14-0.23}{0.17}$	10	$\frac{0.09-0.16}{0.13}$	10	$\frac{0.04-0.11}{0.07}$	24	$\frac{0.09-0.18}{0.13}$

0.2 мг N/л. В остальные месяцы количество их измерялось сотыми долями мг N/л. Среднее содержание минерального азота во всех плесах было почти одинаковым.

Таблица 53

Среднемесячное содержание минеральных форм азота (мг N/л)
в плесах водохранилища в 1953 г.
(по Киреевой, 1955)

Сезон	Волж-ский	Молож-ский	Шекснин-ский	Главный	Среднее
-------	-----------	------------	--------------	---------	---------

Аммонийный азот

Весна (V)	0.20	0.14	0.20	0.17	0.18
Лето (VI)	0.11	0.07	0.26	0.14	0.14
(VII)	0.06	0.05	0.05	0.08	0.06
Осень (IX)	0.28	0.38	0.42	0.33	0.35
(X)	0.31	0.19	0.23	0.14	0.22
Среднее	0.19	0.17	0.23	0.17	0.19

Нитратный азот

Весна (V)	0.17	0.09	0.10	0.18	0.14
Лето (VI)	0.04	0.06	0.07	0.05	0.06
(VII)	0.06	0.05	0.04	0.06	0.05
Осень (IX)	0.05	0.10	0.08	0.04	0.07
(X)	0.04	0.05	0.04	0.05	0.05
Среднее	0.07	0.07	0.07	0.08	0.07

Н. И. Аничкова (1959), определявшая нитраты в Моложском плесе в 1955—1956 гг., получила результаты, близкие к данным, полученным А. С. Киреевой в 1953 г. Лишь весной 1956 г. было отмечено несколько большее их количество (табл. 54).

Через 20 лет после заполнения водохранилища, в 1965 г., при изучении содержания и сезонного распределения в водохранилище азотных соединений производилось определение как минерального, так и общего азота (Трифонов, 1971). Пробы брались 4 раза в год (в марте, мае, июле и октябре) на 10—12 станциях, расположенных по всему водоему, обычно с двух горизонтов — 0.5 м от поверхности и 0.5 м от дна. На русле Волги у сел. Коприно в феврале и апреле того же года были выполнены дополнительные наблюдения. Все анализы производились в нефiltroванной воде. Как и в предыдущих работах, содержание аммонийного азота и нитри-

Содержание нитратов (мг N/л) в Моложском плесе в 1955—1956 гг.
(по Аничковой, 1959)

Показатель	Зима	Весна	Лето	Осень	Среднее
Пределы колебаний	0.05—0.40	0.18	0—0.06	0.02—0.06	0—0.40
Среднее	0.18	0.18	0.02	0.04	0.11
Число проб	8	1	3	3	15

тов определялось с помощью реактивов Несслера и Грисса. Нитраты анализировались дифениламиновым методом (Д. Д. Кудрявцев и А. С. Киреева определяли нитраты по Грандваль—Ляжу). Общий азот определялся сжиганием по Кьельдалю с последующей прямой несслеризацией и колориметрированием на фотоэлектроколориметре. Этим методом определяется сумма органического и аммонийного азота. Для вычисления общего азота к этой величине прибавляется величина содержания азота нитратов и нитритов. По разности между общим и минеральным рассчитывалось содержание органического азота. Как показали анализы (Трифенова, 1971; Трифенова и Калинина, 1972), содержание соединений азота в воде колеблется в течение года в довольно широких пределах (табл. 55, 56). Количество свободных аминокислот, являющихся одной из форм органического азота, колеблется от 0 до 19 мкг N/л, что составляет до 2% органического азота (Трифенова, 1968). Содержание их в гидролизатах органического вещества изменяется в течение года от 30 до 400 мкг/л (3—18% от органического азота).

Воды разного происхождения значительно различаются как по общему содержанию азота, так и по соотношению его форм (рис. 28—30). Наиболее высокое содержание минерального и общего азота найдено в волжских водах. Самые низкие концентрации общего азота характерны для моложских вод. Воды Шекснинского и Главного плесов занимают среднее положение, причем в Шекснинском плесе общее содержание соединений азота несколько выше, чем в Главном.

В Волжском плесе минеральный азот составляет в среднем за год почти половину от общего. В Моложском и Шекснинском плесах преобладает азот органический. На долю минерального приходится в среднем лишь около 25%. В Главном плесе относительное содержание органического азота немного меньше, чем в Моложском и Шекснинском. Наименьшим содержанием аминокислот отличаются высокоцветные моложские воды.

Сезонные изменения содержания азота и соотношения его форм в разных районах водохранилища различны. В течение зимы химический состав волжских вод существенно меняется. К концу подледного периода содержание общего азота повышается. Это повышение происходит за счет увеличения содержания азота аммонийного, количество которого за 2 месяца (с середины февраля до середины апреля 1965 г.) возросло с 0.06 до 0.98 мг N/л. В моложских водах содержание соединений азота в течение зимы не претерпевает существенных изменений.

Весенние изменения содержания соединений азота наименее заметны в Главном плесе водохранилища, где еще в мае сохраняются почти не трансформированные зимние воды. В весенних моложских водах, как и зимой, содержание общего азота остается довольно низким и концентрация нитратов измеряется сотыми долями мг N/л. Вместе с тем содержание органического азота уменьшается в 1.5—2 раза, что сопровождается увеличением

Содержание минеральных форм азота (мг N/л) в плесах водохранилища в 1965 г.
(по Трифионовой, 1971)

7 Рыбинское водохранилище

Сезон	Волжский		Моложский		Шекснинский		Главный		Все водохранилище	
	число проб	$\frac{\text{мин.} - \text{макс.}}{\text{ср.}}$	число проб	$\frac{\text{мин.} - \text{макс.}}{\text{ср.}}$	число проб	$\frac{\text{мин.} - \text{макс.}}{\text{ср.}}$	число проб	$\frac{\text{мин.} - \text{макс.}}{\text{ср.}}$	число проб	$\frac{\text{мин.} - \text{макс.}}{\text{средневзвешенное}}$
Аммонийный азот										
Зима (III)	3	$\frac{0.47-0.62}{0.56}$	6	$\frac{0.04-0.08}{0.06}$	—	—	6	$\frac{0.02-0.54}{0.20}$	15	$\frac{0.02-0.62}{0.20}$
Весна (V)	5	$\frac{0.33-0.53}{0.46}$	6	$\frac{0.27-0.40}{0.34}$	4	$\frac{0.03-0.38}{0.23}$	12	$\frac{0.17-0.37}{0.28}$	27	$\frac{0.03-0.53}{0.30}$
Лето (VII)	5	$\frac{0.04-0.25}{0.09}$	4	$\frac{0.05-0.27}{0.15}$	4	$\frac{0.04-0.18}{0.11}$	7	$\frac{0.00-0.12}{0.06}$	20	$\frac{0.00-0.27}{0.07}$
Осень (X)	3	$\frac{0.01-0.02}{0.02}$	1	0.19	2	0.09	8	$\frac{0.005-0.04}{0.02}$	14	$\frac{0.005-0.19}{0.03}$
Весь период наблюдения	16	$\frac{0.01-0.62}{0.28}$	17	$\frac{0.04-0.40}{0.19}$	10	$\frac{0.03-0.38}{—}$	33	$\frac{0.00-0.54}{0.14}$	76	$\frac{0.00-0.62}{0.15}$
Нитратный азот										
Зима (III)	3	$\frac{0.31-0.47}{0.38}$	6	$\frac{0.01-0.19}{0.08}$	—	—	6	$\frac{0.16-0.46}{0.28}$	15	$\frac{0.01-0.47}{0.26}$
Весна (V)	5	$\frac{0.30-0.99}{0.71}$	6	$\frac{0.00-0.10}{0.03}$	4	$\frac{0.03-0.10}{0.08}$	12	$\frac{0.20-0.40}{0.26}$	27	$\frac{0.00-0.99}{0.27}$
Лето (VII)	5	$\frac{0.14-0.44}{0.26}$	4	$\frac{0.005-0.008}{0.007}$	4	$\frac{0.00-0.025}{0.009}$	7	$\frac{0.08-0.29}{0.13}$	20	$\frac{0.00-0.44}{0.13}$
Осень (X)	3	$\frac{0.20-0.30}{0.26}$	1	0.10	2	0.17	8	$\frac{0.09-0.30}{0.17}$	14	$\frac{0.09-0.30}{0.18}$
Весь период наблюдения	16	$\frac{0.14-0.99}{0.40}$	17	$\frac{0.00-0.19}{0.05}$	10	$\frac{0.00-0.17}{—}$	33	$\frac{0.08-0.46}{0.21}$	76	$\frac{0.00-0.99}{0.21}$

Содержание общего и органического азота (мг N/л) в плесах водохранилища в 1965 г.
(по Н. А. Трифионовой, 1971)

Сезон	Волжский		Моложский		Шекснинский		Главный		Все водохранилище	
	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. средневзвешенное
Общий азот										
Зима (III)	3	$\frac{1.63-1.75}{1.63}$	6	$\frac{0.72-0.87}{0.79}$	—	—	6	$\frac{0.95-1.44}{1.13}$	15	$\frac{0.72-1.75}{1.12}$
Весна (V)	5	$\frac{1.24-1.92}{1.60}$	6	$\frac{0.60-1.12}{0.80}$	4	$\frac{0.56-1.18}{0.83}$	12	$\frac{0.89-1.20}{1.03}$	27	$\frac{0.56-1.92}{1.05}$
Лето (VII)	5	$\frac{1.25-1.92}{1.61}$	4	$\frac{1.23-1.88}{1.57}$	4	$\frac{1.07-2.40}{1.51}$	7	$\frac{1.0-1.89}{1.42}$	20	$\frac{1.00-2.40}{1.45}$
Осень (X)	3	$\frac{1.34-1.99}{1.65}$	1	0.90	1	1.53	8	$\frac{0.89-1.62}{1.17}$	13	$\frac{0.89-1.99}{1.24}$
Весь период наблюдений	16	$\frac{1.24-1.99}{1.64}$	17	$\frac{0.60-1.88}{1.02}$	9	$\frac{0.56-2.40}{—}$	33	$\frac{0.89-1.89}{1.19}$	75	$\frac{0.56-2.40}{1.21}$
Органический азот										
Зима (III)	3	$\frac{0.61-0.78}{0.72}$	6	$\frac{0.57-0.77}{0.63}$	—	—	6	$\frac{0.48-0.73}{0.63}$	15	$\frac{0.48-0.78}{0.64}$
Весна (V)	5	$\frac{0.28-0.59}{0.42}$	6	$\frac{0.15-0.73}{0.43}$	4	$\frac{0.10-1.05}{0.52}$	12	$\frac{0.38-0.65}{0.49}$	27	$\frac{0.10-1.05}{0.48}$
Лето (VII)	5	$\frac{0.79-1.62}{1.25}$	4	$\frac{1.08-1.82}{1.41}$	4	$\frac{0.90-2.36}{1.39}$	7	$\frac{0.80-1.71}{1.22}$	20	$\frac{0.79-2.36}{1.24}$
Осень (X)	3	$\frac{1.03-1.77}{1.36}$	1	0.61	1	1.27	8	$\frac{0.72-1.38}{0.98}$	13	$\frac{0.61-1.77}{1.03}$
Весь период наблюдений	16	$\frac{0.28-1.77}{0.94}$	17	$\frac{0.15-1.82}{0.77}$	9	$\frac{0.10-2.36}{—}$	33	$\frac{0.38-1.71}{0.83}$	75	$\frac{0.10-2.36}{0.85}$

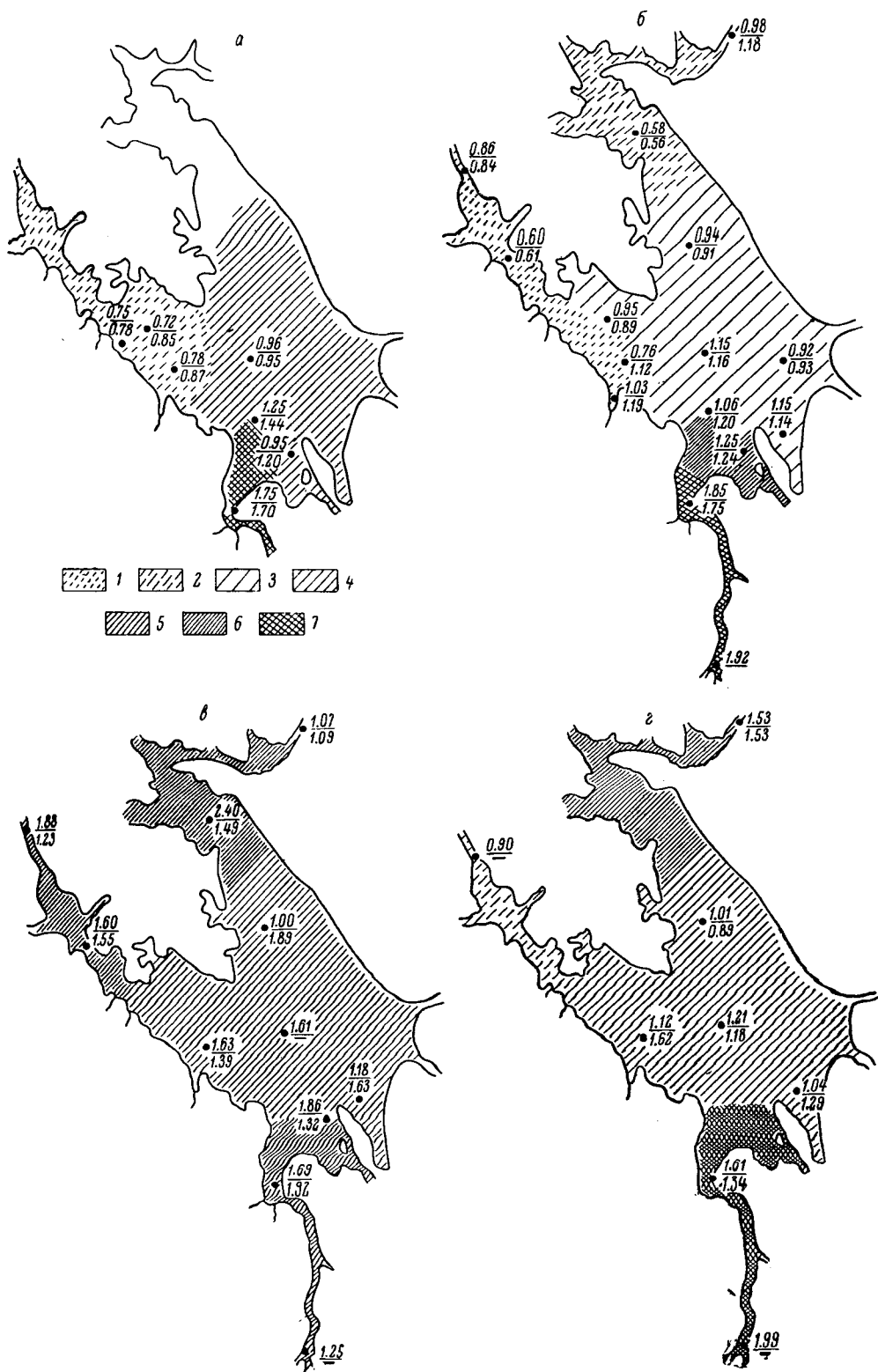


Рис. 28. Распределение общего азота в 1965 г. (числитель — поверхность, знаменатель — дно).

а — зима; б — весна; в — лето; г — осень. Среднее содержание общего азота (мг N/m³): 1 — 0,70—0,80; 2 — 0,80—0,90; 3 — 1,00—1,10; 4 — 1,10—1,20; 5 — 1,40—1,50; 6 — 1,50—1,60; 7 — > 1,60.

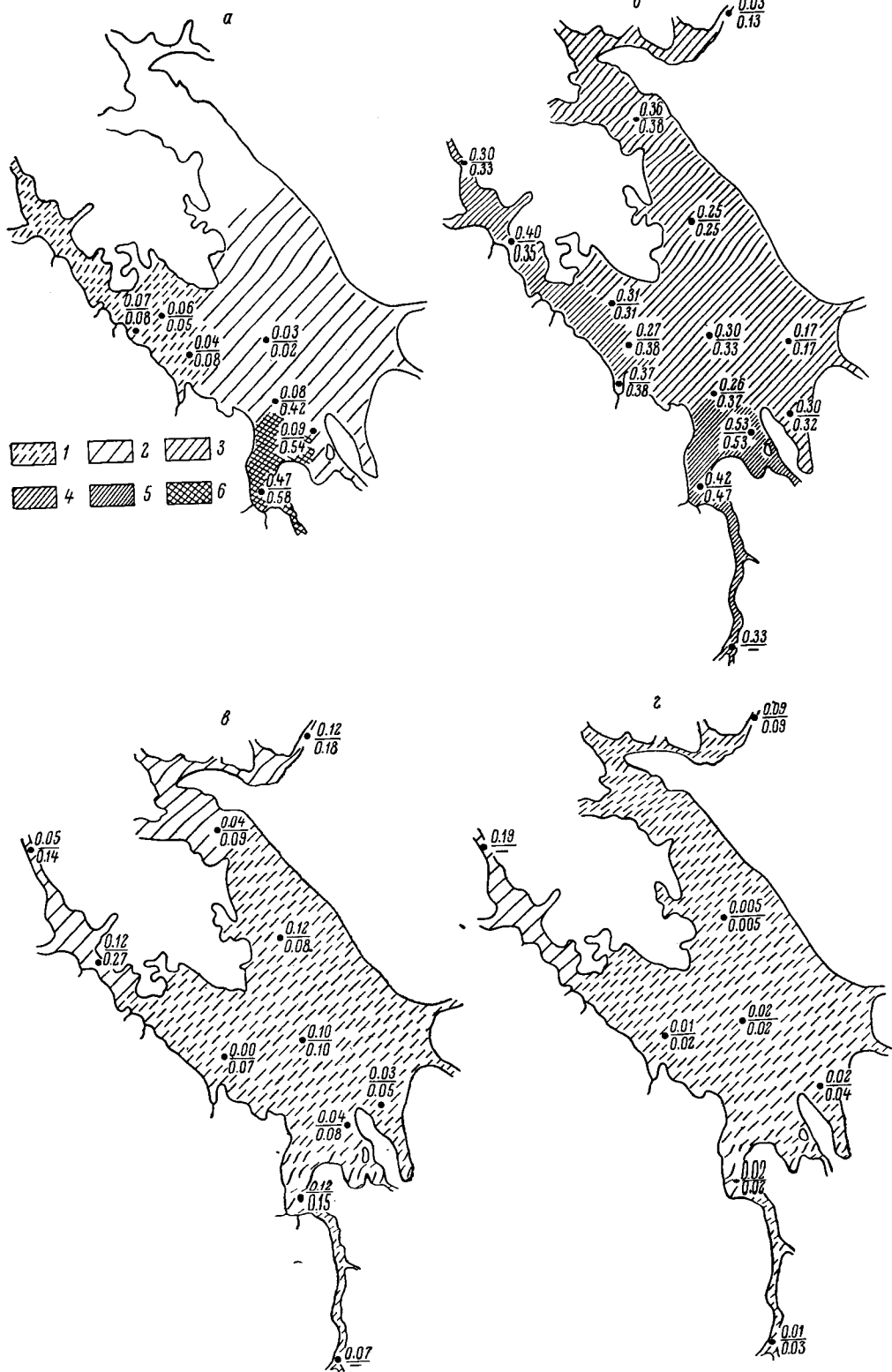


Рис. 29. Распределение аммонийного азота в 1965 г. (числитель — поверхность, знаменатель — дно).

а — зима; б — весна; в — лето; г — осень. Среднее содержание аммонийного азота (мг N/л): 1 — 0.01—0.10; 2 — 0.10—0.20; 3 — 0.20—0.30; 4 — 0.30—0.40; 5 — 0.40—0.50; 6 — 0.50—0.60.

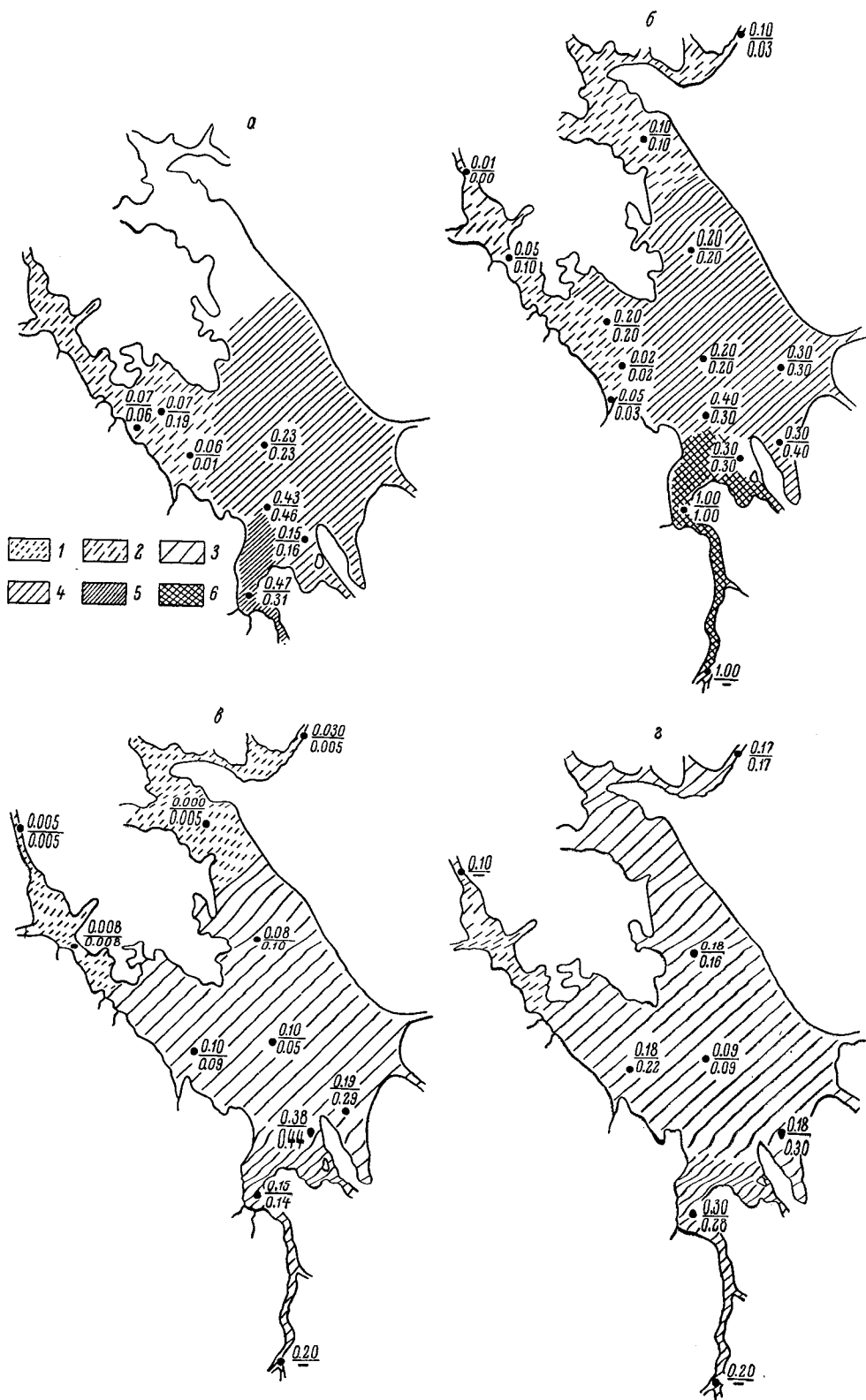


Рис. 30. Распределение нитратного азота в 1965 г. (числитель — поверхность, знаменатель — дно).

а — зима; б — весна; в — лето; г — осень. Среднее содержание нитратного азота (мг. N/л): 1 — < 0.01 ; 2 — $0.01-0.10$; 3 — $0.10-0.20$; 4 — $0.20-0.30$; 5 — $0.30-0.40$; 6 — $0.70-0.80$.

концентрации азота аммонийного, достигающей примерно 60% от общего азота. В Волжском плесе, как и в других, содержание органического азота весной уменьшается. Но в отличие от них снижается и концентрация азота аммонийного. Содержание же нитратного азота возрастает в несколько раз и почти достигает 1 мг/л. Таким образом, в весенний период воды Волжского плеса характеризуются не только более высоким содержанием общего азота, но и иным соотношением его форм.

В летний период, когда во всех плесах, кроме Волжского, содержание общего азота значительно возрастает, воды разного происхождения различаются по содержанию общего азота очень незначительно. В волжских водах органический азот составляет несколько меньшую долю, а содержание минерального азота, значительно уменьшившееся против весеннего, все же остается более высоким, чем в других районах водохранилища.

К осени в Главном и особенно Моложском плесах уменьшается концентрация общего азота. В Шекснинском происходит лишь незначительное изменение в соотношении отдельных форм.

Хотя сезонные изменения в разных районах водохранилища протекают различно, все же можно отметить общие для всего водоема закономерности. Так, максимальное количество общего азота отмечается в летний период. После летнего максимума содержание общего азота постепенно снижается. В зимний и весенний периоды концентрации его различаются, как правило, незначительно.

Максимальное содержание органического азота (в среднем 85% от общего азота) отмечается летом. Затем оно постепенно снижается до минимальных величин, наблюдавшихся в весенний период (в среднем 45% от общего). Сезонные изменения содержания аминокислот имеют неопределенный характер. Небольшое увеличение их содержания наблюдается в позднеосенний период и перед вскрытием водоема. В июле при интенсивном цветении синезеленых и высоком содержании органического азота количество свободных аминокислот в воде уменьшается.

Содержание минерального азота минимально в летний период. Концентрация нитратов в это время обычно измеряется сотыми или тысячными долями мг N/л и нередко снижается до аналитического нуля. После летнего минимума количество минерального азота постепенно возрастает и достигает максимальных величин весной, когда минеральные соединения становятся преобладающими формами (около 55% от общего азота). При этом аммонийный и нитратный азот содержатся примерно в равном количестве. Концентрация же нитритного азота весной, как и в летне-осенний период, выражается тысячными долями мг N/л. И лишь зимой содержание нитритов в водохранилище увеличивается (в среднем до 0.020 мг N/л).

При сопоставлении содержания минерального азота в Волге, Мологе и Шексне до создания водохранилища и в разные годы его существования (табл. 57) видно, что в Моложском, Шекснинском и Главном плесах оно за это время существенных изменений не претерпело. Наиболее значительные изменения наблюдались в Волжском плесе, где в последние годы суммарное содержание минерального азота возросло более чем в 2 раза. Примерно так же увеличилось содержание и общего азота (табл. 58). Таким образом, можно считать, что в последние годы происходит постепенное обогащение Волжского плеса соединениями азота.

Известно, что на режим биогенных элементов в водоемах все возрастающее влияние оказывают сточные воды. Наибольшее количество соединений азота поступает в водохранилища Верхней Волги со сточными водами городов Калинина и Череповца (Драчев и др., 1971). При этом в Волгу со сточными водами г. Калинина связанного азота поступает в несколько раз больше, чем в Шексну со стоками Череповца. В состав стоков г. Ка-

Т а б л и ц а 57

Содержание минерального азота (мг N/л) в разные годы (среднее за год) в реках (до зарегулирования) и плесах водохранилища

Год	Волга	Молога	Шексна		
1939—1941	0.42	0.33	0.30		
	Волж-ский	Молож-ский	Шекснин-ский	Главный	Среднее для водохрани-лища
1943—1946	0.36	—	—	—	—
1953	0.26	0.24	0.30	0.25	0.26
1965	0.70	0.24	—	0.36	0.37

линина входит значительное количество промышленных сточных вод с высоким содержанием аммонийного азота. Вследствие этого в Волжском плесе содержание азота увеличивается за счет минеральных форм.

Т а б л и ц а 58

Содержание общего азота (мг N/л) в Волжском плесе в 1944—1945 и 1965 гг.

Год	Зима		Весна		Лето		Осень		Среднее	
	число проб	мг N/л	число проб	мг N/л	число проб	мг N/л	число проб	мг N/л	число проб	мг N/л
1944—1945	4	0.51	—	—	8	1.23	8	0.74	20	0.83
1965	8	1.55	3	1.84	5	1.61	3	1.65	19	1.66

Те же авторы показали, что увеличение содержания минерального азота под влиянием сточных вод г. Череповца, сбрасываемых в меньшем количестве и значительно разбавленных, обнаруживается только в непосредственной близости от глубинного выпуска городской канализации.

Как уже указывалось, летом в водохранилище содержание не только органического, но и общего азота значительно выше, чем весной. Результаты определений содержания азота в различных частях водохранилища и данные К. А. Бакулина (1968), характеризующие объемы этих участков при различных уровнях наполнения водоема, позволили рассчитать общее количество соединений азота, содержащееся во всей массе водохранилища (Трифонов, 1969). Такие расчеты, учитывающие как содержание соединений азота в водах разного происхождения, так и распределение этих вод в водоеме, были произведены для весеннего (середина мая) и летнего (конец июля) периодов. Установлено, что концентрация общего азота в воде возросла за этот период в среднем на 40%. С. И. Кузнецов (1967) в летние месяцы 1960 г. также отмечал увеличение связанного азота в водохранилище. По его предположению, эта прибавка может быть связана с процессами фиксации атмосферного азота.

Расчет основных элементов баланса азота в водохранилище за период с середины мая до конца июля показал (табл. 59), что за расчетный период в водоем поступило около 10 тыс. т соединений азота. Из них 9 тыс. т поступило с речным стоком и около 1 тыс. т дали в сумме атмосферные осадки,

промышленно-бытовые стоки и размыв торфяников. В результате превышения приходных элементов баланса над расходными количество азота в водоеме должно было увеличиться за расчетный период на 7.8 тыс. т. Из табл. 59 видно, что к концу расчетного периода фактическое увеличение соединений азота в водоеме превышает расчетное. Невязка баланса составляет 6.3 тыс. т. Расчет ошибок баланса показал, что невязка азотного баланса превышает величину его суммарной ошибки, равную 8%, и не может быть объяснена ошибками баланса. Причина невязки, по-видимому, заключается в том, что при составлении баланса не были учтены внутриводоемные процессы, влияющие на пополнение водоема соединениями азота.

Т а б л и ц а 59

Баланс азота в водохранилище (с середины мая по конец июля)

Элементы баланса	Объем воды, км ³	№ общий, тыс. т
Наличие в водной массе в начале расчетного периода (середина мая)	19.343	20.360
Приходные:		
речной сток	6.898	9.232
атмосферные осадки	0.740	0.444
промышленно-бытовые стоки	0.036	0.254
размыв торфяников		0.275
В сумме	27.017	30.565
Расходные:		
сброс через гидроузел	1.887	2.415
испарение	0.930	—
фильтрация дном	0.070	0.084
В сумме	2.887	2.499
Наличие в водоеме в конце июля		
расчетное по балансу	24.130	28.066
фактическое	23.689	34.412
Невязка баланса	—0.441	+6.346

Приближенная оценка значения таких внутриводоемных процессов, как обмен соединениями азота между донными отложениями и водой, разложение растительности зоны временного затопления, седиментация взвешенных веществ и аккумуляция соединений азота в донных отложениях, произведенная на основе ранее проведенных наблюдений и расчетов (Трифенова, 1963, 1966), показала, что поступление соединений азота в воду за счет перечисленных процессов составляет в сумме около 16% неучтенного прихода азота. Процессы денитрификации и осаждение соединений азота вместе со взвесями ведут к уменьшению связанного азота в водной массе и в летний период не только уравнивают поступление азота из донных отложений и высшей водной растительности, но значительно превышают его. Таким образом, перечисленные внутриводоемные процессы, не учтенные при составлении баланса, не являются существенным источником пополнения водоема азотом в летний период и не могут быть причиной невязки баланса.

Повышение летом общего содержания азота главным образом в районах, относительно бедных минеральным азотом, а также существование в этот период вполне достоверной коррелятивной связи между общим содержанием азота и количеством фитопланктона (Трифенова, 1969) позволили предположить, что фактором, существенно влияющим на увеличение соединений азота в водоеме и ставшим причиной невязки баланса, является процесс азотфиксации.

Реальность такого предположения в какой-то мере подтверждается литературными данными. Список водных организмов, способных связывать молекулярный азот, постепенно увеличивается (Allen, 1963; Goering et al., 1966; Pringsheim, 1968, и др.). Высказываются предположения о фиксации азота естественными биоценозами синезеленых водорослей с бактериями и, возможно, с грибами (Савватеев, 1968). Непосредственные определения интенсивности фиксации азота, выполненные группой американских исследователей (Dugdale et al., 1959; V. Dugdale a. R. Dugdale, 1962; Goering a. Neess, 1964) с использованием стабильного изотопа N^{15} , показали, что в ряде природных и зарегулированных водоемов величина фиксации молекулярного азота достигает значительных величин — до 130 мкг N/л в сутки.

На основе имеющихся данных можно сделать следующее заключение. До создания водохранилища воды Волги, Мологи и Шексны содержали значительное количество минеральных соединений азота. Среднегодовое содержание минерального азота в них составляло 0.30—0.42 мг N/л. Наибольшее количество минерального азота, особенно нитратного, отмечалось в водах весеннего половодья.

В первые годы после наполнения водохранилища в Волжском плесе суммарное содержание минерального азота практически не изменилось. Произошло лишь уменьшение амплитуды сезонных колебаний, а также небольшое увеличение количества восстановленного (аммонийного) азота за счет снижения содержания его окисленной формы (нитратов).

Наблюдения, проведенные в 1965 г., свидетельствуют о существенных изменениях содержания минерального азота, происходящих в последние годы в Волжском плесе, где суммарное количество аммонийного и нитратного азота увеличилось примерно в 2 раза против предыдущих лет. При этом в зимний период значительно возросло содержание аммонийного азота, а в весенний — нитратного. В других плесах значительных изменений концентрации минерального азота не наблюдалось.

Общее содержание связанного азота в Рыбинском водохранилище составляет в среднем 1.21 мг N/л. Наибольшее его количество, как и минерального, отмечается в водах Волжского плеса. Источником обогащения волжских вод соединениями азота, особенно минерального, следует считать бытовые и промышленные стоки г. Калинина. Основной формой азота в Рыбинском водохранилище является азот органический, составляющий в среднем 70% от общего. Особенно высока концентрация органического азота в летний период, когда в среднем для всех плесов она равна 1.24 мг/л, что составляет 86% от общего.

Значительное повышение в летний период концентраций общего азота в водохранилище, результаты балансовых расчетов, а также количественная зависимость между связанным азотом и содержанием фитопланктона указывают на возможность пополнения водоема соединениями азота за счет азотфиксации.

Фосфор

По данным А. П. Щербакова (1950), воды Волги, Мологи и Шексны до заполнения Рыбинского водохранилища содержали значительное количество фосфатов. Даже в период летнего минимума, обусловленного развитием фитопланктона, содержание фосфатов в реках не снижалось ниже 10 мкг P/л (табл. 60). Особый интерес, как указывает автор, представляет содержание биогенных элементов в водах весеннего половодья, которые при малой проточности Рыбинского водохранилища задерживаются почти весь вегетационный период и способствуют продукции фитопланктона. Как видно из табл. 60, в этот период вода рек богата фосфатами. Во всех

реках их содержание выражается близкими величинами, несколько более значительными в Мологе, возможно, вследствие того, что река богаче мелководьями и в ней чаще возникают восстановительные условия.

Т а б л и ц а 60

Содержание фосфатов (мкг Р/л) в Мологе, Шексне и Волге в 1939—1941 гг.
(по Щербакову, 1950)

Сезон	Молога у г. Мологи и дер. Трезубово		Шексна, устье		Волга у сел. Коприно	
	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.
Зима (XII—III)	9	$\frac{10-94}{48}$	4	$\frac{26-33}{30}$	6	$\frac{13-52}{36}$
Весна (IV—V)	5	$\frac{13-65}{40}$	3	$\frac{16-50}{36}$	6	$\frac{16-48}{31}$
Лето (VI—VIII)	8	$\frac{10-55}{30}$	4	$\frac{13-33}{23}$	6	$\frac{10-36}{20}$
Осень (IX—X)	3	$\frac{10-23}{19}$	—	—	3	$\frac{10-20}{14}$
Среднее		$\frac{10-94}{34}$		$\frac{13-50}{30}$		$\frac{10-52}{25}$

Содержание фосфатов в Волжском плесе в период заполнения водохранилища (1943—1946 гг.) определял Д. Д. Кудрявцев (1950а). В табл. 61 приведены средние данные его ежемесячных определений на 5 станциях Копринского разреза. При сопоставлении табл. 60 и 61 можно заметить, что в первые годы существования водохранилища, когда влияние процессов распада затопленной растительности было особенно велико, концентрация фосфатов в Волжском плесе увеличилась и примерно в 2 раза

Т а б л и ц а 61

Содержание фосфатов (мкг Р/л) в Волжском плесе у сел. Коприно в годы
заполнения водохранилища
(по Кудрявцеву, 1950а)

Сезон	1943 г.		1944 г.		1945 г.		1946 г.	
	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.
Зима (XII—III)	15	$\frac{17-84}{38}$	20	$\frac{9-210}{77}$	20	$\frac{<4-26}{12}$	14	$\frac{13-36}{29}$
Весна (IV—V)	5	$\frac{17-26}{23}$	10	$\frac{97-197}{118}$	8	$\frac{9-88}{52}$	5	$\frac{35-66}{54}$
Лето (VI—VIII)	15	$\frac{31-66}{48}$	15	$\frac{4-48}{22}$	15	$\frac{<4-53}{17}$	15	$\frac{<4-105}{43}$
Осень (IX—XI)	10	$\frac{31-66}{48}$	15	$\frac{9-16}{23}$	10	$\frac{31-39}{36}$	15	$\frac{48-114}{73}$
Среднее		$\frac{17-84}{39}$		$\frac{4-210}{62}$		$\frac{<4-88}{29}$		$\frac{<4-114}{50}$

превышала их содержание в реке до сооружения плотины. Исключение составил очень маловодный 1945 год.

В 1946/47 г. на большом аналитическом материале прослежен сезонный ход изменения содержания фосфатов в пункте, расположенном в 2 км к востоку от затопленного г. Мологи (Воронков, 1953а). Отбор проб производился 2—3 раза в месяц с 5 горизонтов. Всего в этом пункте выполнено более 100 определений (табл. 62).

Т а б л и ц а 62

Содержание фосфатов (мкг Р/л) в районе затопленного г. Мологи в 1946/47 г.
(по Воронкову, 1953а)

Месяц	1947 г.		Месяц	1946 г.		Месяц	1947 г.	
	число проб	мин.—макс. ср.		число проб	мин.—макс. ср.		число проб	мин.—макс. ср.
Январь	4	$\frac{36-37}{36}$	Июль	15	$\frac{5-91}{44}$	15	$\frac{14-41}{28}$	
Апрель	5	$\frac{24-25}{25}$	Август	15	$\frac{7-100}{62}$	15	$\frac{10-36}{30}$	
Май	10	$\frac{103-160}{135}$	Сентябрь	10	$\frac{94-100}{96}$	10	$\frac{31-49}{37}$	
Июнь	15	$\frac{8-18}{13}$	Октябрь	5	$\frac{95-98}{96}$	—	—	

Весной по мере наполнения водохранилища паводочными водами содержание фосфатов постепенно увеличивается и к концу наполнения (май) достигает кратковременного максимума. Летом в период интенсивного развития фитопланктона происходит резкое снижение их концентрации — до нескольких мкг Р/л. После прекращения цветения содержание фосфатов снова увеличивается и достигает максимальных для осенне-зимнего периода величин. К середине зимы оно значительно снижается и падает до зимнего минимума. Последний, по мнению П. П. Воронкова, обусловлен выносом образовавшихся в придонных слоях фосфатов во время зимней сработки уровня и заполнением водохранилища в этот период зимними речными водами с низким содержанием фосфатов.

Из приведенных данных можно видеть, что в 1947 г. концентрация фосфатов в летне-осенний период изменялась так же, как и в 1946 г., однако эти изменения происходили на значительно более низком уровне (табл. 62). Высокое содержание фосфатов в 1946 г. вызвано, по-видимому, тем, что в этом году по сравнению с предшествующими и особенно маловодным 1945 годом уровень водохранилища повысился, вследствие чего вновь были залиты большие площади мелководий. О среднем содержании фосфатов в летне-осенний период 1946 г. в разных плесах водохранилища дает представление табл. 63. В каждом плесе пробы отбирались не менее, чем на 2 станциях с 5—6 горизонтов (Воронков, 1951).

Наиболее полные наблюдения, охватывающие одновременно все плесы водохранилища, были выполнены в 1953 г. (Киреева, 1955). Фосфаты определялись, как и в предыдущих работах, по методу Дениже—Аткинса, однако колориметрирование производилось с помощью сухих стандартов. Пробы отбирались во время регулярных рейсов на 33 станциях, расположенных в открытой части водохранилища и в мелководной прибрежной зоне, с двух горизонтов — 0.5 м от поверхности и 0.5 м от дна. Количество проб, использованных при расчете среднемесячных величин содержания фосфатов по плесам, не указано.

Содержание фосфатов (мкг Р/л) в плесах водохранилища летом и осенью 1946 г.
(по Воронкову, 1951)

Дата	Моложский		Шекснинский		Волжский		Главный	
	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.
18—19/VIII	12	$\frac{27-44}{34}$	12	$\frac{52-61}{55}$	—	—	23	$\frac{56-92}{79}$
29—30/IX	10	$\frac{99-100}{100}$	10	$\frac{69-100}{88}$	10	$\frac{92-100}{97}$	24	$\frac{50-1000}{114}$

Результаты наблюдений (табл. 64) показывают, что в 1953 г. содержание фосфатов резко снизилось против наблюдавшегося в первые годы существования водохранилища. По-видимому, к 1953 г. распад органического вещества затопленной растительности в основном закончился, химический режим водоема, в частности по содержанию фосфатов, достиг известной степени стабилизации. Различия плесов по концентрации фосфатов стали незначительны. Наибольшее среднегодовое значение отмечено в Волжском плесе. В этом же плесе менее отчетливо выражен летний минимум. Присутствие фосфатов в разгар вегетационного периода, хотя и в малых количествах, иногда близких к аналитическому нулю, при полном исчерпании минеральных форм связанного азота отмечалось П. П. Воронковым (1953а), Н. А. и М. В. Мосевич (1954) и Н. И. Аничковой (1959). Эти авторы приходят к общему выводу, что содержание фосфатов не лимитирует развитие фитопланктона в водохранилище. Однако Стрикленд (Strickland, 1965) показал, что концентрация фосфатов менее 5 мкг Р/л ограничивает развитие некоторых водорослей. В опытах с диатомовыми Кетчум (Ketchum, 1939) наблюдал снижение скорости деления клеток при концентрации фосфатов менее 17 мкг Р/л.

Таблица 64

Содержание фосфатов (мкг Р/л) в плесах водохранилища
в 1953 г. (среднее за месяц)
(по Киреевой, 1955)

Сезон	Молож- ский	Шекс- нинский	Волжский	Главный	Среднее
Весна (V)	20	18	25	29	23
Лето (VI)	8	13	22	9	13
(VII)	6	1	12	4	6
Осень (IX)	18	18	15	2	13
(X)	19	10	16	11	14
(XI)	—	—	12	35	24
Среднее	14	12	17	15	15

Через 20 лет после заполнения водохранилища, в 1965 г., наряду с определением фосфатов впервые определялось содержание общего фосфора (Монакова, 1968). Наблюдения производились во все сезоны года в речных плесах и в открытой части водохранилища. Пробы отбирались с двух горизонтов — 0.5 м от поверхности и 0.5 м от дна. Фосфор определялся в нефилтрованной воде. Всего выполнено 75 определений общего фосфора (табл. 65, рис. 34). Данные о содержании фосфатов в Шекснинском плесе

(табл. 66) заимствованы из работы Г. В. Кузьмина и В. А. Елизаровой (1967), поскольку С. В. Монакова не определяла фосфаты в этом плесе весной и осенью.

Т а б л и ц а 65

Содержание общего фосфора (мкг Р/л) в плесах водохранилища в 1965 г.
(по Монаковой, 1968)

Сезон	Моложский		Шекснинский		Волжский		Главный		Все водохранилище	
	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. средне- взвешенное
Зима (III)	6	$\frac{15-27}{23}$	—	—	2	$\frac{31-37}{34}$	6	$\frac{24-48}{34}$	14	$\frac{15-48}{33}$
Весна (V)	6	$\frac{40-50}{45}$	4	$\frac{61-71}{67}$	5	$\frac{37-87}{73}$	6	$\frac{29-37}{34}$	21	$\frac{29-87}{46}$
Лето (VII)	4	$\frac{26-32}{31}$	4	$\frac{44-77}{61}$	5	$\frac{43-78}{64}$	8	$\frac{20-54}{29}$	21	$\frac{20-78}{36}$
Осень (X)	4	$\frac{29-33}{32}$	4	$\frac{40-86}{64}$	3	$\frac{65-76}{70}$	8	$\frac{34-59}{44}$	19	$\frac{29-86}{48}$
Среднее		$\frac{15-50}{33}$		$\frac{40-86}{—}$		$\frac{31-87}{60}$		$\frac{20-59}{35}$		$\frac{15-87}{41}$

Как видно из указанных таблиц и рисунков, наиболее высоким содержание общего фосфора и фосфатов было в Волжском плесе. На втором месте стоит Шекснинский плес. Наименьшие концентрации наблюдались в Моложском и Главном плесах.

Т а б л и ц а 66

Содержание фосфатов (мкг Р/л) в плесах водохранилища в 1965 г.
(по Монаковой, 1968)

Сезон	Моложский		Шекснинский		Волжский		Главный		Все водохранилище	
	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. средне- взвешенное
Зима (III)	6	$\frac{5-17}{13}$	—	—	2	$\frac{26-28}{27}$	6	$\frac{8-26}{19}$	14	$\frac{5-28}{19}$
Весна (V)	—	—	5	$\frac{5-23}{12}$	—	—	—	—	—	—
Лето (VII)	4	$\frac{11-13}{12}$	10	$\frac{4-42}{20}$	5	$\frac{13-40}{31}$	8	$\frac{0*-22}{6}$	27	$\frac{0*-42}{8}$
Осень (X)	2	$\frac{15-16}{16}$	6	$\frac{8-44}{32}$	3	$\frac{47-51}{49}$	2	$\frac{14-17}{16}$	13	$\frac{8-51}{21}$
Среднее		$\frac{5-17}{14}$		$\frac{4-44}{21}$		$\frac{13-51}{36}$		$\frac{0*-26}{14}$		$\frac{0*-51}{16}$

* Аналитический нуль.

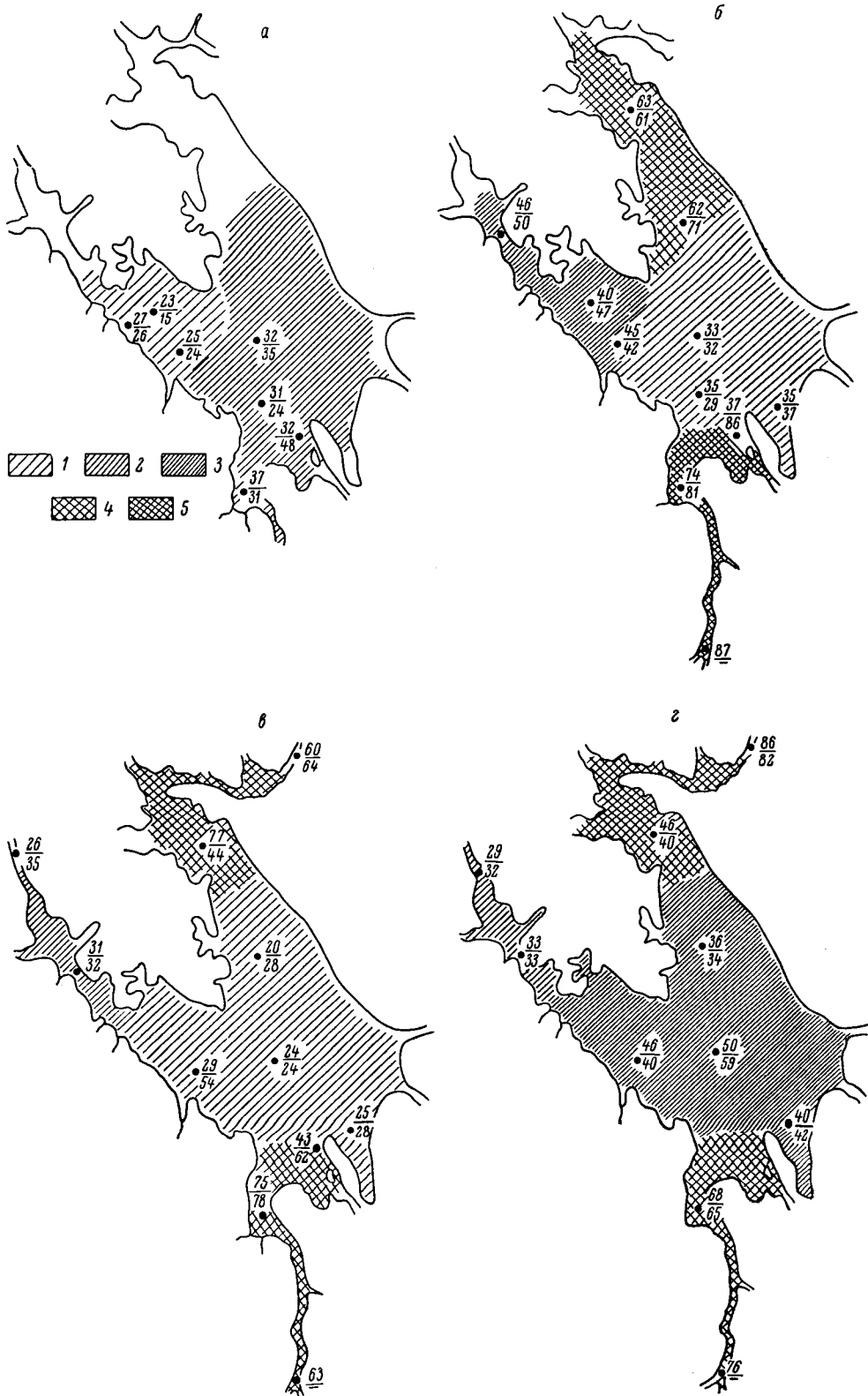


Рис. 31. Распределение общего фосфора в 1965 г. (числитель — поверхность, знаменатель — дно).

а — зима; б — весна; в — лето; г — осень. Среднее содержание общего фосфора (мкг Р/л): 1 — 20—30; 2 — 30—40; 3 — 40—50; 4 — 60—70; 5 — 70—80.

Содержание общего фосфора по сезонам для водохранилища в целом изменяется следующим образом. После зимнего минимума наступает весенний максимум, затем сравнительно незначительное понижение летом и небольшое увеличение осенью. Зимой минеральный фосфор преобладает над органическим. Последний определяется по разности между общим и фосфатным. В летний период содержание минерального фосфора снижается. Наряду с этим уменьшается и концентрация общего фосфора. Это позволяет предположить, что летом происходит не только переход растворенных фосфатов в органические соединения, но и оседание последних на дно водоема. Осенью концентрация минерального фосфора вновь повышается и составляет примерно 40% от общего.

Сезонное изменение содержания общего фосфора и его форм по плесам различно. В Главном плесе весной увеличение концентрации общего фосфора не отмечено. Летом здесь наиболее отчетливо выражен фосфатный минимум. Во все сезоны года, за исключением зимы, органический фосфор преобладает над минеральным. В Моложском плесе весной наблюдается значительное увеличение содержания общего фосфора. Соотношение минерального и органического фосфора в этом плесе изменяется по сезонам примерно так же, как в Главном. Преобладание органического фосфора над минеральным в течение вегетационного периода отмечено и в Шекснинском плесе. Для водной массы Волжского в отличие от других плесов наряду с высоким содержанием общего и фосфатного фосфора характерно преобладание минерального фосфора над органическим. Даже в период летнего минимума почти 50% от общего составляет минеральный фосфор.

В табл. 67 представлены данные по содержанию фосфатов в Мологе, Шексне и Волге до создания Рыбинского водохранилища и в водохранилище в различные годы его существования.

Т а б л и ц а 67

Содержание фосфатов (мкг Р/л) в разные годы
(среднее за год) в реках до зарегулирования
и плесах водохранилища

Год	Молога	Шексна	Волга		
1939—1941	34	30	25		
1943—1946	Молож- ский	Шекс- нинский	Волжский	Главный	Среднее по водо- хранилищу
	—	—	45	—	—
	14	12	17	15	15
	14	21	36	14	16

За период с 1953 по 1965 г. (табл. 67) содержание фосфатов в Главном и Моложском плесах не изменилось, в то время как в Волжском и Шекснинском оно увеличилось примерно в 2 раза. Как уже указывалось, наиболее высокое содержание общего фосфора также было отмечено в этих плесах.

К важнейшим факторам эвтрофирования открытых водоемов относится увеличение содержания биогенных элементов в водах поверхностного стока и поступление их со сточными водами. Поскольку повышение содержания фосфатов отмечено в Волжском и Шекснинском плесах, основную роль в частичном эвтрофировании Рыбинского водохранилища, по-видимому, следует приписать сбросу сточных вод. Установлено, что

главным источником загрязнения водохранилищ Верхней Волги служат сточные воды городов Калинина и Череповца (Былинкина и Петухова, 1971; Драчев и др., 1971). Следует отметить, что влияние сточных вод г. Калинина, подвергшихся процессам самоочищения в расположенных выше Ивановском и Угличском водохранилищах, в Волжском плесе проявляется в повышении содержания минерального фосфора. Влияние сточных вод г. Череповца, поступающих непосредственно в Шекснинский плес, более отчетливо прослеживается по содержанию органических соединений фосфора, что подтверждается результатами определений, выполненных в 1967 г. (табл. 68).

Т а б л и ц а 68

Содержание общего фосфора и фосфатов (мкг Р/л)
в Шекснинском плесе в 1967 г.

Сезон	Р _{общ.}		РO ₄	
	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.
Весна (V)	6	$\frac{28-60}{44}$	6	$\frac{7-28}{14}$
Лето (VII)	5	$\frac{40-51}{46}$	5	$\frac{1-25}{10}$
Осень (X)	6	$\frac{67-80}{73}$	6	$\frac{20-34}{25}$
Среднее		$\frac{28-80}{54}$		$\frac{1-34}{16}$

В заключение необходимо отметить следующее. Воды Волги, Мологи и Шексны до сооружения Рыбинской плотины содержали значительное количество фосфатов. Во время весеннего половодья оно составляло в реках в среднем 30—40 мкг Р/л. В период заполнения водохранилища (1942—1946 гг.) концентрация фосфатов резко увеличилась. По средним данным, в Волжском плесе она в эти годы была примерно в 2 раза выше, чем в волжской воде до сооружения Рыбинской плотины. По данным 1953 г., период относительной стабилизации химического режима водохранилища характеризовался низкими величинами содержания фосфатов 12—17 мкг Р/л. В настоящее время отмечено частичное эвтрофирование водохранилища под влиянием непрерывно действующих антропогенных факторов. В 1965 г. среднее содержание общего фосфора в Главном плесе составляло 35 мкг Р/л. Колебание концентрации общего фосфора по сезонам в Главном плесе менее выражено, чем в речных, минимальное содержание отмечено летом, наибольшее — осенью.

Калий

Данных по содержанию калия в Рыбинском водохранилище в литературе почти нет. Приведенные Ю. А. Поляковым (Поляков и др., 1964) результаты определения калия в Моложском и Шекснинском плесах спектральнооптическим методом (8—11 мг/л), по-видимому, завышены. Ниже приводятся данные анализов, выполненных Институтом биологии внутренних вод АН СССР (табл. 69). Определения производились методом пламенной фотометрии на приборе ФПФ-58. Точность метода для обычно определяемых концентраций (0.5—5.0 мг/л) составляет 2—5%, чувствительность — 0.05 мг в пробе. Всего произведено 165 определений в различные сезоны года.

Содержание калия (мг К/л) в плесах водохранилища в 1963—1967 гг.

Сезон	Моложский		Шекснинский		Волжский		Главный	
	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.	число проб	мин.—макс. ср.
Весна (IV—V)	3	$\frac{0.80-1.10}{0.95}$	20	$\frac{0.55-1.30}{0.95}$	17	$\frac{1.45-2.10}{1.60}$	5	$\frac{1.10-1.20}{1.15}$
Лето (VI—VII)	5	$\frac{1.0-1.50}{1.25}$	25	$\frac{1.05-1.40}{1.20}$	12	$\frac{1.35-1.85}{1.70}$	7	$\frac{1.25-1.80}{1.50}$
Осень (IX—X)	10	$\frac{1.05-1.45}{1.20}$	10	$\frac{1.05-1.30}{1.20}$	8	$\frac{1.25-1.80}{1.60}$	5	$\frac{1.30-1.50}{1.45}$
Зима (XI—III)	—	—	—	—	35	$\frac{1.65-3.0}{2.45}$	3	$\frac{2.0-2.45}{2.15}$
Среднее		0.80—1.50		0.55—1.40		$\frac{1.25-3.0}{1.84}$		$\frac{1.10-2.45}{1.56}$

Содержание калия в водохранилище колеблется от 0.80 до 3.0 мг/л и составляет в среднем 1.45 мг/л. Его концентрации во всех плесах довольно близки. Более высокое содержание в течение года отмечено в Волжском плесе. В этот плес поступают воды, солевой состав которых формируется в лежащих выше Угличском и Ивановском водохранилищах, в которых содержание калия зимой достигает 2.9—3.0 мг/л. В Верхневолжском водохранилище в этот период калия содержится в среднем 1.75 мг/л (3 пробы). Сравнительно высокие концентрации калия в Ивановском водохранилище обусловлены поступлением бытовых и промышленных стоков, содержащих его до 20 мг/л. Таким образом, влияние стоков г. Калинина в зимний период прослеживается не только в Угличском, но и в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. В районе Череповца в Шекснинский плес сбрасываются сточные воды городского коллектора и металлургического завода. Концентрация калия в Шексне выше выпуска основных стоков в среднем равнялась 1.10 мг/л (6 проб). Как видно из табл. 70,

Таблица 70

Содержание калия (мг К/л) в промышленных и бытовых стоках г. Череповца

Место взятия проб	Число проб	Мин.—макс. ср.
Сток металлургического завода в р. Кошту	6	$\frac{1.90-5.0}{3.0}$
Сток металлургического завода в р. Серовку	6	$\frac{2.80-3.10}{3.0}$
Сток шламонакопителя	5	$\frac{3.50-4.70}{4.20}$
Городской коллектор	6	$\frac{9.0-12.30}{11.0}$

концентрация калия в стоках в несколько раз выше, чем в воде Шексны выше города. С промышленными и бытовыми сточными водами Череповца

повца в Шекснинский плес поступает в среднем 19.7 г К/сек. Сток калия в Шексне выше города в мае 1965 г. составил 256 г/сек. Как видно, количество калия, вносимого со сточными водами города, во много раз меньше, чем в воде реки. При большом разбавлении заметного влияния череповецких стоков на концентрацию калия в Шекснинском плесе в весенний период не обнаруживается.

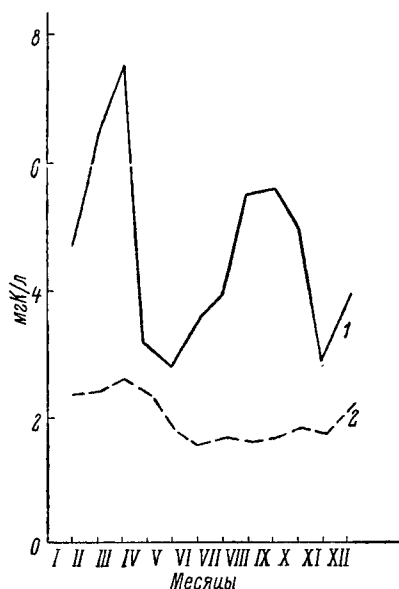


Рис. 32. Концентрация калия в воде р. Ильдь (сел. Спас-Ильдь) и в Волжском плесе Рыбинского водохранилища (сел. Коприно) в течение года.

1 — р. Ильдь; 2 — Волжский плес.

В водохранилище в целом содержание калия по сезонам изменяется следующим образом. В весеннее половодье его концентрация соответствует минимальным величинам, летом и осенью отмечается небольшое ее повышение, в зимнюю межень — максимальные концентрации. Возрастание количества калия от весны к зиме соответствует общему повышению содержания солей в водоеме. Содержание калия в р. Ильдь у сел. Спас-Ильдь (рис. 32) в зимний и летне-осенний периоды в несколько раз выше, чем в водохранилище. В это время питание малых рек происходит за счет грунтовых вод. Последние в районе Ильди содержат калия от 7 до 45.0 мг/л (9 проб). Эти реки, имеющие незначительный сток, не оказывают заметного влияния на содержание калия в водохранилище.

Среднегодовое содержание Fe в воде Рыбинского водохранилища, определенное по многолетним данным с точностью $\pm 23\%$, равно 0.190 мг/л⁷ (табл. 71). Это много меньше, чем в смеси речных вод:

Железо

Среднегодовое содержание Fe в воде Рыбинского водохранилища, определенное по многолетним данным с точностью $\pm 23\%$, равно 0.190 мг/л⁷ (табл. 71). Это много меньше, чем в смеси речных вод:

	Fe, мг/л	Водный сток Q, в долях 1	Fe × Q
Волга	0.36	0.36	0.13
Молога	0.88	0.13	0.11
Шексна	0.51	0.15	0.08
Малые реки	0.50	0.36	0.18
Среднее содержание Fe при смешении . .			0.50

Убыль в воде составляет $\frac{0.50 - 0.19}{0.50} \cdot 100 = 62\%$.

Таким образом, водохранилище задерживает более половины количества железа, поступающего с суши.

Микроскопические исследования компонентов взвесей (Зиминова, 1965) позволили обнаружить большое количество железистых частиц. Минеральная часть взвесей в основном состоит из гидратов окиси железа. Учитывая теснейшую связь растворенного Fe с органическим веществом (хелаты и прочие железо-органические соединения), а также факт, что примерно треть массы аллохтонного органического вещества в водохранилище минерализуется, одной из причин седиментации железа естест-

⁷ Сумма истинно растворенных, коллоидных и отчасти взвешенных форм.

Содержание железа (мг Fe/л)

Станция	Число проб	Среднесезонные и среднегодовые значения				
		зима	весна	лето	осень	год
Пос. Мышкино	81	0.31	0.14	0.13	0.10	0.17
Разрез Брейтово—Измайлово						
ст. 2	128	0.32	0.33	0.22	0.11	0.25
ст. 3	126	0.19	0.22	0.18	0.18	0.20
ст. 4	124	0.13	0.16	0.16	0.13	0.15
Мыс Рожновский	372	0.16	0.19	0.18	0.18	0.18
Пос. Переборы	387	0.13	0.15	0.16	0.12	0.14
В среднем по водохранилищу		0.221	0.207	0.173	0.140	0.190
Вероятная ошибка		0.101	0.086	0.038	0.044	0.044
То же, в %		46	42	22	31	23

венно считать распад железо-органических соединений. В богатой кислородом воде Рыбинского водохранилища разрыв связей железа с органическим веществом неизбежно должен сопровождаться образованием Fe^{+++} . А так как рН выпадения $Fe(OH)_3 \cdot nH_2O$ лежит в диапазоне 2.5—4.5 (Перельман, 1966), т. е. гораздо ниже наблюдаемого в водоеме (табл. 22), то гидраты, несомненно, оседают.

Максимум концентрации железа наблюдается зимой, минимум — осенью. Зимой сравнительно кислые холодные растворы обогащаются железом за счет грунтов. Весной в результате общего разбавления растворов, активизации окислительных процессов и некоторого увеличения рН концентрация железа несколько уменьшается. Примечательно, однако, что это уменьшение не пропорционально степени разбавления. Отношение

$\frac{Fe}{\sum i}$ весной не только не сохраняется, но почти вдвое возрастает против зимы (табл. 72). Этот факт свидетельствует об интенсификации водной

Т а б л и ц а 72

Отношение $\frac{Fe}{\sum i}$ (мг/мг-экв.)

Станция	Среднесезонные и среднегодовые значения				
	зима	весна	лето	осень	год
Пос. Мышкино	0.048	0.040	0.031	0.020	0.035
Разрез Брейтово—Измайлово					
ст. 2	0.044	0.127	0.068	0.030	0.060
ст. 3	0.031	0.052	0.052	0.048	0.045
ст. 4	0.024	0.038	0.046	0.038	0.037
Мыс Рожновский	0.032	0.056	0.054	0.046	0.046
Пос. Переборы	0.026	0.040	0.049	0.031	0.035
В среднем по водохранилищу	0.034	0.058	0.050	0.035	0.043
Вероятная ошибка	0.010	0.036	0.013	0.011	0.010
То же, в %	29	62	26	31	23

миграции железа, несмотря на падение кислотности и активизацию окислительных процессов. Повышение относительного количества Fe после вскрытия водоема обязано водам половодья, приносящим его, по-видимому, в органических соединениях. Поэтому наиболее резкое увеличение

$\frac{Fe}{\Sigma i}$ зафиксировано на русле Мологи (табл. 72), т. е. там, куда достигают сравнительно слабо трансформированные речные воды.⁸ К концу теплого периода отношение $\frac{Fe}{\Sigma i}$ опускается до зимнего уровня, а концентрация Fe до минимальных значений. Здесь обнаруживается неустойчивость железо-органических соединений почвенного происхождения, и это косвенно подтверждает заключение о судьбе терригенного органического вещества в водохранилище.

О стратификации водной толщи по содержанию Fe надежные данные есть только для Главного плеса (мыс Рожновский) и Переборского залива. В обоих пунктах среднегодовое количество железа у дна несколько выше, чем в поверхностном горизонте (в заливе, например, 0.15 и 0.20 мг/л). В Переборском заливе максимальные различия по глубине характерны для лета — 0.16 и 0.27 мг/л. Если перевести эти концентрации в относительные $\left(\frac{Fe}{\Sigma i}\right)$, то они выразятся величинами для поверхностного слоя 0.050, для придонного — 0.085 мг/мг-экв., т. е. покажут ту же степень дифференциации, что и по абсолютной величине.

Таким образом, седиментацию железа следует считать основным процессом, определяющим его динамику в Рыбинском водохранилище. Одна из вероятных причин осаждения — разрушение терригенных железо-органических соединений, что в резко аэробных условиях водоема при относительно высоких значениях pH воды неизбежно сопровождается выпадением гидроокисей.

Т а б л и ц а 73

Среднее содержание микроэлементов (мкг/л) в поверхностном слое воды водохранилища во второй половине сентября 1961 г.*
(по Кольцову, 1965)

Плес	Количество станций	Fe	Mn	Al	Ti	Cr	Cu	Sr	Ba
Волжский									
русловая часть	2	375	14	150	19	6.2	7.5	135	47
верхняя часть	2	275	8	250	11	3.8	4.6	140	38
нижняя часть	3	280	6	170	14	4.0	3.2	110	32
Моложский									
русловая часть	2	1325	57	150	5	1.9	1.3	70	37
озерная часть	1	1300	80	100	8	1.9	1.3	80	40
Шекснинский									
русловая часть	2	950	13	1300	86	2.1	2.7	110	22
озерная часть	3	1000	28	270	11	1.9	1.3	120	23
Главный	6	225	8	200	10	3.0	2.5	110	34

* Данные количественного спектрального анализа сухих остатков воды, профильтрованной через мембранный фильтр № 6.

Такова же, по-видимому, судьба и многих других химических элементов, поступающих с водосбора в органических соединениях, неустойчивых в нейтральной окислительной среде вне связи с органическим веществом. В числе таких элементов можно назвать марганец. Его содержание в фильтрованной воде от речных плесов к Главному понижается (табл. 73).

⁸ Волжский плес (пос. Мышкино) принимает воду, трансформированную в Ивановском и Угличском водохранилищах. Шекснинский плес, к которому близка ст. 4, питается водой, измененной в Белом озере.

Кремний

Из водохранилищ Верхней Волги Рыбинское выделяется наименьшим содержанием кремния в воде. По многолетним данным, среднегодовое содержание Si с точностью $\pm 30\%$ равно 1.46 мг/л (табл. 74).

В смеси речных вод кремния гораздо больше:

	Si, мг/л	Водный сток (Q), в долях 1	Si \times Q
Волга	1.9	0.36	0.68
Молога	2.8	0.13	0.36
Шексна	2.3	0.15	0.35
Малые реки . . .	2.5	0.36	0.90
Среднее содержание Si при смешении . .			2.29

Убыль в воде составляет $\frac{2.3 - 1.5}{2.3} \cdot 100 = 35\%$. Оседают примерно $30 \cdot 10^3$ т Si. Естественно поставить вопрос: какова роль диатомовых водорослей в осаждении кремния?

Если ориентироваться по биомассе и учитывать длительность вегетационного периода диатомовых, то они продуцируют примерно в 1.5 раза больше органического вещества, чем остальные водоросли, составляющие фитопланктон Рыбинского водохранилища. Если принять суммарную валовую продукцию равной $200 \cdot 10^3$ т С за год, то продукция диатомовых составит около $120 \cdot 10^3$ т С или $240 \cdot 10^3$ т сухого органического вещества. В диатомовых водорослях содержится примерно 55% золы на сухой вес, зола на 98—99% состоит из SiO_2 (Виноградов, 1944; Киселев, 1956). Таким образом, продукция диатомовых, выраженная в кремнии, равна $(130—140) \cdot 10^3$ т Si. Это вчетверо больше, чем оседает в водохранилище, и, конечно, седиментацию вполне можно объяснить фиксацией кремния в скелетах водорослей.

Содержание кремния (мг Si/л)

Т а б л и ц а 74

Станция	Количество определений	Среднесезонные и среднегодовые значения				
		зима	весна	лето	осень	год
Пос. Мышкино	100	2.8	1.7	2.0	1.4	2.0
Разрез Брейтово—Измай- лово						
ст. 2	131	2.5	2.1	1.2	1.1	1.7
ст. 3	126	1.1	1.7	1.1	0.9	1.2
ст. 4	127	1.2	1.8	1.0	0.8	1.2
Мыс Рожновский	378	1.6	1.4	0.9	0.9	1.2
Пос. Переборы	454	1.6	1.2	1.0	0.7	1.1
В среднем по водохрани- лищу		1.84	1.74	1.24	1.02	1.46
Вероятная ошибка		0.89	0.29	0.51	0.27	0.43
То же, в %		48	17	41	26	31

Но возможен и другой, пока не изученный процесс перехода Si в донные отложения: осаждение в результате разрушения кремне-органических соединений терригенного происхождения. А. В. Фотиев (1968) установил, что креновая кислота, выделенная из грунтовых вод в районе Рыбинского водохранилища, имеет чрезвычайно высокую зольность — около 55%, причем зола состоит в основном из Si (в пересчете на SiO_2). Много кремния и в апокреновой кислоте. Аллохтонное органическое ве-

щество представлено главным образом фульвокислотами (Фотиев, 1968), поэтому можно предположить, что существенная часть кремния, поступающего в водохранилище, находится в кремне-органических соединениях. Разрыв связей кремния с органическим веществом в процессе деструкции означает переход его в поликремниевые кислоты, слабо диссоциированные в нейтральной среде, склонные к агрегированию в коллоиды и коагуляции.

В водохранилище поступает в течение года около $80 \cdot 10^3$ т Si, а потребляется диатомовыми в 1.5 раза больше. Может быть, величина поступления несколько занижена, так как метод определения Si, принятый Гидрометеослужбой, не предполагает предварительного разрушения органического вещества. Однако даже при полуторакратном занижении, что почти невероятно, приход едва достигает уровня потребления. По-видимому, скелеты диатомовых не так устойчивы, как принято думать, а кремний в свете этих данных предстает весьма подвижным элементом. Но остается неясным главный вопрос: лимитирует ли кремний первичную продукцию? Была бы она больше наблюдаемой в действительности и насколько больше, если бы ввести в экосистему заведомо избыточное количество усвояемых форм данного элемента? Для решения этих вопросов нужен точный балансовый учет усвояемых форм.

Содержание кремния во времени изменяется так же, как и содержание железа: максимум — зимой, минимум — осенью. Более того, отношение $\frac{Si}{\Sigma i}$ имеет тот же сезонный ход, что и $\frac{Fe}{\Sigma i}$ (табл. 75). Весенний пик $\frac{Si}{\Sigma i}$,

Т а б л и ц а 75

Отношение $\frac{Si}{\Sigma i}$ (мг/мг-экв.)

Станция	Среднесезонные и среднегодовые значения				
	зима	весна	лето	осень	год
Пос. Мышкино	0.43	0.48	0.48	0.28	0.42
Разрез Брейтово—Измайлово					
ст. 2	0.34	0.81	0.37	0.30	0.40
ст. 3	0.18	0.40	0.32	0.24	0.27
ст. 4	0.23	0.43	0.29	0.24	0.29
Мыс Рожновский	0.32	0.41	0.27	0.23	0.31
Пос. Переборы	0.32	0.32	0.31	0.18	0.28
В среднем по водохранилищу	0.303	0.474	0.339	0.245	0.328
Вероятная ошибка	0.092	0.181	0.080	0.044	0.068
То же, в %	30	38	23	18	21

как и пик аналогичного отношения для Fe обусловлен, по-видимому, интенсивным выносом кремне-органических соединений из верхних почвенных горизонтов. Постепенное уменьшение содержания кремния в течение вегетационного периода легче всего объяснить утилизацией его диатомовыми и частичным удалением в грунты со скелетами. Но можно допустить и седиментацию в результате разрыва связей кремния с аллохтонным органическим веществом весеннего накопления. Ясно, что к осени масса минерализованных органических соединений этого происхождения достигает наибольших размеров. Зимой грунтовой комплекс отдаст кремний, а утилизации нет, поэтому происходит значительное накопление Si в воде (почти двухкратное против осени).

Стратификация водной толщи по содержанию кремния почти не выражена. Даже в глубоком Переборском заливе у дна в среднем за год кремния больше, чем в поверхностном слое, только на 0.1 мг/л. В отдельные сезоны водная толща по количеству Si дифференцирована столь же незначительно.

ГЛАВА 3

САНИТАРНОЕ СОСТОЯНИЕ ВОДОХРАНИЛИЩА И КАЧЕСТВО ВОДЫ

Водохранилище как источник питьевого водоснабжения. Рыбинское водохранилище служит источником централизованного водоснабжения для г. Череповца и г. Углича. Кроме того, для водоснабжения г. Рыбинска забирается вода из Горьковского водохранилища в непосредственной близости от плотины Рыбинского. Вполне вероятно, что в недалеком будущем значение Рыбинского водохранилища как источника централизованного водоснабжения значительно возрастет. По своему объему (25.4 км³) оно является крупнейшим из потенциально возможных источников водоснабжения центрально-промышленного района Европейской части СССР, который уже и сейчас испытывает недостаток в воде. Существенным преимуществом Рыбинского водохранилища, как источника хозяйственно-питьевой воды, является длительность отстоя и малая проточность водоема, емкость которого приближенно равна среднему объему годового стока со всей площади водосбора. Это создает благоприятные условия для развития процессов, ведущих к улучшению состава микрофлоры и некоторых физических свойств воды.

В настоящее время на собственной площади водосбора водохранилища плотность населения невысока и промышленность развита слабо. Значительная часть этой площади покрыта лесной растительностью, а сельское хозяйство имеет по преимуществу полеводческое направление. Указанные обстоятельства создают условия для сохранения природных качеств воды. Ее годовой сток составляет 24.4—29.4 км³, причем на весенний период приходится от 9.88 до 17.60 км³. После полной сработки в водохранилище остается 10.6 км³ воды. Смешение этих вод с внешними определяет качество воды в начале вегетационного периода. Все реки, питающие водохранилище, расположены в пределах оподзоленных почв таежной зоны. Как меженный сток, так и внешние воды каждой из рек имеют свои отличительные черты, определяющие пространственную неоднородность физических свойств воды в водохранилище, содержания и форм органического вещества и биогенных элементов.

Наиболее существенным отличием стока р. Волги является повышенное содержание минерального азота (аммонийного и нитратного) как в весенний, так и в меженный период. Неоднородность водных масс особенно резко проявляется в зимнее время и ранней весной. Вследствие ветровых перемешиваний в весенне-летний период происходит выравнивание основной массы воды по физическим свойствам и солевому составу. Таким образом, в предплотинном участке в течение всего года водная масса однородна, что представляет значительное удобство для обработки воды на очистных сооружениях.

Качество воды источников питания водохранилища. В питании Рыбинского водохранилища большую роль играет Волга (36% всего стока); Пекена дает 45%, Молога — 13% и малые реки — 36% (Рутковский,

Курдина, 1959). Речной сток Волги и Шексны в настоящее время в значительной мере изменен вследствие оттаивания в расположенных выше Ивановском, Угличском и Шекснинском водохранилищах. Благодаря отстою значительно снижаются цветность и мутность, улучшаются бактериальные показатели качества воды. Несмотря на значительное количество сапрофитных бактерий и кишечной палочки, вносимых со сточными водами г. Калинина, в предплотинном участке Ивановского водохранилища вода оказывается чистой (Драчев, 1956). Так, в 1950 г., по средним данным, содержание сапрофитных бактерий у Ивановской плотины составляло: в декабре—марте 160 в 1 мл, в апреле—мае — 22, июне—августе — 110, сентябре—октябре — 46. Таким образом, отстой в Ивановском водохранилище, питающем Угличское, а затем Рыбинское, обеспечивает высокое качество воды.

До зарегулирования в р. Шексну, выше г. Череповца, сколько-нибудь значительных загрязнений не поступало. На участке от г. Череповца до пристани «Топорня» титр кишечной палочки колебался в пределах от 0.1 до 1.0 (Драчев, 1956). Можно было предполагать, что после образования Шекснинского водохранилища качество воды, поступающей в Рыбинское водохранилище, заметно улучшится. Однако данные Г. Л. Марголиной (1965) не подтверждают этого предположения. Согласно ее исследованию содержание сапрофитных бактерий в предплотинном участке составляло сотни и доходило до 2800 колоний в 1 мл, что было вызвано неустановившимся режимом в первый год заполнения водохранилища, Более сильно бактериально загрязнены реки, непосредственно впадающие в водохранилище. Сильно загрязнена в верхнем течении Молога. В июне 1959 г. в 2 км выше устья Чагодоши количество сапрофитов было 29 000 в 1 мл, кишечной палочки 820 (Казаровец, 1963). Для характеристики санитарного состояния рек, непосредственно впадающих в водохранилище и несущих в сумме более одной трети общего стока, имеющих данные недостаточно. Наиболее крупная река Суда судоходна и используется для лесосплава. По количеству сапрофитных бактерий и колититру ее следует характеризовать как умеренно загрязненную (табл. 76).

Т а б л и ц а 76

Количество сапрофитных бактерий в воде р. Суды
(июнь 1951 г.)
(по Драчеву, 1956)

Место взятия проб	Число колоний в 1 мл	Коли-титр
Пристань «Кривец»	452	0.07
Пристань «Сойволовский мост»	310	0.22
На полпути от «Сойволовского моста» к пристани «Межное»	278	1.10
Пристань «Межное»	1780	0.07
У железнодорожного моста	150	0.52
Пристань «Неверов мост»	70	0.50
Пристань «Торово»	42	1.30

Более поздние данные (Казаровец, 1963) подтвердили указанную характеристику. Некоторые малые реки (Кошта, Серовка, Ягорба, Согожа, Перетомка) сильно загрязнены промышленными и бытовыми стоками и оказывают неблагоприятное влияние на воду соответствующих приустьевых участков водохранилища.

Качество воды по бактериологическим показателям. В населенных пунктах, расположенных на берегах в пределах 2-километровой зоны, в период заполнения водохранилища проживало около 270 тыс. человек, причем 86.7% из них в городах. Средняя плотность населения береговой зоны была 74 человека на 1 км². Но распределение населения было неравномерным. Средняя плотность в сельской местности составляла 11 человек на 1 км².

Около 60% населения пользовалось водопроводной водой, 92% населения, обслуживаемого водопроводом, получало воду из водохранилища. В водоем поступало относительно небольшое количество сточных вод. Общее количество стоков г. Углича и г. Череповца составляло всего 1300 м³ в сутки. Спускаемые воды в основном были хозяйственно-фекальные. Годовой сброс сточных вод по отношению к объему водохранилища составлял 0.002% (Драчев и Сологуб, 1956).

Обнаружить загрязнение воды химическими методами при столь значительном разбавлении не представляется возможным даже в непосредственной близости от источника загрязнения. Вблизи населенных мест, пристаней и особенно городов (Череповец, Пошехонье-Володарск, Углич) отмечалось загрязнение водоема — появились нефтяные пленки, плавающий мусор и т. п. У г. Пошехонье-Володарск титр кишечной палочки выражался сотыми долями. У пристаней «Кривец», «Межное» и др. число колоний в 1 мл возросло до 500—1500, коли-титр составлял сотые доли.

Наиболее изучено санитарное состояние водоема у г. Череповца. Водохранилище в районе города служит источником питания городского водопровода и приемником сточных вод городской канализации и других стоков. Изучение санитарного состояния водохранилища у Череповца впервые производилось в 1950—1951 гг. Загрязнения водоема по химическим показателям в летний период не обнаруживалось. Данные бактериологического анализа отчетливо выявили загрязнение. Небольшой сток межрайонной больницы (всего около 68 м³ в сутки), сбрасываемый в водохранилище (ширина 800—900 м, глубина до 15 м), вызывал значительное загрязнение, которое отмечалось на расстоянии 1 км вдоль берега. Коли-титр в этом районе составлял 0.004, число колоний достигало 50 тыс. в 1 мл. Титр кишечной палочки в 2 м от стока равнялся 0.0001, однако уже в 12 м от берега отмечалось снижение количества кишечной палочки в 200 раз. Значительное загрязнение распространялось вдоль берега на расстояние 70—100 м в полосе шириной 10—15 м, середина водохранилища оставалась довольно чистой, коли-титр — 0.4, число колоний — около 200 в 1 мл. Значительно бактериальное загрязнение воды в Ягорбском заливе. В его центральной части число колоний составляло 700—800 в 1 мл, коли-титр — 0.04.

За прошедшие 15 лет в районе г. Череповца произошли значительные изменения. Был построен и пущен в эксплуатацию крупный металлургический завод. Население города возросло более чем в 10 раз. В 1967 г. объем бытовых сточных вод составлял 55 000 м³ в сутки. В настоящее время сточные воды городской канализации проходят полную биологическую очистку. Очистные сооружения работают без перегрузки, сброс сточных вод осуществляется через глубинный выпуск на расстоянии 800 м от правого берега. Суммарный объем сточных вод завода достигает 500 000 м³/сутки. Суммарный годовой объем воды, используемой для промышленных и бытовых целей Череповца, равен 185 000 000 м³, что составляет 0.74% общего объема Рыбинского водохранилища.

Мощность предприятия в ближайшие 5 лет предполагается увеличить в 2 раза, следовательно, количество сточных вод также возрастет. Сточные воды основных выпусков представляют смесь стоков различных цехов завода и в значительной степени разбавляются сравнительно чистыми во-

дами охлаждения тепловой электростанции. Сброс происходит через промышленно-ливневую канализацию, которая имеет четыре выпуска: в р. Кошту через ручей Черный — 337 000 м³/сутки, в р. Серовку — 140 000 м³, в водохранилище через шламонакопитель — 25 400 м³/сутки и на городские очистные сооружения через заводской коллектор — 9000 м³/сутки. В составе последних содержится 1.2 тыс. м³/сутки фенольных сточных вод коксохимического производства, предварительно прошедших заводскую очистку. В сточной воде заводского коллектора содержание фенола колеблется в пределах 200—400 мг/л. В воде, прошедшей городские очистные сооружения, содержание фенола падает до десятых долей мг/л.

Основные стоки завода очень неоднородны, что визуально можно наблюдать на пр. Кошта и Серовка. В стоках содержится значительное количество взвешенных веществ, достигающее более 1 г в 1 л. Вблизи мест впадения стоков происходит выпадение взвесей, образующих отложения мощностью до 1 м. Характерным признаком промышленных сточных вод является высокое содержание железа — в пределах 7.55—48.50 мг/л (Былинкина и Петухова, 1971). Очищенные бытовые сточные воды сильно разбавляются при глубинном выпуске в водохранилище. Дальнейшее разбавление снижает содержание ингредиентов промышленных и бытовых сточных вод за пределы чувствительности обычных методов химического анализа воды.

Первые данные о качестве воды глубоководной части водохранилища относятся к 1950—1952 гг. Вода его Главного и речных плесов в летнее время отличалась значительной чистотой. В качестве примера можно привести данные анализов проб, взятых на судовой трассе от пристани «Мякса» до г. Череповца (по Драчеву, 1956).

Место взятия проб	Число колоний в 1 мл
Пристань «Мякса»	182
В 1 км от «Мяксы»	76
В 8 км » »	58
В 16 км » »	88
В 1 км от г. Череповца .	46

Коли-титр во всех пробах > 11.1.

Аналогичные данные были получены на трассе Углич—Переборы на отрезке от пристани «Волга» до пристани «Переборы». Ни в одной из проб, взятых в сравнительно широкой открытой части водохранилища, кишечная палочка не была найдена в объеме 11.1 мл. Количество сапрофитных бактерий обычно исчислялось несколькими десятками в 1 мл. Такого же рода данными характеризовался Моложский плес в районе Дарвинского заповедника (табл. 77).

На территории заповедника нет населенных пунктов, за исключением поселка, где проживают сотрудники. Таким образом, в летний период в расширенной части Волжского, Шекснинского и Моложского плесов вода содержала лишь несколько десятков сапрофитных бактерий в 1 мл, а по количеству кишечной палочки приближалась к требованиям, предъявляемым к питьевой воде.

По материалам обследования в июне — августе 1959 г. (Казаровец, 1963) воды Главного плеса оставались чистыми. Содержание сапрофитных бактерий колебалось в пределах 60—200 в 1 мл. На всех обследованных участках коли-титр был более 21. Некоторое увеличение числа бактерий группы кишечной палочки и сапрофитных в зоне затопленных торфяников

**Количество сапрофитных бактерий в воде
Моложского плеса в июне 1950 г.
(по Драчеву, 1956)**

Место взятия проб	Число колоний в 1 мл	Коли-титр
Против дер. Противье	50	40.0
В русле Мологи	60	60.0
У острова, между руслами рр. Мологи и Лоши	48	6.7
В русле р. Лоши, у пристани «Борок»	230	13.3

(пункт открытого моря) произошло, по предположению Н. М. Казаровед, вследствие отставания здесь судов в штормовую погоду. В Волжском плесе количество сапрофитных бактерий и коли-титр в различных пунктах почти не изменились по сравнению с тем же периодом 1950—1951 гг. В Моложском плесе у Вельегонского расширения найдено 140 колоний в 1 мл при коли-титре более 21. Несмотря на увеличение сбросов сточных вод и усиление грузового и пассажирского движения, при большом объеме водохранилища основная масса его воды остается чистой как по химическим, так и бактериологическим показателям. По данным С. И. Кузнецова, В. И. Романенко и Н. С. Карповой (1966), количество сапрофитных бактерий в течение навигационного периода 1963 г. было невысоким (табл. 78). По наблюдениям, произведенным в 1965 г., среднее количество

Таблица 78

**Количество сапрофитных бактерий (в 1 мл) в воде водохранилища
(1963 г.)
(по С. И. Кузнецову и др., 1966)**

Место взятия проб	10 V	22 V	15 VI	2 VII	18 VII	4 VIII	17 VIII	3 IX	23 IX	4 X	21 X	Среднее по станциям
У сел. Коприно	100	240	70	220	40	140	100	180	350	620	460	229
У затопленного г. Мологи	60	70	280	150	30	120	330	30	220	220	260	160
В районе сел. Измайлово	20	170	50	50	65	40	50	30	110	410	200	109
У дер. Средний Двор	20	65	90	110	30	70	60	60	200	140	130	89
В центре водохранилища у затопленного сел. Наволок	20	60	20	150	70	50	40	40	80	315	480	120
К северо-востоку от пос. Брейтово	50	85	40	80	60	70	90	10	210	175	210	98
Среднее	45	115	91	127	49	81	111	58	316	316	290	134

сапрофитных бактерий составило 260 в 1 мл (Кузнецов и др., 1967). Наиболее высокое содержание сапрофитов за оба года наблюдений было в Волжском плесе у сел. Коприно. Сопоставление содержания сапрофитных микробов в основной массе воды в навигационный период с 1950 г. по 1965 г. позволило обнаружить тенденцию к увеличению сапрофитов. По наблюдениям, произведенным через 10 лет после заполнения водоема, содержание сапрофитов исчислялось десятками в 1 мл. По средним данным 1963 г., число колоний составило 134, в 1965 г. — 260 в 1 мл.

Для характеристики состояния водоема в зимний период имеются лишь некоторые данные Н. М. Казаровец (1963). В нижней части Волжского плеса (у сел. Коприно) число сапрофитных бактерий достигло 3700, кишечной палочки — 100 в 1 мл, а в районе затопленного г. Мологи соответственно 1700 и 14. В марте на бывшем русле Мологи в районе Первомайских островов число сапрофитных бактерий составило 3400, кишечной палочки — 320 в 1 мл, а в районе пос. Брейтово их было в 2—3 раза меньше. В районе г. Череповца водохранилище в зимнее время более загрязнено, чем летом. За о. Луковец (ниже впадения р. Суды) в зимний период бактериальное загрязнение было еще очень велико и достигало 48 тыс. сапрофитов в 1 мл и лишь у затопленного села Вичелово (в 20 км ниже города) вода оказалась практически чистой. Здесь число сапрофитных бактерий снизилось до 380 при коли-титре более 22.

Ухудшение бактериальных показателей качества воды в конце зимы связано с увеличением скорости течения в верховьях водохранилища при его сработке. Не менее существенным фактором является замедление скорости отмирания при низкой температуре воды сапрофитной микрофлоры, вносимой со сточными водами. Главный плес в зимний период по санитарно-бактериальным показателям остается незагрязненным.

Физические свойства воды. Прозрачность воды в Главном плесе водохранилища, по данным М. А. Фортунатова за 1951—1965 гг., в среднем равна 1.3 м.

Т а б л и ц а 79

Средние величины прозрачности воды (м, по диску)
в Главном плесе
(по Фортунатову, 1970)

Пункт наблюдений	Месяц			
	III	V	VIII	XI
Западная часть (Брейтово)	1.5	1.2	1.3	1.2
Восточная часть (Измайлово)	1.3	1.2	1.2	0.8
Мыс Рожновский	1.7	1.5	1.4	1.4
Центральная часть водохранилища (Наволоч)	1.4	1.3	1.4	1.0
Сбросной участок	—	1.3	1.2	0.8

Как видно из табл. 79, прозрачность воды в Главном плесе ни в одном из пунктов не была ниже 0.8 м. Даже в августе, когда развитие фитопланктона достигает максимума, ее значения колеблются в пределах 1.2—1.4 м. Вешние воды, заполняющие водохранилище, не снижают величину прозрачности в Главном плесе, так как приходят сюда в трансформированном виде. Именно в весенний период наиболее проявляется влияние водохранилища как отстойника. Большая часть взвесей, приносимых реками, оседает в речных плесах. По данным Н. А. Зиминевой (1963), количество взвесей, достигающих Главного плеса, не превышает 1—4 мг/л. Лишь осенью при штормовых ветрах содержание взвешенных веществ может значительно повышаться (стр. 47).

Рыбинское водохранилище характеризуется высоким содержанием природных окрашенных органических веществ, что связано с преобладанием вод озерно-болотного происхождения. По средним данным (Фортунатов, 1959, 1970) за 1950—1965 гг., цветность воды основных источников питания водохранилища сильно различается (табл. 80).

Во все сезоны года цветность вод р. Мологи была значительно выше, чем в Волжском плесе. Воды Шексны по окрашенности занимают обычно

**Цветность воды в верховье речных плесов (в градусах
платиново-кобальтовой шкалы)
(по Фортунатову, 1959)**

Пункт наблюдений	Месяц				За год
	III	V	VIII	XI	
Волжский плес (выше сел. Глебова)	45	44	52	43	51
Моложский плес (выше устья р. Себлы)	73	101	62	75	85
Шекснинский плес (выше дер. Леушино)	62	88	67	52	70

промежуточное положение, но ближе стоят к моложским. Окрашенность вод Главного плеса довольно однородна. По многолетним наблюдениям, средние значения составили:

	Брейтово	Измайлово	Мыс Рож- новский	Централь- ная часть водохрани- лища	Сбросной участок
Число определений	260	284	277	257	242
Цветность, °	57	50	48	45	51

По средним данным, цветность воды в Главном плесе довольно близка к наблюдающейся в водах, поступающих через Угличскую плотину. Таким образом, годовой отстой в среднем как бы элиминирует влияние сильно окрашенных вод рек Мологи и Шексны. Дать точный расчет влияния длительного отстоя на снижение цветности нельзя из-за недостатка данных по окрашенности вод малых рек, составляющих в сумме более 1/3 общего стока водохранилища. Если условно принять цветность малых рек равной средней трех главных, то цветность стока первых в половодье составит 81°, а в межень — 60°. Принимая, что меженные воды составляют 35%, а сильно окрашенные — 65%, можно ожидать, что средняя цветность годового стока водохранилища будет равна 74°. Из данных о цветности вод сбросного участка следует, что при отстое водохранилища происходит снижение цветности приблизительно на 1/3. В Учинском водохранилище при полугодовом отстое цветность снижалась с 58 до 33° (Францев, 1959). В наших расчетах для Рыбинского водохранилища не учитывалось влияние затопленных болотных массивов (80 тыс. га) и всплывающих торфяных островов (Тачалов, 1965). Не принималось во внимание также влияние затопленной древесной и травянистой растительности.

Загрязнение нефтепродуктами. Нефть — один из самых распространенных и остро ощутимых загрязнителей водной толщи, поверхности и дна водоемов. На Рыбинском водохранилище визуальные признаки загрязнения берегов и поверхности воды нефтепродуктами отмечаются у пристаней и городов (Череповец, Углич, Переборы, Брейтово, Пошехонье-Володарск). В открытой части водохранилища иногда обнаруживаются большие маслянистые пятна, которые образуются, по-видимому, при разовом выбросе подсланевых вод нефтебаржами или при различных авариях. Обычно поверхность Главного плеса свободна от загрязнений нефтепродуктами. Показателем чистоты воды в отношении загрязнений может служить поведение капли нефти на поверхности воды. Капля мазута, нанесенная на поверхность воды в открытой части Волжского плеса, мгновенно

растекалась и через 10—15 сек. становилась невидимой. При слабом загрязнении она образует бледно-серый круг диаметром до 1.5 м. Между тем на поверхности, сильно загрязненной нефтепродуктами, капля превращается в пятно диаметром до 1 см, которое сохраняется долгое время (Драчев, 1951).

Количественное определение загрязнения воды нефтепродуктами представляет значительные методические трудности. При обычно применяемой экстракции петролейным эфиром или хлороформом извлекается не только нефть, но и масла, жиры и другие соединения. При последующем выпаривании экстракта теряются низкокипящие фракции нефти. Учитывая эти трудности, основное внимание мы уделяли определению только тяжелых фракций нефти. Для этих целей использовался люминесцентно-капиллярный метод (Синельников, 1969а).

С помощью указанного метода в воде, свободной от видимого загрязнения, было обнаружено в Моложском плесе 0.08—0.14 мг/л этих продуктов, а в Волжском — 0.04—0.30 мг/л. Содержание битумоидов в поверхностной пленке составляло 11—18 мг/м², в донных отложениях — 0.6—0.8 г/кг сухого ила. Битумоиды чистых участков при ультрафиолетовом облучении слабо люминесцируют (Синельников, 1968, 1969б). Автор относит обнаруженные им на чистых участках битумоиды к природным, принесенным извне или образовавшимся в водоеме в процессе превращения растительных и животных остатков.

Наиболее значительные нефтяные загрязнения отмечены на участке Шекснинского плеса у г. Череповца: со сточными водами металлургического завода и города поступает значительное количество нефтепродуктов (табл. 81).

Т а б л и ц а 81

Тяжелые фракции нефти (мг/л) в сточных водах
металлургического завода и г. Череповца (май 1967 г.)
(среднее из двух определений)

Сток	Нейтральные битумоиды	Кислые битумоиды	Всего
Шламонакопителя	6.61	3.10	9.71
Среднесменный в р. Серовку	6.26	2.08	8.34
Среднесменный в р. Кошту	9.04	9.85	18.89
Городского коллектора	4.47	3.43	7.90

Нефтяные фракции, содержащиеся в сточных водах металлургического завода, представлены в основном ярко люминесцирующими маслами, смолами и ароматическими углеводородами. На основе приведенных в табл. 81 данных было определено, что в р. Серовку ежедневно поступает 0.98 т тяжелых фракций нефти, в р. Кошту — 6.34 т, непосредственно в водохранилище из шламонакопителя — 0.24 т, из городского коллектора — 0.39 т. Значительная часть нефтепродуктов, поступающих в подпертые участки Серовки и Кошты, оседает на дне этих рек, а также в подпертой части устья р. Ягорбы.

Содержание битумоидов в воде выше города в 1967 г. составляло 0.23 мг/л, а ниже его превосходило эту величину в 2.5—3 раза. Однако столь высокие значения обнаруживаются в образцах, отобранных на расстоянии не более 1—3 км ниже поступления стоков. Нефтяные остатки, содержащиеся в хлороформном экстракте, полученном из вод, отобранных ниже выпуска городского коллектора, состояли из тяжелых окислен-

ных фракций и смолисто-асфальтеновых битумоидов (25—30%), а также из жиромасляных фракций, люминесцировавших синим, белым и голубым светом. У о. Луковец, расположенного на расстоянии около 12 км от города, содержание битумоидов в воде снижается до 0.31 мг/л. Тяжелые фракции на этом участке не обнаружены. Определение содержания битумоидов в донных отложениях у Череповца показало, что ниже городского коллектора их 16.36 г/кг сухого веса, ниже всех стоков — 11.49 г/кг, у о. Луковец — 1.40 г/кг. Таким образом, наибольшие загрязнения нефтяными продуктами обнаружены в донных отложениях. Даже у о. Луковец содержание битумоидов в них было более высоким, чем на участке выше Череповца (0.6—0.8 г/кг сухого веса).

Несмотря на значительное поступление нефтепродуктов (7.9 т/сутки), загрязнение Шекснинского плеса носит локальный характер. Значительная часть их оседает в устьевых участках малых рек, принимающих стоки, и на дно водоема в непосредственной близости от города.

Содержание микроэлементов. При оценке источников питьевого водоснабжения важное значение придается некоторым элементам, содержащимся в природных водах в очень малых количествах. По определениям, выполненным в 1951 г., содержание иода в воде Рыбинского водохранилища составляло 0.8—0.9 мкг/л (Драчев и Сологуб, 1956). Это близко к его содержанию в питьевых источниках некоторых эндемических по зобу районов СССР. В воде Главного плеса содержание микроэлементов (мкг/л) в среднем равно: Fe — 225, Mn — 8, Cu — 2.5, Cr — 3, Al — 200, Ti — 10, Sr — 110, Ba — 34 (Кольцов, 1965).

Эти величины близки к наблюдающимся в незагрязненных природных водах бассейна Верхней Волги и, следовательно, могут считаться фоновыми. Повышенное содержание некоторых металлов, обычно встречающихся в промышленных сточных водах, было обнаружено и в стоках Череповецкого металлургического завода. Максимальное количество микроэлементов составляло: Sr — 480, Zr — 2.5, Ni — 13, Pb — 16, Sn — 7, Zn — 160, Mo — 0.5, Ag — 0.07 мкг/л. Вследствие большого разбавления влияние «промышленных» металлов не было обнаружено даже в ближайших к месту выпуска сточных вод пунктах Шекснинского плеса. Несколько повышенное количество меди (7.5 мкг/л) было найдено в русловой части Волжского плеса, что обусловлено большим содержанием этого элемента в сточных водах г. Калинина. По той же причине в воде Волжского плеса высоко содержание цинка: 24.0 мкг/л в июле 1968 г. и 140.0 мкг/л в марте 1969 г. (Калинина, 1969), а также натрия.

Эвтрофирование под влиянием сбросов сточных вод. Из всех водохранилищ волжского каскада Рыбинское наименее продуктивно. Это служит благоприятным показателем при оценке его как источника питьевого водоснабжения, так как из биологических факторов загрязнения воды наибольшее значение имеет массовое развитие фитопланктона. При рассмотрении вопроса о влиянии сточных вод следует учитывать изменение трофности водоема в результате сбросов азотных и фосфорных соединений.

Как показали подсчеты (Драчев и др., 1971), поступление минерального азота с бытовыми стоками г. Череповца в мае 1967 г. составило 2.12, с промышленными — 0.8 т/сутки. В то же время с водами Шексны выше города азота поступало 2.35 т/сутки, т. е. несколько меньше суммарного сброса со стоками города и завода. Поступление общего фосфора с городскими стоками составляло 0.18, с промышленными — 0.14 т/сутки, с водами р. Шексны — 0.35 т/сутки. Таким образом, городские и промышленные стоки почти удваивали количество фосфора, поступающего в водохранилище.

Г. В. Кузьмин и В. А. Елизарова (1967) в Шекснинском плесе ниже г. Череповца установили наибольшую численность и биомассу фитоплап-

тона. Это, вероятно, связано с эвтрофированием водоема под влиянием сбросов промышленных и бытовых стоков. Сточные воды обогащают соединениями азота и Волжский плес (Трифенова, 1966). Но увеличение в нем содержания питательных веществ происходит не путем непосредственных сбросов сточных вод в Рыбинское водохранилище, а через расположенные выше Ивановское и Угличское. В Ивановском водохранилище со сточными водами г. Калинина, по проведенным подсчетам, поступало аммонийного азота осенью 1968 г. — 17.4, а зимой 1969 г. — 14.2 т/сутки. Суммарный сброс общего фосфора с городскими сточными водами в мае, июле и октябре 1968 г. составил соответственно 0.53, 0.48 и 0.41 т/сутки (Драчев и др., 1971). По данным Ю. И. Сорокина (1958в), первичная продукция в Волжском плесе в несколько раз выше, чем в других участках водохранилища. С. И. Кузнецов (1967) указывает, что количество общего азота, сброшенного в нижний бьеф Рыбинского водохранилища с июня по октябрь 1960 г., в среднем равно 58 т/сутки. Суммарный сброс минерального азота со стоками городов Калинина и Череповца в последние годы составляет более 25% от величины сброса общего азота у Рыбинской плотины. Средний суточный сброс общего фосфора в нижний бьеф этой плотины в мае 1965 г. был равен 3.3 т. Поступление общего фосфора с городскими и промышленными сточными водами городов Калинина и Череповца в мае 1967—1968 гг. составило 0.85 т/сутки, или примерно 25% от сброса у Рыбинской гидроэлектростанции (Драчев и др., 1971).

Приведенные данные показывают, что в настоящее время бытовые и промышленные стоки служат существенным фактором эвтрофирования Волжского и Шекснинского плесов. Трофность водоема вследствие сброса бытовых и промышленных стоков непрерывно возрастает.

МИКРОФЛОРА

Обычным пробелом в биологическом изучении внутренних водоемов бывает недостаток сведений об их микрофлоре и протекающих в них бактериальных процессах. Рыбинское водохранилище в этом отношении несомненно представляет исключение. Конечно, нельзя утверждать, что его микрофлора в настоящее время изучена исчерпывающе. Но в течение всех лет работы Института биологии внутренних вод АН СССР ей уделялось большое внимание. Микробиологические исследования проводились одним коллективом (лабораторией микробиологии) и одними методами. В результате был собран и обработан большой фактический материал. Этим и объясняется, что в настоящем разделе в отличие от других, составленных с привлечением данных, добытых в разное время и разными учреждениями, помимо изложения и трактовки материала, приводится также методика полевых и лабораторных исследований, в значительной части оригинальная.

ОБЩЕЕ КОЛИЧЕСТВО БАКТЕРИЙ В ВОДЕ
И ИЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ

Регулярный учет численности бактерий в Рыбинском водохранилище начат с 1954 г. Годом раньше были организованы продолжающиеся до настоящего времени стандартные рейсы, в которых пробы отбирались вначале на 10 станциях, а с 1957 г. — на 6 (рис. 20), примерно через каждые 15 дней с мая по ноябрь.

Бактериальные пробы отбирались батометром Францева из одного, поверхностного, слоя воды (0.5 м), так как М. И. Новожиловой (1955) было показано, а в дальнейшем многократно подтверждено, что количество бактерий по глубине мало меняется. В течение многих лет определения проводились однотипно по методу А. С. Разумова (1932). 10 мл воды профильтровывались через мембранный фильтр № 3 в воронке с площадью фильтрации 6 см². Подсчет бактерий после суточной окраски эритрозином производился под микроскопом МБИ-3 (при увеличении $\times 1350$) в десяти полях зрения на общей площади 10 000 мк². Таким образом, бактерии просчитывались в объеме воды 0.0002 мл, при этом последние 10 лет — одним и тем же лицом. Средняя ошибка подсчета бактерий на фильтре при условии, что на 1 см² площади приходится примерно 3 млн бактерий, равна 10% (Новожилова, 1959). Приемлемость подобной методики счета подтверждается и тем, что в практически синхронных съемках количество бактерий на многих станциях в центральной части водоема мало отличалось от среднеарифметического. Тем не менее получаемые величины следует считать примерными. С одной стороны, при микроскопировании не всегда можно отличить бактерии от мельчайших органо-минеральных частиц, а также живых бактерий от мертвых. С другой сто-

роны, при использовании микроскопов с различной разрешающей способностью на одних и тех перепаратах можно учесть большее или меньшее их количество.¹ Значительная их часть находится на относительно крупных органических частицах, на которых сосчитать их зачастую невозможно. Результаты стандартных наблюдений опубликованы в ряде работ (Новожилова, 1955, 1957; Кузнецов, 1958, 1959а, 1959б, 1960, 1961, 1962; Kuznetsov, 1961; Кузнецов и Карпова, 1966; Кузнецов и др., 1966, 1967; Романенко, 1966б; Kuznetsov и. Romanenko, 1966).

Т а б л и ц а 82

Количество бактерий в воде Рыбинского водохранилища в 1967 г.
(млн в 1 мл)

Станция	Май		Июнь		Июль	Август		Сентябрь		Октябрь	В среднем по станциям
	10—11	30—31	12—13	26—27	24	10	27	27—28	12	27—28	
Коприно	2.30	—	2.27	1.78	1.58	1.62	1.70	1.86	1.61	1.92	1.85
Район г. Мологи	2.08	1.77	1.83	1.71	1.81	2.01	1.48	1.83	1.67	2.29	1.85
Измайлово	1.67	1.79	1.50	—	1.76	1.39	1.25	1.77	1.94	1.68	1.64
Средний Двор	1.80	1.80	1.22	1.59	1.36	2.10	2.25	1.77	1.59	—	1.72
Наволоч	0.87	1.70	1.44	1.50	1.55	1.60	1.62	1.67	1.88	—	1.54
Брейтово	1.53	1.35	1.91	1.78	1.60	1.41	1.87	1.65	1.61	2.20	1.69
Среднее за рейс	1.72	1.68	1.70	1.67	1.61	1.69	1.69	1.76	1.72	2.02	—

Среднее за сезон $X=1.72 \pm 0.09$

В качестве примера в табл. 82 приводятся данные о количестве бактерий за 1967 г. В общих чертах сезонное распределение бактерий в этом году совпадает с данными многолетних наблюдений (табл. 82 и 83).

Т а б л и ц а 83

Сезонная динамика численности бактерий за 13 лет (млн в 1 мл)

Год	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь		Ноябрь
	середина	конец	середина	конец	середина	конец	середина	конец	середина	конец	середина	конец	середина
1954	1.26	1.16	0.74	0.23	0.64	0.48	0.37	0.58	0.50	—	0.42	—	0.34
1957	2.89	1.54	1.47	1.27	1.07	1.96	1.53	1.23	—	2.25	2.10	—	—
1958	5.13	2.64	1.96	1.54	1.50	1.28	1.34	1.52	1.36	1.37	1.25	1.41	—
1959	2.42	2.12	2.94	2.48	2.22	1.80	1.58	1.78	—	1.91	2.58	—	—
1960	1.70	1.36	0.95	0.74	0.82	—	—	—	—	—	0.69	—	0.92
1961	1.37	1.65	1.33	1.44	1.78	1.49	1.48	1.45	1.28	2.38	1.41	1.20	—
1962	1.50	1.37	1.15	1.20	1.44	1.07	1.32	1.15	1.58	—	—	—	—
1963	2.04	2.35	2.86	1.85	1.56	1.04	0.99	1.47	1.46	1.67	1.31	—	—
1964	1.66	2.75	2.14	1.44	1.24	1.29	1.36	1.22	1.48	1.56	—	—	—
1965	1.98	1.44	2.39	—	1.41	1.44	1.28	1.71	1.64	2.02	—	2.12	—
1966	0.88	0.92	0.97	1.05	1.89	2.03	2.20	1.75	1.86	—	1.53	—	—
1967	1.72	1.68	1.70	1.67	—	1.61	1.69	1.69	—	1.76	1.72	2.02	—
1968	1.09	1.18	1.53	1.19	1.38	1.55	1.43	1.44	—	1.49	1.68	1.16	—
Среднее за все годы	1.97	1.70	1.70	1.34	1.41	1.42	1.38	1.41	1.40	1.83	1.47	1.58	0.63

¹ Под микроскопом Люмипан-Nf (окуляр $\times 12.5$, объектив $\times 100$, общее увеличение $\times 1250$) сосчитывается несколько больше бактерий, чем под микроскопом МБИ-3 (окуляр $\times 10$, объектив $\times 90$, собственное увеличение насадки $\times 1.5$, общее увеличение $\times 1350$).

В табл. 83 сведены данные по количеству бактерий за 13 лет с мая по ноябрь. Поскольку рейсы в разные годы не всегда совпадали по времени, результаты группировались в пределе ± 5 дней. Например, данные за 25 мая и за 5 июня относились к концу мая. По средним результатам за 13 лет (рис. 33) видно, что в течение вегетационного периода бактерии имеют два максимума численности — весенний и осенний. С середины мая до середины июня количество бактерий за эти годы в среднем было

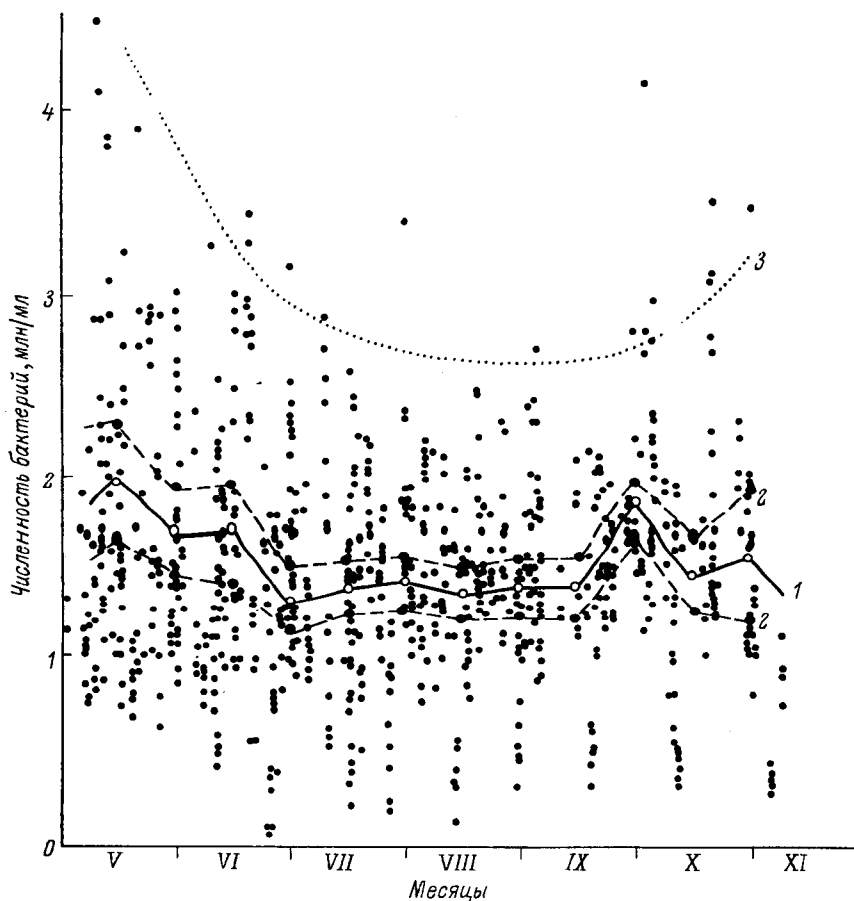


Рис. 33. Сезонная динамика численности бактерий по данным за 13 лет (1), доверительный интервал среднеарифметической $2.7 \sigma_{\bar{x}}$ (2) и доверительный интервал единичных анализов $2.7 \sigma_x$ (3).

равно 1.79 млн в 1 мл воды, к концу июня их численность резко сокращается (1.34) и с этого времени до середины сентября колеблется около 1.39. В конце сентября она резко возрастает до 1.83 и в среднем с этого момента до начала ноября равна 1.62 млн в 1 мл воды. Больше всего бактерий на участке впадения Волги в водохранилище: на станциях у сел. Коприно и в районе затопленного г. Мологи — 1.50 млн в 1 мл. На остальных станциях — у Наволока, Измайлова, Среднего Двора и Брейтова — количество бактерий, по многолетним осредненным данным, составляет 1.32—1.38 млн в 1 мл — величины, необычайно близкие (табл. 84).

Весенний пик численности наблюдается в половодье. В этот период в водохранилище попадает значительное количество бактериальных

Численность бактерий в различных пунктах водохранилища за 15 лет *
(млн в 1 мл)

Станция	Год							
	1954	1955	1956	1957	1958	1959	1960	1961
Коприно	0.55	0.98	0.89	1.38	1.81	2.15	1.01	1.73
Район г. Мологи	0.70	0.77	0.75	1.58	2.14	2.19	1.03	1.54
Наволоч	0.68	0.86	0.90	1.92	1.48	2.15	1.01	1.46
Измайлово	0.52	0.78	0.25	1.90	1.68	2.16	0.97	1.72
Средний Двор	0.50	0.80	1.21	1.91	1.50	1.93	1.03	1.30
Брейтово	0.60	0.70	1.10	1.59	1.44	2.17	1.03	1.51

Т а б л и ц а 84 (продолжение)

Станция	Год							
	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	Средняя
Коприно	1.32	1.76	1.80	2.10	1.61	1.85	1.47	1.50
Район г. Мологи	1.43	1.88	1.77	1.76	1.51	1.85	1.52	1.50
Наволоч	1.44	1.51	1.47	1.62	1.29	1.54	1.35	1.38
Измайлово	1.47	2.10	1.50	1.70	1.64	1.64	1.45	1.32
Средний Двор	1.14	1.49	1.58	1.45	1.53	1.72	1.19	1.36
Брейтово	1.12	1.41	1.58	1.81	1.21	1.69	1.20	1.35

* Каждая цифра представляет среднюю из 8—13 анализов за навигационный период.

клеток терригенного происхождения, увеличения же их числа за счет размножения почти не происходит ввиду низкой температуры воды. Осенний пик, по-видимому, обусловлен как размножением бактерий за счет органического вещества отмирающих водорослей, так и взмучиванием донных отложений в результате учащающихся штормов и новым привносом терригенной микрофлоры с паводковыми водами. Летний минимум определяется относительно большим количеством безветренных дней и антагонистическим влиянием водорослей. Получается несколько парадоксальная картина: численность бактерий бывает наибольшей в периоды наименьшего размножения. Таким образом, весенний и осенний пики численности бактерий являются результатом действия абиотических факторов. В период же наиболее интенсивного размножения численность их наиболее устойчива и, следовательно, сбалансирована противоположно направленными процессами элиминации. Среднеквадратическое отклонение и средняя ошибка максимальны весной и осенью и минимальны летом (см. доверительный интервал на рис. 33). Разница между среднеарифметическим количеством бактерий весной и осенью, с одной стороны, и летом — с другой, достоверна: нормированное отклонение $T=2.5-3.5$.

В среднем за 15 лет количество бактерий по результатам стандартных рейсов равно 1.42 млн в 1 мл. За первое пятилетие (1954—1959) — 1.14, за последующие 1.54 и 1.58 млн в 1 мл (табл. 85). По-видимому, существует некоторая тенденция к увеличению количества микроорганизмов.

В первые же годы обследований было установлено, что в прибрежной зоне водохранилища, в мелководных заливах и предустьевых пространствах малых рек, бактерий в 1.5—2 раза больше, чем в Главном плесе

**Средняя численность бактерий в воде Рыбинского водохранилища
за 15 лет * (млн в 1 мл)**

Количество бактерий	Год							
	1954	1955	1956	1957	1958	1959	1960	1961
Среднее за навигацион- ный период	0.62 ± 0.13 **	0.82	0.85	1.72 ± 0.28	1.68 ± 0.27	2.13 ± 0.19	1.01 ± 0.17	1.54 ± 0.14
Среднее за 5 лет			1.14 ± 0.22				1.54 ± 0.17	

Т а б л и ц а 85 (продолжение)

Количество бактерий	Год							Средняя за все годы
	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	
Среднее за навигацион- ный период	1.31 ± 0.13	1.69 ± 0.24	1.62 ± 0.19	1.73 ± 0.20	1.47 ± 0.18	1.72 ± 0.10	1.37 ± 0.10	1.42 ± 0.18
Среднее за 5 лет		1.54 ± 0.17			1.58 ± 0.15			

* Каждая цифра представляет среднюю примерно из 50 анализов.

** Доверительный интервал среднеарифметической ($2.7 \sigma_x$).

(Новожилова, 1958), а в прибрежных зарослях их еще больше (Крашенинникова, 1958). То же наблюдалось и в последующие годы (рис. 34). В отдельные годы (рис. 35) отмечается увеличение количества бактерий при высоком уровне (1959, 1961) и уменьшение при низком (1954, 1960). В целом коэффициент корреляции между численностью бактерий и уровнем водохранилища оказался ниже минимального, позволяющего говорить о положительной связи между ними ($r=0.3$ при $r_{\min}=0.5$), но в 11 случаях из 15 эти колебания совпадали по знаку. Для окончательного решения этого вопроса данных за 15 лет недостаточно, поскольку на количество бактерий влияют и другие факторы: ветровое перемешивание, температура, действующая как прямо, так и косвенно (через первичную продукцию), и пр.

Зимой численность бактериального населения водоема снижается в 1.5—2 раза против летней, но в общем, если учесть, что в этот период нет ветрового перемешивания, находится на довольно высоком уровне (табл. 86). В начале апреля, когда водохранилище еще не освободилось ото льда, количество микроорганизмов увеличивается по сравнению с наблюдающимся зимой в 2—2.5 раза.

Поздней осенью и зимой при низких температурах общий обмен у бактерий снижается в 5—10 раз и соответственно замедляются темпы размножения. Большинство бактерий в этот период находится в состоянии, близком к анабиозу. В связи с этим их численность как бы консервируется. За 5 месяцев подледного периода (декабрь—апрель) 0.5—1.5 млрд бактерий, содержащихся в 1 л воды, потребляют от 3 до 10 мг кислорода, в то время как летом такое же количество кислорода расходуется примерно за 5—10 дней.

Большое количество бактерий в воде находится на взвешенных органико-минеральных частицах. По-видимому, и размножение их здесь происхо-

дит значительно интенсивнее, чем в растворах. Об этом свидетельствуют показатели активности бактерий в обычной и профильтрованной, т. е. освобожденной от взвешенных частиц, воде (табл. 87).

Т а б л и ц а 86

Количество бактерий в подледный период в 1969 г. (млн в 1 мл)

Станция	Горизонт	20—23 января	2—4 апреля
Коприно	поверхность	0.73	—
	дно	1.31	—
Район г. Мологи	поверхность	0.95	1.84
	дно	0.66	1.74
Измайлово	поверхность	0.90	1.69
	дно	0.72	1.87
Средний Двор	поверхность	0.48	1.29
	дно	0.73	1.71
Наволоч	поверхность	0.51	1.62
	дно	0.52	1.69
Брейтово	поверхность	0.30	1.77
	дно	0.44	1.79
Первомайские острова	поверхность	0.66	1.85
	дно	0.58	1.79
Среднее	поверхность	0.65	1.68
	дно	0.71	1.76

В иловых отложениях количество бактерий примерно на три порядка выше, чем в воде. Летом 1954—1955 гг. (определение производилось по Виноградскому) в серых илах устьевых участков рек содержалось 1—2 млрд бактерий в 1 г сырого ила, в центре водохранилища в слабо-затопленных почвах — 0.03—0.3 млрд, в торфянистых илах — 0.03—0.66 млрд (Сорокин, 1958в). В 1968 г. было проанализировано содержание бактерий в иловых отложениях по несколько видоизмененной методике, сущность

Т а б л и ц а 87

Бактериальная ассимиляция CO_2 в нефильтрованных и прошедших через мембранный фильтр (диаметр пор 3—6 мк) пробах воды (август 1967 г.)

Станция	Ассимиляция (мкг C л/сутки) в пробах воды		Активность ассимиляции бактерий на взвешенных частицах, % от общей
	не-филь-трованной	филь-трованной	
Коприно	8.9	0.34	96
Район г. Мологи	9.7	0.35	96
Измайлово	2.3	1.4	39
Средний Двор	4.4	1.9	57
Наволоч	6.1	2.1	66
Брейтово	3.1	0.3	90

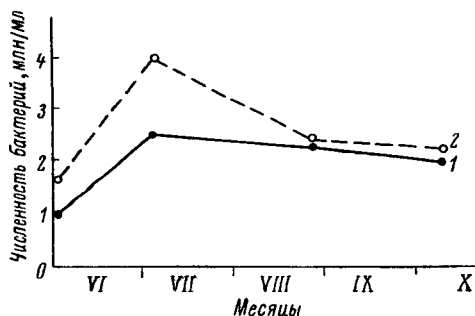


Рис. 34. Численность бактерий в центре (1) и на мелководье (2) в прибрежной зоне водохранилища в 1969 г.

которой состоит в том, что ил тщательно перемешивается в ступке и на предметное стекло наносится по 10—15 мг ила, капля безбактериальной воды и капля 0.05%-го агар-агара. После тщательного перемешивания профламбированной бактериологической петлей на площадке 6 см² препараты фиксируются в абсолютном спирте и окраши-

ваются эритрозином. Подсчет бактерий производился под микроскопом Люмипан-Nf (окуляр $\times 12.5$, объектив $\times 100$). Среднее количество бак-



Рис. 35. Изменение численности бактерий (1) и уровня воды (2) в разные годы по средним данным за 15 лет.

терий в 1968 г. равнялось 0.8 млрд в 1 г сырого ила. На станции в предустьевом участке Волги их было 0.9, в центре — 0.7 (табл. 88).

Таблица 88

Количество бактерий в иловых отложениях в 1968 г.
(млрд в 1 г сырого ила)

Станция	16 VII	2 VIII	19 VIII	4 IX	8 X	1 XI	Среднее по станциям
Район г. Мологи	0.7	1.0	0.8	1.0	1.2	1.0	0.9
Измайлово	—	1.3	0.2	0.3	—	—	0.6
Средний Двор	0.6	0.3	—	—	1.3	1.3	0.9
Наволоки	0.5	—	0.4	0.8	1.0	0.6	0.7
Брейтово	0.5	—	0.8	0.3	1.5	0.6	0.7
Среднее	0.6	0.9	0.5	0.6	1.2	0.9	—

ФОРМЫ МИКРООРГАНИЗМОВ

До настоящего времени формы микроорганизмов и их видовой состав в Рыбинском водохранилище, как и вообще в водоемах, изучены еще недостаточно. На окрашенных эритрозином препаратах мембранных фильтров под световым микроскопом наблюдается очень однообразная картина — мелкие короткие палочки, часто не отличимые от кокков. Иногда встречаются дрожжеподобные организмы. При использовании специальных методов окрашивания можно видеть некоторые формы железобактерий. Значительно разнообразнее микрофлора в прибрежных зарослях высшей растительности, в иловых отложениях, на частицах детрита и на отмирающих водорослях. Много нового для изучения микрофлоры водоемов дает применение электронного микроскопа. Большинство видимых под ним бактерий имеет вид мелких палочек. На отмирающих водорослях постоянно сидят стебельковые бактерии порядка *Caulobacteriales*.

В слизи водорослей иногда встречаются спирохеты, которые обычно не видны под световым микроскопом, а также вибрионы. Размеры большинства бактерий на сухих фиксированных препаратах колеблются в пределах 0.5—1.5 мк в длину и 0.5—0.7 мк в ширину. Фактические размеры бактериальных клеток несколько больше, так как при высушивании они сжимаются (Мишустин и Мирзоева, 1946; Троицкий и Сорокин, 1967). У некоторых видов каулобактерий длина клетки около 1 мк, а стебелек, которым она прикрепляется к водорослям и трупам мелких беспозвоночных, имеет длину 5—7 мк и толщину около 0.03 мк.

БИОМАССА БАКТЕРИЙ

Наиболее полно в течение всего навигационного периода биомасса бактерий в водохранилище была определена М. И. Новожиловой в 1954 г. (табл. 89). Величина сырой биомассы микроорганизмов колебалась в пределах 0.1—3.0 мг/л. В среднем она равнялась 0.94 мг/л. Эту величину необходимо считать меньше действительной, так как при ее определении для подсчета общего количества бактерий использовался микроскоп марки МБИ, дающий заниженные величины численности, а также потому, что на сухих препаратах, на которых определялся размер бактериальных клеток, последние сжимаются.

Таблица 89

Сырая биомасса бактерий в поверхностном слое воды в 1954 г. (мг 1 л)

Станция	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Среднее по станциям
	15	25	10	24	15	25	13	27	17	10	4	
Коприно	2.90	2.10	1.85	0.48	0.42	0.26	0.13	0.73	0.60	0.52	0.48	0.95
Район г. Мологи	2.10	1.54	1.68	0.44	1.10	0.60	0.72	1.20	0.95	0.93	0.42	0.96
Григорово	2.14	1.70	0.23	0.60	0.86	0.68	0.90	1.00	0.30	0.61	0.62	0.87
Устье р. Согожи	3.00	0.93	0.80	0.95	1.93	0.51	1.20	1.20	1.20	0.56	0.65	1.17
Измайлово	1.00	0.90	0.71	0.44	1.10	0.57	0.90	0.48	0.86	0.61	0.52	0.73
Средний Двор	1.22	1.05	0.83	0.16	1.20	0.37	0.44	0.70	0.89	0.76	0.53	0.79
Наволоч	1.44	2.10	0.76	0.15	0.62	1.10	0.76	1.60	1.00	0.71	0.57	0.79
Устье р. Чеснавы	2.49	1.63	0.92	0.61	0.75	0.83	0.67	1.20	0.86	1.20	0.43	1.05
Брейтово	2.07	2.60	0.59	0.10	0.62	0.87	0.60	0.90	0.65	0.53	0.68	0.93
Устье р. Сити	2.00	1.30	0.66	0.22	0.42	0.88	0.77	2.00	0.94	0.80	0.76	0.98
Среднее	2.03	1.59	0.90	0.42	0.90	0.67	0.71	1.10	0.73	0.72	0.57	—

Среднее за сезон: $\bar{X} = 0.94$

Сырая биомасса 1 млрд водных бактерий составляет примерно 1 мг. Если принять, что в 1 л воды содержится 1 мг бактерий, т. е. 1 г в 1 м³, то в Рыбинском водохранилище объемом 25.4 км³ содержится примерно 25 000 т сырой бактериальной биомассы, что при площади водохранилища 4500 км² и средней глубине 5.6 м соответствует 5.5 г под 1 м² в столбе воды от поверхности до дна.

Методы определения размеров и численности бактерий в иловых отложениях весьма несовершенны, вследствие чего их биомасса в илах может быть вычислена лишь приближенно. В серых илах при количестве бактерий 1—2 млрд в 1 г (Сорокин, 1958а) до глубины 1 см содержится 10—20 г сырой бактериальной биомассы на 1 м² площади дна, а до глубины 10 см — около 100—200 г. Для затопленных почв и торфянистых илов, где численность бактерий в 10 раз меньше, приведенные величины следует соответственно в 10 раз уменьшить.

РАЗМНОЖЕНИЕ БАКТЕРИЙ И ПРОДУКЦИЯ ИХ БИОМАССЫ

Скорость размножения бактерий принято определять временем, за которое происходит удвоение их численности, — «время генерации». По условиям определения (Иванов, 1955) эта величина есть некоторая средняя из скоростей размножения конгломерата многих видов бактерий, из которых одни делятся быстро, другие — медленно. Первые и дают наибольшую продукцию биомассы. На наличие в воде отдельных групп микроорганизмов, размножающихся очень быстро, указывают опыты по определению времени удвоения гетеротрофной ассимиляции CO_2 (Романенко, 1969а). Эта величина может быть определена, если в обычную формулу времени генерации вместо количества бактерий подставить величину ассимиляции углекислоты за два отрезка времени.² Как правило, в чистых культурах микроорганизмов время генерации, определенное по изменению численности бактерий за определенный период, равно времени удвоения ассимиляции CO_2 , в водоемах же последняя величина всегда меньше первой. Главное влияние на интенсивность размножения бактерий оказывают наличие питательных веществ и температура окружающей среды. Отрицательно во время интенсивного развития и положительно во время отмирания воздействуют водоросли. Роль зоопланктов-фильтраторов в этом отношении оценить пока трудно. По данным М. И. Новожиловой (1957), время генерации общего количества бактерий в водохранилище в 1955 г. было наименьшим (5.1 часа) 1 июля в Шексне, у Первомайских островов и наибольшим (38 час.) 13 июля у Среднего Двора. Среднее по 28 анализам, произведенным на разных станциях с мая по август, равнялось 18.3 часа.

В 1964 г. в водохранилище было определено время генерации бактерий за навигационный период с помощью радиоактивного углерода по величине гетеротрофной ассимиляции углекислоты (Романенко, 1964б; Кузнецов и др., 1966).

Т а б л и ц а 90

Время генерации бактерий (час.) в водохранилище в 1964 г.

Станция	Май	Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Ок- тябрь	Среднее
	15	1	15	1	15	3	16	2	17	2	
Коприно	81	22	40	17.5	11.8	18.6	24.2	48.6	57	46	36.7
Район г. Мологи	59	71	21.7	25.4	—	23	34.5	74	74	40	46.9
Измайлово	108	185	30	37.5	—	20.8	17.0	42	97	—	67.1
Средний Двор	60	58	40	59	—	35.5	18.9	50	40	55	46.2
Наволоч	68	52	48	37	—	13.3	13.1	31	86	36	42.7
Брейтово	116	101	77	38	—	19.4	9.7	10.6	48	22	49.0
Среднее	82.0	81.5	42.7	35.7	11.8	21.7	19.5	42.7	67.0	39.8	—
Среднее за сезон	X=48										

Полученные результаты (табл. 90) отражают зависимость времени генерации бактерий от температуры воды. С мая по октябрь среднее время генерации равнялось 48 час. с колебаниями от 9.7 до 185. Медленнее всего бактерии размножались ранней весной и осенью, в несколько раз быстрее летом.

В табл. 91 приведено время генерации бактерий, рассчитанное по гетеротрофной ассимиляции углекислоты за ряд лет. Каждое

² Таким же образом можно определить время, в течение которого происходит удвоение потребления кислорода на дыхание, подставив в формулу соответственно величины кислорода.

Время генерации (час.) бактерий в воде за навигационный период
в 1964—1968 гг.

Год	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Среднее с мая по октябрь
1964	82.0	62.1	23.7	20.6	54.8	39.8	—	47.2
1965	43.0	23.8	17.6	19.2	20.8	25.9	—	25.0
1966	41.2	26.4	22.3	28.4	37.0	61.0	—	36.0
1967	48.0	28.4	27.7	114	86.0	37.3	—	56.9
1968	85.8	28.3	15.8	41.4	30.3	139.0	900	56.8
Среднее	60.0	33.8	21.5	41.5	45.8	60.3	—	44.0

число представляет собой среднюю из 12 анализов проб (в каждом рейсе), взятых на 6 стандартных станциях. Среднее за 5 лет время удвоения числа бактерий в период с мая по октябрь равно 44 час., т. е. в среднем каждые 2 суток биомасса бактерий удваивается. В середине лета очень часто удвоение совершается за 15—17 час., в мае и октябре за 60, а иногда за несколько суток. В ноябре при замерзании воды удвоение происходит лишь за месяц. В декабре под льдом на станции у сел. Коприно время генерации бактерий составляло 600 час. Заслуживает внимания, что от декабря к апрелю при почти неизменной температуре воды, близкой к 0, скорость размножения бактерий постепенно увеличивается, вероятно, за счет появления психрофильных организмов.

Производство бактериальной биомассы. Биомасса бактерий в воде в каждый данный момент выражается величинами 0.5—2.0 г в сыром весе на 1 м³ воды. Это зачастую меньше биомассы других организмов в период их интенсивного развития. Например, биомасса зоопланктона в Рыбинском водохранилище достигает 2—4 г/м³, а водорослей — 10—30 г/м³. Но обладая большой воспроизводительной способностью, кратковременно живущие микроорганизмы за длительный промежуток времени образуют значительную биомассу. Это под ее воздействием трансформируются и «сгорают» до углекислоты огромные массы всевозможных органических веществ, окисляются и восстанавливаются многие минеральные вещества. В природе нет веществ, которые прямо или косвенно не подвергались бы воздействию микроорганизмов. Сами же бактерии частично используются как пища зоопланктоном, частично подвергаются последующей минерализации. Их тело состоит из легкоусвояемого белково-углеводного комплекса, т. е. является хорошей и полноценной пищей для животных-фильтраторов. Важный момент взаимосвязи бактерий и зоопланктона состоит в том, что первые используют труднодоступные для других организмов гуминовые кислоты, сложные полимеры углеводов (клетчатку, пектин и пр.), превращая их в легкоусвояемые вещества своего тела.

Примерную оценку продукции биомассы бактерий можно произвести исходя из времени генерации, численности и средних размеров бактериальных клеток. В 1964 г. среднее время генерации за период с мая по октябрь было равно 48 час., т. е. 2 суткам. Поскольку численность бактерий за вегетационный период остается величиной более или менее постоянной, наблюдаемые колебания зависят не столько от скорости их размножения, сколько от других факторов. Из этого следует, что сколько бактерий нарождается, столько же и элиминируется. Таким образом, за 140 дней (с 14 мая по 2 октября) биомасса бактерий возросла $140/2=70$ раз, что при биомассе 1 мг/л соответствует продукции 70 мг/л, или 70 г на 1 м³. В объеме всего водохранилища ($17.6 \cdot 10^9$ м³) она соста-

вила 1 230 000 т в сыром весе, или 184 000 т С при влажности бактерий 85%. В общем это достаточно близко к величине продукции, определенной в том же году другим (радиоуглеродным) методом, — 117 000 т С.

В последние годы продукция бактерий в Рыбинском водохранилище определялась во время стандартных рейсов с помощью C^{14} по гетеротрофной ассимиляции углекислоты. Основанием для применения такого

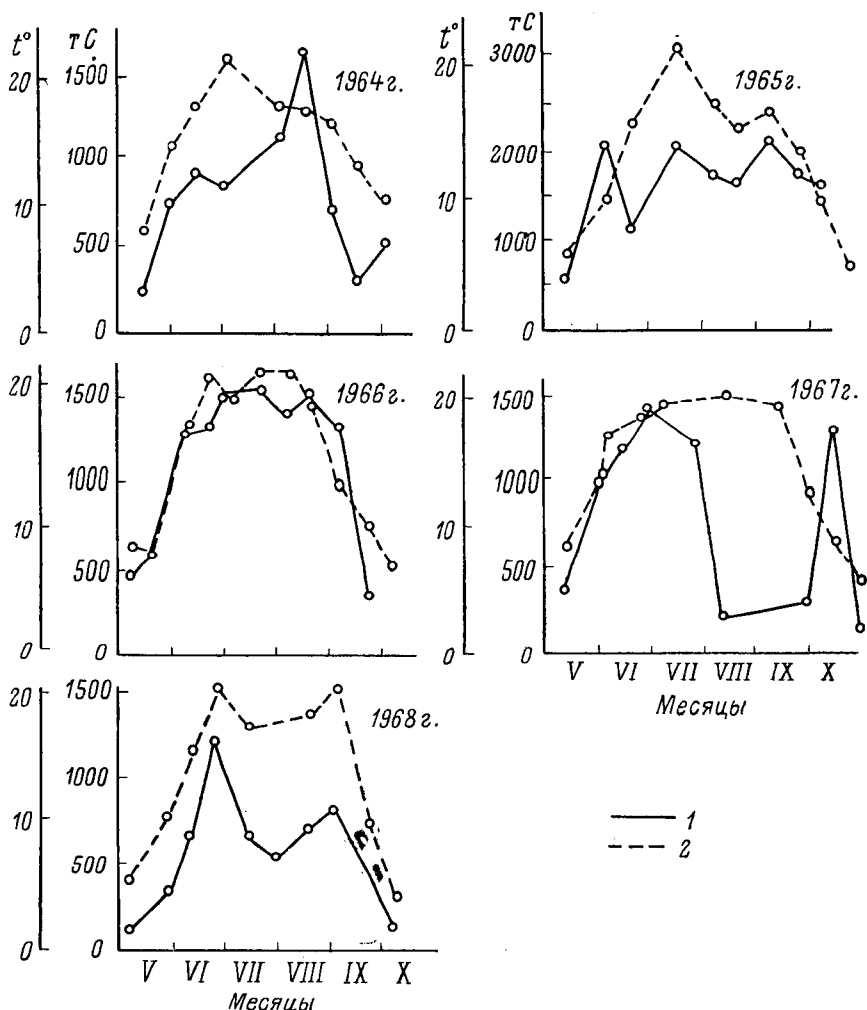


Рис. 36. Сезонная динамика продукции бактериальной биомассы в расчете на весь водоем (1) и температура воды (2).

метода определения продукции послужили установленные факты (Романенко, 1964б, 1969а), что в процессе хемосинтеза в водоеме ассимилируется незначительное количество углекислоты, основную же роль играет гетеротрофная ассимиляция CO_2 , а также, что между приростом биомассы у гетеротрофных бактерий и ассимиляцией углекислоты существует прямая зависимость.

Обычно наименьшие величины продуцирования бактериальной биомассы наблюдаются ранней весной и поздней осенью, а наибольшие — летом (рис. 36). Таким образом, продукция бактерий находится в прямой связи с температурой воды. В период интенсивного развития водорослей

продукция бактерий обычно угнетается, в период же их отмирания — активизируется. Волна максимальной продукции бактериальной массы отстает от волны размножения водорослей.

В разные годы продукция биомассы бактерий в расчете на весь водоем (табл. 92) колеблется от 86 до 231 тыс. т С, что в расчете на 1 м^2 соответствует 21—55 г С за навигационный период. В среднем за 5 лет она равна 35 г С под 1 м^2 . Таким образом, биомасса бактерий соизмерима с величиной первичной продукции органического вещества, образуемого фитопланктоном, обычно она лишь в 2 раза меньше чистой продукции фитопланктона. Р/В коэффициент с мая по октябрь равен примерно 79.

Таблица 92
Продукция бактериальной биомассы (в С)

Год	За навигационный период (май—ноябрь)				В среднем за сутки		
	число суток	в 1 л, мг	под 1 м^2 , г	на весь водоем, т	в 1 л, мг	под 1 м^2 , г	на весь водоем, т
1964	140	6.7	33	117 000	0.047	0.24	836
1965	158	10.6	55	231 000	0.067	0.35	1460
1966	151	7.4	39	174 000	0.049	0.26	1150
1967	150	5.3	28	117 000	0.035	0.19	780
1968	187	3.6	21	86 000	0.019	0.11	460
Среднее	157	6.7	35	145 000	0.043	0.23	937

В холодный и дождливый 1968 г. продукция бактерий была наименьшей. В 1965 г. она была максимальной, это был теплый год, следующий за двумя маловодными, когда осушная зона побережья покрылась растительностью, а затем была затоплена.

Продукция бактерий в иловых отложениях в настоящее время может быть оценена лишь весьма приблизительно, даже время генерации бактерий в илах мы еще не умеем определять, хотя попытки подобного рода известны (Гамбарян, 1965). Наиболее активное микронаселение находится в самом поверхностном слое ила на границе раздела фаз вода—ил, поскольку сюда постоянно поступают из воды всевозможные питательные вещества. По-видимому, продукция бактерий в нижележащих слоях много меньше, хотя известно, что и там бактерии развиваются. Расчет произведен по гетеротрофной ассимиляции CO_2 , определенной в 1959 г. (Романенко, 1966б) по таким же параметрам, как и для воды (табл. 93).

В среднем за 3 месяца продукция бактерий в иле составила 6.4 мг С л/сутки, что примерно в 150 раз выше, чем в воде (табл. 92, 93). По отношению же к исходной биомассе бактерий эта величина невелика — около 10%, откуда вытекает, что основная масса бактерий размножается в иле медленнее, чем в воде. Вероятно, здесь также одни виды бактерий размножаются очень быстро, а другие медленно. В самом поверхностном слое толщиной в несколько миллиметров размножение бактерий должно идти особенно интенсивно, затухая с глубиной. За 3 месяца (июль—сентябрь) в поверхностном слое ила может образоваться около 5 г С бактериальной биомассы, или 70 г в сыром весе, на 1 м^2 .

Бактериальная ассимиляция CO_2 .³ В отсутствие света, когда исключена деятельность автотрофов-фотосинтетиков, ассимиляция CO_2 осуществляется автотрофами-хемосинтетиками и гетеротрофными организмами. Первые полностью удовлетворяют свою потребность в углероде за счет CO_2 ,

³ Углекислоту в небольшом количестве могут ассимилировать и другие гетеротрофные организмы, но бактериальная ассимиляция преобладает.

Примерная продукция бактериальной биомассы в слое ила до глубины 1 см в 1959 г.
(мг С/сутки)

Станция	Июль		Август		Сентябрь	
	в 1 л	под 1 м ²	в 1 л	под 1 м ²	в 1 л	под 1 м ²
Бывшее русло Волги у Коприна	2.3	23	4.5	45	12	120
То же у Перебор	12	120	14	140	—	—
Бывшее русло Мологи у Брейтова	15	150	15	150	9.5	95
То же в районе г. Мологи	3.8	38	11	110	10	100
То же у Первомайских островов	—	—	4	40	—	—
Бывшее русло Шексны у Волкова	—	—	5.8	58	—	—
То же у Городка	5.9	59	5.9	59	—	—
То же в районе Ягорбы	3.5	35	3.8	38	—	—
То же у Вичелово	1.7	17	1.7	17	—	—
То же у Мяксы	5.1	51	7.6	76	—	—
Район Наволока	8.7	87	5.2	52	3.2	32
Бывшая пойма Шексны у Измайлова	—	—	13	130	1.5	15
Весьегоское расширение	3.5	35	3.8	38	—	—
Метеостанция ПОМ	1.3	13	4.3	43	1.7	17
Среднее	5.7	57	7.1	71	6.3	63

вторые вовлекают в биосинтез через цикл Кребса лишь несколько процентов C/CO_2 по отношению к углероду клетки. До последнего времени считалось, что основную массу CO_2 в затененных пробах воды и ила из водоёма ассимилируют хемосинтетики. После изучения потенциальной способности микрофлоры к хемосинтезу и к гетеротрофной ассимиляции (Романенко, 1963, 1964а) и расчета количества углерода CO_2 , вовлекаемого гетеротрофными бактериями в биосинтез (Романенко, 1964б), стало выясняться, что ввиду огромного преобладания гетеротрофных микроорганизмов над хемосинтетиками количество CO_2 , вовлекаемой ими в биосинтез, намного превосходит ассимиляцию CO_2 в процессе хемосинтеза. Поэтому оценить роль последнего в Рыбинском водохранилище невозможно. Лишь весьма примерно по косвенным расчетам (исходя из количества CO_2 , вовлекаемой в биосинтез теми и другими бактериями в чистых культурах на 1 мг использованного кислорода) можно заключить, что за счет хемосинтеза ассимилируется около 10—15% CO_2 от валовой величины. По интенсивности ассимиляции CO_2 можно судить об активности гетеротрофной микрофлоры. Определять же ее с помощью радиоактивного углерода можно с большой точностью.

В 1956 г. бактериальная ассимиляция CO_2 в Рыбинском водохранилище, по данным Ю. И. Сорокина (1958а),⁴ за навигационный период составила 10 200 т С. За 6 лет ее минимальное значение составило 6020 т С в холодный и дождливый 1968 г. и максимальное — 14 900 т С в 1965 г., средняя величина — 9720 т С (табл. 94). В среднем за все годы гетеротрофная ассимиляция CO_2 за навигационный период равна примерно 5% продукции органического вещества фитопланктона, определенной радио-

⁴ В то время автор рассматривал указанную величину как результат только хемосинтеза. Здесь его данные интерпретируются как гетеротрофная ассимиляция CO_2 . Это относится и к микрофлоре илов.

Бактериальная ассимиляция CO_2 (в С)

Год	За навигационный период				В среднем за сутки		
	число суток	в 1 л, мг	под 1 м ² , г	в водоеме, т	в 1 л, мкг	под 1 м ² , мг	в водоеме, т
1956	153	0.44	2.39	10 200	2.9	16	67
1964	140	0.42	2.24	7 400	3.0	16	53
1965	146	0.63	3.60	14 900	4.3	22	102
1966	138	0.43	2.24	10 200	3.1	16	74
1967	174	0.43	2.28	9 600	2.5	13	55
1968	179	0.26	1.45	6020	1.5	8	34
Среднее	155	0.43	2.37	9720	2.9	15	64

углеродным методом. Гетеротрофная ассимиляция CO_2 в поверхностном слое воды летом колеблется от 0.1 до 13% величины фотосинтеза (табл. 95). Во всей толще воды она в среднем в 3 раза выше. При понижении температуры воды осенью, когда абсолютная величина фотосинтеза резко снижается, она может достигнуть 50% первичной продукции. Таким образом, понижение температуры сказывается в первую очередь на деятельности водорослей и относительно меньше — на деятельности бактерий.

Таблица 95

Соотношение между суточной интенсивностью фотосинтеза фитопланктона и гетеротрофной ассимиляцией CO_2 в 1967 г.

Показатель	Май		Июнь		Июль	Август	Сентябрь	Октябрь		Средняя
	10	30	12	26	24	10	27	11	27	

В поверхностном слое воды

Фотосинтез, мкг С/л	208	200	110	180	350	600	40	33	10	—
Гетеротрофная ассимиляция CO_2 , мкг С/л	0.92	2.23	2.67	3.30	3.05	0.60	0.97	4.22	0.53	—
Гетеротрофная ассимиляция CO_2 , % от фотосинтеза	0.4	1.1	2.4	1.8	0.9	0.1	2.4	13	5.3	3.0

Во всей толще воды

Фотосинтез, т С на весь водоем	1100	1120	640	1000	1860	2980	190	148	110	—
Гетеротрофная ассимиляция CO_2 , т С на весь водоем	23	59	69	85	72	13	19	76	9.6	—
Гетеротрофная ассимиляция CO_2 , % от фотосинтеза	2.1	5.3	10.1	8.5	3.9	0.4	10	51	8.6	10.1

Зимой под льдом, покрытым снегом, фотосинтез отсутствует, а гетеротрофная ассимиляция CO_2 колеблется около 0.05 мкг С л/сутки. Поскольку при гетеротрофной ассимиляции углерод CO_2 переходит в органическое вещество, то эти величины должны быть отнесены к приходной части баланса органического вещества.

Гетеротрофная ассимиляция углекислоты в иловых отложениях зависит от характера ила. В августе 1954 г. (Сорокин, 1956а, 1958б) в бедных торфяных илах ее величина составляла 0.4 мг С кг/сутки, а в серых, богатых органикой илах по руслам рек колебалась от 1 до 4.9 мг С кг/сутки. В июне—сентябре 1959 г. (Романенко, 1966б) средняя величина гетеротрофной ассимиляции составляла 0.37 мг С л/сутки. Интенсивность ассимиляции CO_2 в илах в 100—200 раз больше, чем в воде, и, следовательно, интенсивность микробиологических процессов много выше. С глубиной ассимиляция CO_2 в иле заметно снижается.

Деструкция органического вещества. Количество органического вещества, подвергнувшегося деструкции, рассчитано по потреблению кислорода на дыхание всем микробиоценозом. В общем это — сумма подвергшихся деструкции веществ автохтонного и аллохтонного происхождения. Поэтому, как правило, величина деструкции в водохранилище превышает фотосинтетическую продукцию фитопланктона (Романенко, 1967а). Часть образовавшихся путем фотосинтеза органических веществ подвергается разрушению самими водорослями в процессе их жизнедеятельности.

Т а б л и ц а 96

Деструкция органического вещества в воде (в С)

Год	За навигационный период				В среднем за сутки		
	число суток	в 1 л, мг	под 1 м ² , г	на весь водоем, т	в 1 л, мг	под 1 м ² , г	на весь водоем, т
1958 *	135	18	101	450 000	0.13	0.75	3340
1965	162	20	116	480 000	0.12	0.72	2960
1966	167	40	214	950 000	0.24	1.28	5670
1967	154	28	150	633 000	0.18	0.97	4110
1968	194	11	64	270 000	0.06	0.33	1390
Средняя	162	23	129	556 000	0.14	0.91	3494

* Данные за этот год И. Л. Пыриной (1966).

Если вновь образовавшееся в течение суток органическое вещество принять за 100%, то в последующие сутки — через 24 часа (летом) — около 20% его выделяется водорослями при дыхании. Основная же масса органического вещества разрушается бактериями.

В каждый данный момент разрушаются вещества, как образовавшиеся недавно, так и образовавшиеся ранее и уже трансформированные в более устойчивые формы. Поскольку в конечном итоге в деструкции всех веществ должно быть соблюдено равенство, обратное уравнению фотосинтеза, то при пересчете от кислорода, пошедшего на дыхание, к количеству разрушенного органического вещества дыхательный коэффициент принят равным 1.

Для Рыбинского водохранилища имеются данные по деструкции органического вещества за 5 лет (табл. 96). За навигационный период во всем водохранилище в разные годы разрушается от 270 до 950 тыс. т органического вещества, выраженного в углероде. В среднем под 1 м² площади водоема с мая по ноябрь разрушается 129 г С органического вещества, что примерно в 3 раза больше чистой первичной продукции фитопланктона и в 1.5—2 раза выше валовой величины. По отдельным годам количество разрушаемого органического вещества меняется более чем в 3 раза. Наименьшим оно было в холодном 1968 г. Динамика деструкции (дыхания) зависит от температуры воды (рис. 37).

Вода водохранилища содержит много стойких гуминовых веществ, ее средняя цветность 40—60° (Фортунов, 1959). Сами по себе эти вещества разрушаются, как правило, очень медленно, но при наличии органических веществ, легкоусвояемых организмами, они более активно вовлекаются в процесс деструкции. Значительно активнее этот процесс идет в присутствии иловых отложений, микрофлора которых в сотни раз богаче и активнее, чем микрофлора воды. Интенсивнее разрушаются

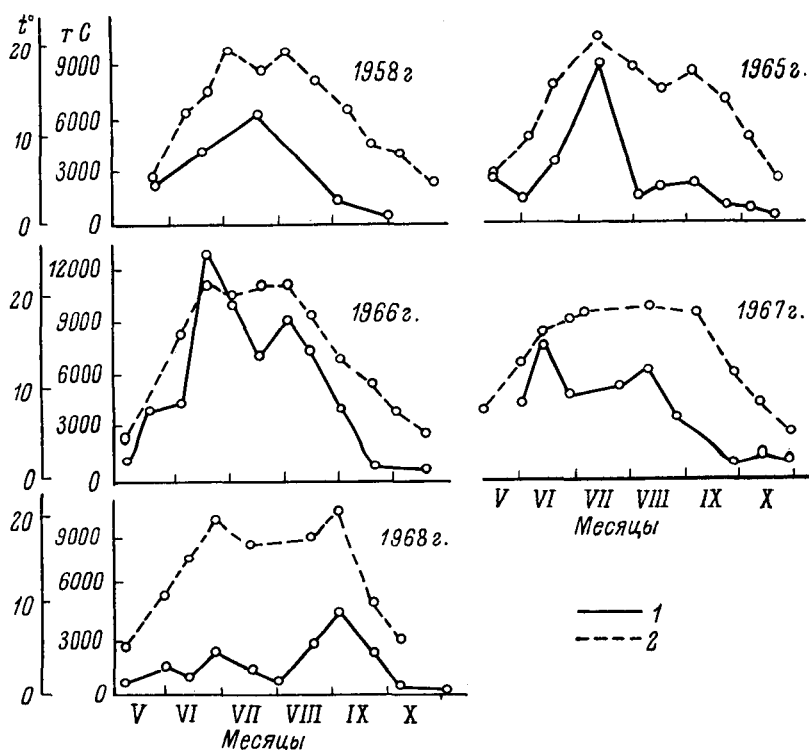


Рис. 37. Сезонная динамика деструкции органического вещества в воде в расчете на весь водоем (1) и температура воды (2).

гуминовые вещества в присутствии микобактерий (Кузнецов и Дзюбан, 1960). Последние постоянно вырастают на МПА при посевах воды из водохранилища.

Зимой при температуре воды около 0° дыхание микроорганизмов не прекращается. Судя по снижению содержания кислорода в подледный период, в разных водоемах интенсивность потребления кислорода бактериопланктоном зависит от содержания в воде органического вещества. В Рыбинском водохранилище с декабря 1964 до апреля 1965 г. потребление кислорода⁵ в воде на бывшем русле Волги у сел. Коприно было очень стабильным: около 0.05 мг O_2 л/сутки, лишь в апреле оно стало несколько большим. И по всему водохранилищу потребление кислорода зимой оказалось таким же, как у Коприна. В среднем по водохранилищу зимой величина деструкции равнялась 0.015 мг С л/сутки. За 160 дней (с ноября по апрель) в расчете на весь водоем она составляла 35 000 т С

⁵ Определения производились путем многосуточного инкубирования воды в склянках в водоеме.

органического вещества, или 10.7 г С под 1 м². В среднем за сутки во всем водоеме разрушалось 218 т С органического вещества, или 0.067 г под 1 м². Таким образом, зимой в водохранилище деструкция органического вещества в воде составляет около 7% годовой, или столько, сколько, разрушается за две недели летом.

При содержании кислорода в воде во время ледостава около 10 мг/л за подледный период (160 дней) на дыхание микрофлоры только в воде может быть потреблено 8 мг кислорода. Если учесть, что часть его потребляется очень активной микрофлорой иловых отложений (исчезновение его в первую очередь и наблюдается в придонных слоях), то к весне в некоторых районах могут возникнуть заморы рыбы, что нередко и происходит.

Значительное количество органического вещества подвергается разрушению в поверхностном слое иловых отложений (Романенко и Романенко, 1969). Интенсивность деструкции в них за счет аэробных процессов была определена по потреблению кислорода в изолированных колонках ила по методу М. Е. Гамбаряна (1962). В среднем за навигационный период на площади дна 1 м² разрушается около 20 г С органического вещества (табл. 97; рис. 38). В 1967 г. в деструкции органического вещества иловых отложений имелось два максимума. Первый наблюдался в начале лета, когда вода прогревалась выше 16°. По-видимому, в это время интенсивное потребление кислорода шло на деструкцию продуктов анаэробного распада, накопившихся в илах за зиму, а также веществ аллохтонного происхождения, осевших вместе с взвешенными частицами после половодья. Второй пик был отмечен осенью после отмирания основной массы водорослей.

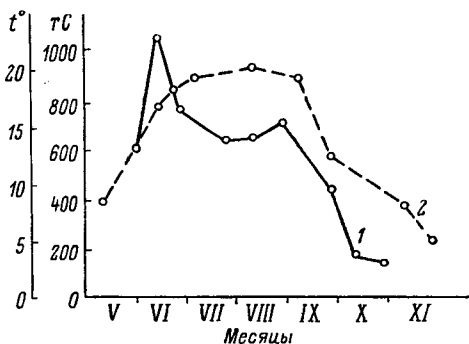


Рис. 38. Сезонная динамика деструкции органического вещества за счет аэробных процессов в иловых отложениях в расчете на весь водоем (1) и температура воды (2).

Т а б л и ц а 97

Деструкция органического вещества в донных отложениях в результате аэробных процессов (в С)

Год	Число суток	За навигационный период		В среднем за сутки		В % от деструкции в воде
		под 1 м ² , г	на весь водоем, т	под 1 м ² , г	на весь водоем, т	
1967	164	23	95 000	0.14	580	15
1968	187	18	74 000	0.10	400	27
Среднее	175	20	84 000	0.12	490	21

Расчет по балансу между потреблением кислорода из воды над колонкой ила и выделением в воду СО₂ показывает, что за счет аэробных процессов разрушается примерно такое же количество органического вещества, как за счет анаэробных, но интенсивность последних в Рыбинском водохранилище пока еще не учтена.

ГРУППЫ БАКТЕРИЙ

Сапрофитные бактерии, растущие на МПА. Сборная группа микроорганизмов, способных развиваться на богатых белковыми веществами органических средах. Их численность — хороший индикатор наличия этих веществ в воде. Учет их количества производился при посеве глубинным способом в чашках Петри на МПА. Колонии просчитывались после десятидневного инкубирования при комнатной (около 20°) температуре. Осредненные результаты анализов (Кузнецов, 1959а, 1962; Кузнецов и Карпова, 1966; Кузнецов и др., 1966) приведены в табл. 98, каждая

Т а б л и ц а 98

Количество сапрофитных бактерий, растущих на МПА (в 1 мл воды)

Год	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь	
	середина	конец	середина	конец	середина	конец	середина	конец	середина	конец	середина	конец
1954	300	—	—	4670*	—	198	118	—	105	233	—	—
1958	997	351	495	235	217	287	2655*	165	—	151	124	378
1959	505	239	680	272	230	156	77	—	—	212	—	—
1960	269	155	92	171	86	145	694	—	436	—	141	130
1961	215	53	50	246	135	—	116	181	331	178	151	126
1962	758	121	170	516	166	241	273	275	—	—	255	—
1963	45	115	91	126	49	80	111	58	195	313	290	—
1964	1318	221	128	264	732	1276	238	30	105	94	97	—
1965	325	42	138	—	133	291	355	338	521	146	—	—
Среднее	525	162	230	260	218	334	260	174	282	189	176	211

* Выскакивающие результаты ($> \sigma \cdot f$), которые не вошли в расчеты средних величин.

цифра — результат 12 анализов за сезон по 6 станциям. Количество сапрофитных бактерий за период с мая по октябрь при значительном осреднении результатов в Главном плесе колебалось от 162 до 525 в 1 мл воды. Больше всего этих бактерий весной. Для лета и осени данные примерно одинаковы. Результаты отдельных анализов сильно различаются в разных участках водоема — от пяти до нескольких тысяч клеток в 1 мл воды, хотя в параллельных пробах из одного образца воды сходимость хорошая.

За 9 лет численность сапрофитных бактерий (табл. 99) в среднем за навигационный период колебалась от 134 в 1963 до 505 в 1964 г. при среднем числе за все годы 273 и коэффициенте вариации для вероятности 99% $V=290\%$.

Т а б л и ц а 99

Средняя численность сапрофитных бактерий в воде

Показатель	Год									Сред- нее
	1954	1958	1959	1960	1961	1962	1963	1964	1965	
Количество бактерий в 1 мл	188	296	297	217	185	387	134	505	247	273
Число анализов	27	55	53	53	68	51	66	58	57	54
Коэффициент вариации V , % для вероятности 99%	360	220	310	360	260	390	250	120	330	290

Судя по количеству сапрофитов, можно сказать, что вода в Рыбинском водохранилище довольно чистая. На это же указывает и соотношение между сапрофитами, растущими на МПА, и общим количеством бактерий, определяемых прямым подсчетом (табл. 100). Известно, что,

Т а б л и ц а 100

Количество сапрофитных бактерий, растущих на МПА, от общего количества бактерий (в %)

Показатель	Год									
	1954	1958	1959	1960	1961	1962	1963	1964	1965	среднее
Общее количество, млн/мл	0.62	1.68	2.13	1.01	1.54	1.31	1.69	1.62	1.73	1.48
Сапрофитные, в 1 мл	188	296	297	217	185	387	134	505	247	273
Сапрофитные, % от общего количества	0.030	0.017	0.014	0.020	0.012	0.030	0.008	0.031	0.014	0.019

чем меньше это соотношение, тем менее загрязнен водоем (Кузнецов, 1952). В среднем за ряд лет количество сапрофитов равно 0.019% от общего количества бактерий. При содержании сапрофитов порядка нескольких процентов водоем считается сильно загрязненным (см. главу 3).

Слабая загрязненность водохранилища подтверждается также данными по содержанию в его воде кишечных палочек, попадающих в водоем с фекалиями (табл. 101; Казаровец, 1963).

Т а б л и ц а 101

Количество кишечных палочек в 1 мл воды в 1959—1960 гг.

Результаты подсчетов	Плес			
	Главный	Волжский	Моложский	Шекснинский
Крайние	0—140	2—100	0—820	5 — сплошной
Средние из 10—15 анализов	24	37	91	рост 93

Наименьшее количество сапрофитов наблюдается в Главном плесе и наибольшее — в Шекснинском, в районе г. Череповца, где при посевах воды на среду Эндо мембранные фильтры сплошь зарастали колониями этих бактерий и коли-титр колебался от 0.05 до 2.4. Количество сапрофитных бактерий в пр. Серовке и Ягорбе у г. Череповца было равно 30—140 тыс. в 1 мл воды, а их отношение к общему числу бактерий равно 10%.

Высокая численность бактерий, растущих на МПА, отмечена в прибрежных зарослях тростника и водяной гречихи (до 11 000 в 1 мл воды). В обрастаниях на скошенной растительности их количество достигало 120 млн в 1 г соскобов (Крашенникова, 1958). Отметим, что по определению Н. А. и М. Б. Мосевич (1954), в 1948 г. средняя численность сапрофитных бактерий составляла 650 в 1 мл воды.

Численность сапрофитных бактерий в донных отложениях примерно в тысячу раз выше, чем в воде. Содержание их в значительной степени

зависит от характера отложений (табл. 102). В серых, богатых органическими веществами илах количество бактерий примерно в 10 раз больше, чем в незаиленных почвах и в илах торфянистых. В бедных почвах возрастает количество споровых форм, в торфяниках особенно много *Vac. mycoides*. В посевах постоянно вырастают плесневые грибы, количество которых достигает нескольких тысяч на 1 г ила.

Т а б л и ц а 102

Количество сапрофитов и грибов в илах (Сорокин, 1958в)

Характер отложений	Сапрофиты, млн/г сырого ила	Споровые бактерии, в % от общего числа сапрофитов		Плесневые грибы, тыс./г сырого ила
		ноябрь 1954 г.	август 1955 г.	
Серые илы устьевых участков рек	1.95	5.3	8.0	75
Торфянистые илы устьевых участков рек	0.48	40	53	113
Торфянистые илы открытых частей водохранилища	0.10	76	90	3.7
Незаиленные почвы и пески открытых частей водохранилища	0.12	11	44	2.0

Сульфатредуцирующие бактерии. В илах водохранилища их немного. В 1954—1955 гг. их количество колебалось от 0.4 до 48 тыс. в 1 г сырого ила (Соколова и Сорокин, 1957), а средняя суточная интенсивность сульфатредукции была примерно равна 0.08 мг H_2S /л сырого ила (табл. 103). Близкие количества сульфатредуцирующих бактерий отмечались в 1962 г. (табл. 106, а также: Ромапенко, 1966б).

Т а б л и ц а 103

Количество сульфатредуцирующих бактерий и интенсивность сульфатредукции (ил в сыром весе)

Дата анализа	Результаты подсчетов	Содержание SO_4 , мг S/л	Содержание сульфидов, мг S/л	Количество сульфатредуцирующих бактерий, тыс./г	Интенсивность сульфатредукции, мг S/л сутки
Май 1954 г.	крайние	—	34—220	0.4—1.6	—
	средние	—	103	0.9	—
Май 1955 г.	крайние	11—197	59—880	2—48	—
	средние	64	216	19	—
Сентябрь 1955 г.	крайние	1.3—20	—	—	0.002—0.26
	средние	8	—	—	0.083

Деятельность этих бактерий оказывает решающее влияние на величину окислительно-восстановительного потенциала (ОВП) в иловых отложениях. Как правило, чем больше в илах сероводорода или сульфидов, тем ниже величины ОВП. В Рыбинском водохранилище ОВП (Ромапенко, 1966б) колеблется на разных станциях в поверхностном слое ила от 12 до 19 единиц гН₂ (рис. 39). Наиболее низкие его значения наблюдаются по бывшим руслам Мологи и Волги, а наиболее высокие — в слабо-заиленных почвах Главного плеса при рН иловых отложений около 7.

Метанообразующие и метаноиселяющие бактерии. В анаэробных условиях в илах постоянно присутствуют бактерии, образующие метан. Они развиваются на ацетате, метаноле, этаноле, клетчатке и других органических веществах (табл. 104).

Количество метанобразующих бактерий в илах в сентябре 1961 г.

Станция	Рост на							
	ацетате		метаноле		этаноле		клетчатке	
	слой ила, см							
	0—1	9—10	0—1	9—10	0—1	9—10	0—1	9—10
Бывшее русло Волги у Коприна	0	200	0	100	—	—	5700	—
Бывшее русло Шексны у Горodka	2400	1300	300	100	7100	300	2400	1600
Средний Двор	300	0	8400	0	700	—	0	0
Измайлово	100	0	0	0	3800	—	6700	0
Наволоч	1600	0	500	0	1600	100	300	0
Бывшее русло Мологи у Брейтова	500	5900	500	40000	7600	7200	400	800
Среднее	820	1230	1610	6700	4160	370	260	480

Будучи строгими анаэробами, они разлагают указанные вещества на предельно окисленные (CO_2), а также восстановленные (CH_4) соединения. Энергия этого процесса используется ими на биосинтез. Он осу-

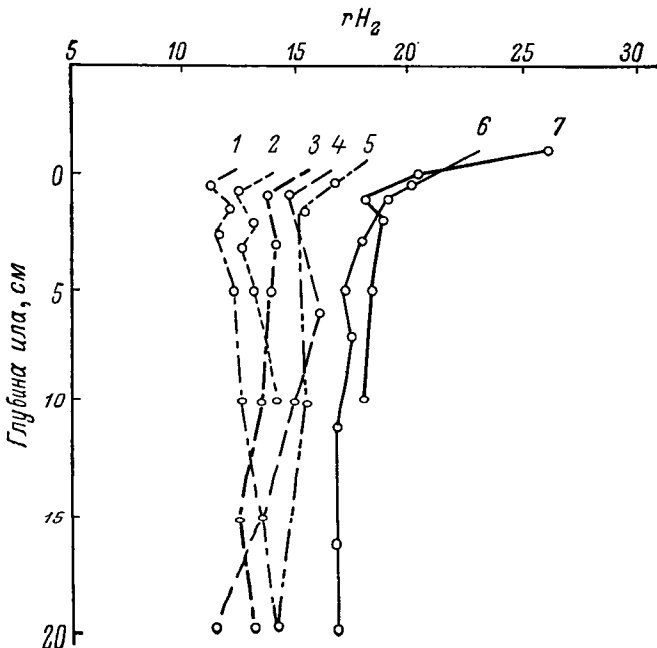


Рис. 39. Окислительно-восстановительный потенциал ($r\text{H}_2$) в иловых отложениях.

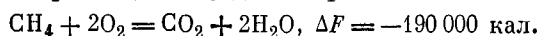
1 — русло Мологи у пос. Брейтово; 2 — то же у г. Борисоглебска; 3 — русло Волги у Шумаровских островов; 4 — то же у Бабьих Гор; 5 — русло Шексны у дер. Хвошевик; 6 — пойма Шексны в центральной части; 7 — центр водохранилища у дер. Наволоч.

ществляется в водохранилище при наблюдающихся величинах ОВП. Одним из основных источников метана служат жирные органические кислоты, которые постоянно находятся в иловых отложениях водохра-

илища в количестве 0.005—0.5% от сухого веса ила (Романенко, 1962). Так как они быстро разрушаются при метановом брожении, то в такой же степени их запас должен пополняться в результате деятельности других бактерий. Дальнейшее превращение (окисление) метана уже не может происходить при таких низких величинах ОВП, какие характерны для илов, и он поступает в воду. Таким образом, происходит перераспределение энергии (на 1 моль окисленного метана выделяется 190 000 кал. энергии) в обратном направлении — из ила в воду.

Колонки ила, особенно на бывших руслах рек и в глубоких впадинах, где скапливается органическое вещество в виде детрита, как правило, пересыщены газом и при поднятии на палубу разрываются. Газ постоянно присутствует в растворенном виде в воде (Сорокин, 1960а), а зимой собирается иногда в большом количестве под льдом. Образующийся метан и другие газы поднимают в водохранилище целые торфяные сплавины (Конаков, 1959). Численность метанобразующих бактерий сильно колеблется — от единичных клеток до нескольких десятков тысяч на 1 г ила, и они распределяются по всей толще колонки иногда до значительной глубины (20—30 см).

Процессу образования метана противостоит потребление его метаноокисляющими бактериями, живущими при высоком ОВП,



Потенциальная способность этих бактерий потреблять кислород на окисление CH_4 достигает в водохранилище нескольких миллиграмм O_2 л/сутки (Крашениникова, 1959). Методом радиоавтографии (Романенко, 1959) было установлено, что численность их в воде сильно варьирует. Как правило, наибольшее количество (несколько десятков тысяч на 1 г ила) отмечается в самом поверхностном слое ила на границе резкого перепада ОВП (рис. 40), где они используют поступающий снизу метан, а сверху — кислород. В толще воды их меньше, но зимой, когда выделяющийся в виде пузырьков газ поступает в воду и накапливается под льдом, часто можно наблюдать целые «шапки» метана и пузырьки его вмерзают в лед (Россолимо, 1932), количество бактерий здесь возрастает. В результате этого иногда возникает явление «перевернутого дна», когда количество кислорода непосредственно у льда ниже, чем в толще воды, так как он интенсивно используется здесь метаноокисляющими бактериями. В некоторых случаях это может привести к его полному исчезновению из воды и возникновению заморов рыбы.

Т а б л и ц а 105

Количество водородокисляющих бактерий в 1961 г.
(в 1 мл придонной воды и в 1 г сырого ила)

Станция	Июнь		Ноябрь		
	вода	ил	вода	ил	количество бактерий
Коприно Район г. Мологи	80	108000	31	0	330000
	17	40000	280	0	160000
				10	7000
Брейтово	22	340000	50	0	52000
				10	15000
				15	2000
Средний Двор Наволоки Измайлово	47	140000	59	0	34000
	12	13000	15	0	16000
	6	15000	20	0	165000
				10	57000

Наряду с метаном из иловых отложений постоянно выделяется, но в меньшем количестве, образующийся при всевозможных бактериальных брожениях в илах водород, который окисляется в воде водородокисляющими бактериями. Их количество, определенное методом радиоавтографии, может достигать здесь нескольких десятков на 1 мл, а в иле — нескольких десятков тысяч (табл. 105). По-видимому, в водохранилище, как

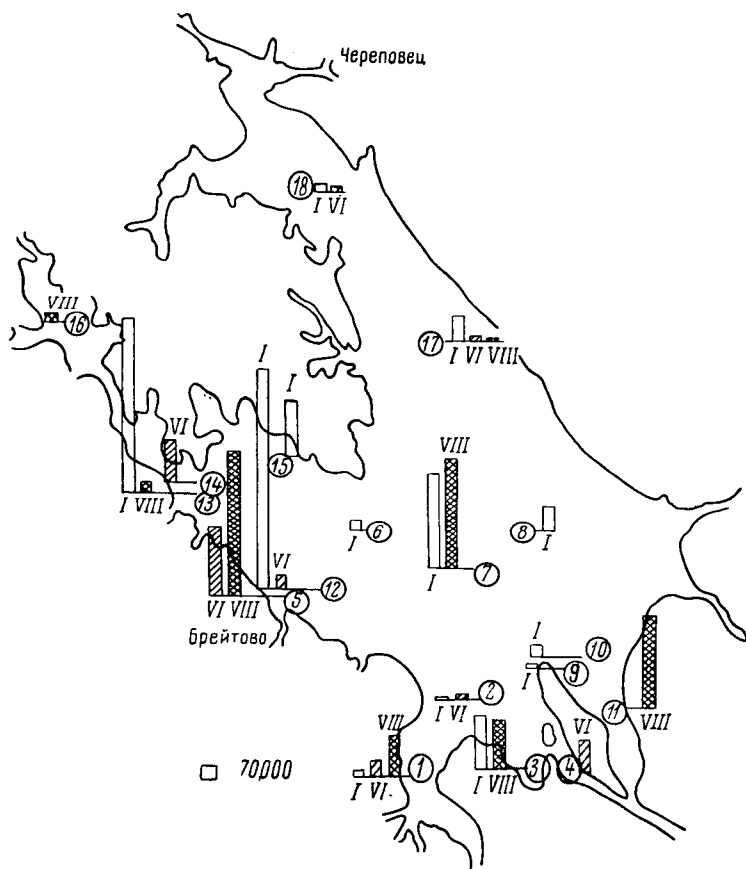


Рис. 40. Количество метаноокисляющих бактерий в 1 г поверхностного слоя (0—4 см) ила в 1950 г.

Цифры в кружках — номера станций, римские цифры — месяцы. Эталон — 70 тыс. бактерий.

и в других водоемах, эти бактерии играют основную роль в хемосинтезе, хотя хемосинтетики они лишь факультативные.

В посевах из воды постоянно обнаруживаются дрожжи. Их количество колеблется от единичных клеток до 3000 в 1 л воды (Розанова и Новожилова, 1958). У берегов их заметно больше, чем в Главном плесе. Преобладают и наиболее широко распространены *Torulopsis aerea* (Saito) Lodder, относящиеся к белым дрожжам. Из окрашенных в наибольшем количестве представлены *Rhodotorula colostri* (Castelli) Lodder, а затем *Rh. glutinis* (Fres.) Harrison. Средняя биомасса дрожжей в водохранилище 0.02 мг/л.

Из бактерий других групп в воде и иловых отложениях постоянно встречаются аэробные и анаэробные азотфиксаторы, нитрификаторы,

клетчатковые и др., но их численность и деятельность изучены пока недостаточно. В огромном количестве в илах находятся бактерии-денитрификаторы, способные разрушать нитраты и нитриты с выделением

Т а б л и ц а 106

Количество денитрифицирующих и сульфатредуцирующих бактерий в иле в 1962 г. (тыс. в 1 г сырого ила)

Станция	Слой ила, см							
	0—1	1—2	4—5	9—10	0—1	1—2	4—5	9—10
	Денитрифицирующие				Сульфатредуцирующие			
Коприно	120	240	220	150	1	0.3	0.3	0.1
Район г. Мологи	270	210	150	90	1	0.3	0.1	0.1
Брейтово	170	160	120	60	2	1	1	0
Русло Сити	140	170	200	—	1	0.3	0.05	0
Средний Двор	190	170	80	—	0.2	1	1	0
Наволоч	150	120	—	—	1	0.1	0	0
Измайлово	270	130	130	200	4	3	0	0
Среднее	173	171	140	125	1.4	0.9	0.4	0.03

свободного азота (табл. 106). Они также еще мало изучены. В воде и иловых отложениях постоянно встречаются бактерии, способные использовать различные фракции нефти (Дзюбан, 1958; Марголина, 1967).

ФИТОПЛАНКТОН

Литературные данные о фитопланктоне водоемов, существовавших ранее на территории Рыбинского водохранилища, довольно скудны. Впервые о нем упоминают Н. К. Дексбах (1921), отметивший обильное цветение р. Шексны синезелеными и диатомовыми водорослями, и Б. С. Грезе (1928), давший небольшой список доминирующих видов фитопланктона с учетом частоты их встречаемости в реках Шексне, Мологе и Сити. Некоторые данные о бентосе р. Волги против с. Коприно сообщает Н. В. Кордэ (1944). В. И. Полянский (1944, 1950) в 1936 г. изучал альгофлору Шексны в районе г. Череповца. Приводимый им список водорослей небогат (53 вида), но исключительно интересен, так как содержит несколько новых видов. Более подробно была исследована Волга и устьевой участок Шексны В. И. Есыревой (1945) в 1935—1937 гг. Кроме флористического списка, ею приводятся количественные данные и сезонная динамика численности доминирующих форм.

О фитопланктоне Рыбинского водохранилища в первый год его наполнения (1941) в литературе имеется только упоминание Д. А. Ласточкина (1947), сообщающего об обильном развитии нитчаток в прибрежной зоне водоема и его цветении, вызванном синезелеными в летний период.

В 1946—1951 гг. Всесоюзный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства организовал обследование всего водохранилища. Обработанные Е. И. Киселевой пробы, взятые в 1946 и 1948 гг., уже дают некоторое представление о численности, видовом составе и распределении фитопланктона (Киселева, 1954).

Систематические сборы фитопланктона на постоянных станциях 2 раза в месяц с мая по ноябрь были начаты Биологической станцией «Борок» в 1953 г. и продолжают до сих пор Институтом биологии внутренних

вод. Кроме того, для решения отдельных вопросов производились специальные сборы по всему водоему и выпадающим в него рекам.

Общая характеристика видового состава. В планктоне Рыбинского водохранилища за период с 1953 по 1969 г. отмечено 774 таксона водорослей. Из них *Cyanophyta* — 129, *Chrysophyta* — 70, *Bacillariophyta* — 258, *Xanthophyta* — 16, *Pyrrophyta* — 14, *Euglenophyta* — 57, *Chlorophyta* — 230.

Большинство обнаруженных видов (456) относится к истинно планктонным формам, остальные развиваются или в литоральной зоне (190), или типичны для бентоса (106) и обрастаний (22). По отношению к содержанию солей в воде только 5 видов можно отнести к мезогалобам, все остальные — олигогалобы, из них индифферентов — 600, галофилов — 103, галофобов — 66. Из найденных в водохранилище видов 576 широко распространены в пресных водоемах всего земного шара, но для характеристики природных условий особый интерес представляют арктические (6), северо-альпийские (20) и бореальные (82) формы. Они, будучи обитателями олиготрофных и дистрофных озер севера, характеризуют флору Рыбинского водохранилища как относительно холодолюбивую, тем более что ни одного субтропического вида здесь не обнаружено.

Видовое разнообразие фитопланктона в разных участках водохранилища различно. Наибольшее количество таксонов синезеленых найдено в Шекснинском плесе — 126, а наименьшее в Главном — 37, Моложский (98) и Волжский (72) занимают промежуточное положение.

Если виды синезеленых водорослей, достигающие массового развития, по всей акватории водохранилища одни и те же (*Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*),⁶ то сопутствующие им различны. В Шекснинском плесе высокой численности достигают *Microcystis aeruginosa* f. *viridis*, *Pseudanabaena galeata* и *Oscillatoria agardhii*, в Волжском — *Microcystis aeruginosa* f. *sphaerodictyoides* и *Coelosphaerium dubium*, а в Моложском различные виды родов *Anabaena* и *Oscillatoria*. В прибрежной зоне обильнее и чаще встречаются виды родов *Anabaena*, *Oscillatoria*, *Lyngbya*, *Gloeocapsa*, *Merismopedia*, *Aphanothece* и *Microcystis*.

Золотистые водоросли представлены значительным количеством форм (70), но распределение их по плесам неравномерное. Большинство их найдено в прибрежной зоне Моложского и Шекснинского плесов, где *Chrysococcus rufescens*, *Ch. biporus*, *Mallomonas producta*, *M. caudata*, *M. tonsurata* var. *alpina*, *Dinobryon bavaricum*, *D. divergens* и *Synura petersenii* создают основной фон планктона. В то же время прибрежья Волжского плеса исключительно бедны представителями этой группы. Только в весенний период в небольшом количестве здесь встречаются *Chrysococcus biporus*, *Ch. rufescens*, *Mallomonas caudata*, *M. tonsurata* var. *alpina* и *Dinobryon divergens*. Эти виды характерны и для Главного плеса.

Диатомовые по численности и видовому разнообразию в планктоне водохранилища являются преобладающими. В отличие от водорослей других групп, развитие которых приурочено к определенному периоду, они вегетируют круглый год, иногда вызывая подледное цветение. В планктоне Главного плеса и в глубоководных участках речных плесов наиболее многочисленны *Melosira italica* var. *italica* et subsp. *subarctica*, *M. islandica*, *M. granulata* var. *granulata* et var. *angustissima*, *M. ambigua*, *M. distans* var. *alpigena*, *Stephanodiscus binderanus*, *S. hantzschii*, *S. astraea*, *Asterionella formosa*, *Diatoma elongatum*, *Tabellaria fenestrata*, *Fragilaria crotonensis*, *F. capucina*, *Synedra acus*, *Nitzschia holsatica* и *N. acicularis*.

⁶ Авторы видов указаны в общем списке водорослей, см. Приложение.

В прибрежной зоне водохранилища видовой состав диатомовых разнообразнее, но численность их невелика. Наибольшее количество видов (211) найдено на песчано-илистых мелководьях, покрытых высшей водной растительностью. Торфянистые мелководья беднее, но набор видов здесь своеобразнее. Преимущественно развиваются галофобные и ацидофильные формы: *Melosira distans* var. *distans*, *Tabellaria flocculosa*, *Eunotia pectinalis*, *Eu. veneris*, *Eu. praerupta*, *Eu. monodon*, *Eu. gracilis*, *Pinularia subcapitata* и др.

Как в прибрежной, так и в глубоководной части водохранилища диатомовые дают два пика численности в год, один из которых приходится на весну, а второй, значительно меньший, — на осень. Они наступают в различных участках в разное время, что определяется характером поступающих водных масс и составом фитопланктона.

Желтозеленые и пиррофитовые водоросли представлены в водохранилище небольшим числом малообильных видов. Только в весенний период их численность достигает 400—500 тыс. в глубоководных частях и 1—1.2 млн кл./л на мелководьях. В Главном плесе чаще встречаются *Tribonema affine*, *T. ambiguum*, *T. subtilissimum* и *Ceratium hirundinella*, а в прибрежной зоне — *Cryptomonas reflexa*, *C. marssonii*, *C. ovata*, *Peridinium*, *Ophiocytium* и *Tribonema vulgare*.

Роль эвгленовых водорослей в открытой части водохранилища незначительна. Только *Trachelomonas volvocina* встречается довольно часто, но численность его редко достигает 20 тыс. кл./л. Большинство эвгленовых развивается на мелководьях и в прибрежье, где численность различных видов *Trachelomonas*, *Strombomonas*, *Euglena*, *Phacus* и других достигает 200—300 тыс. кл./л. Особенно богаты мелководья, покрытые растительностью. На них биомасса эвгленид часто составляет до 80% от общей биомассы фитопланктона.

Зеленые водоросли также разнообразны и обильны на мелководьях, покрытых растительностью, для которых характерны почти все найденные виды. Их меньше только на торфянистых мелководьях и в прибрежной зоне с гуминовым подтоком. Зеленые водоросли, как и диатомовые, дают два пика численности: первый, как правило, наблюдается в начале спада весеннего развития диатомей, второй — накануне их осеннего доминирования.

На первом месте из зеленых водорослей по числу видов и обилию стоят протококковые, широко распространенные по всему водохранилищу. Из них постоянны в планктоне *Pediastrum duplex*, *P. boryanum*, *Dictyosphaerium pulchellum*, *Ankistrodesmus acicularis*, *A. angustus*, *Sphaerocystis polycocca*, *Coelastrum sphaericum*, *Tetrastrum glabrum*, *Actinastrum hantzschii* var. *gracile*, *Scenedesmus acuminatus* и *S. quadricauda*. Вольвовковые приурочены в основном к прибрежной части, и только *Pandorina morum* и *Eudorina elegans* изредка встречаются в глубоководной части водоема. Беден Главный плес водохранилища и конъюгатами, из них только *Staurastrum gracile*, *S. paradoxum* и *Mougeotia elegantula* встречаются довольно часто. Улотриковые по всему водохранилищу представлены преимущественно *Binuclearia lauterbornii*.

Отсутствие данных за первые годы существования водохранилища не позволяет проанализировать изменения состава его фитопланктона по годам. Можно лишь указать, что видовой состав водорослей после образования водохранилища стал много разнообразнее, а комплекс доминирующих форм сохранился прежним. Однако в общей продуктивности водоема резко возросла роль *Stephanodiscus binderanus*, *S. hantzschii*, *Melosira islandica*, *M. ambigua*, *Aphanothece clathrata* f. *brevis*, *Oscillatoria agardhii*, *Woronichinia naegeliana*, *Chrysococcus rufescens*, *Binuclearia lauterbornii* и *Micractinium pusillum*.

Фитопланктон прибрежно-мелководной зоны. Развитие и формирование фитопланктона различно в разных экологических участках. В Рыбинском водохранилище, как и в большинстве равнинных водоемов, различаются прибрежно-мелководная зона с глубинами, предельно доступными для развития высшей водной растительности (не более 2.5—3.5 м), и окаймленная ею открытая, более глубокая. Отдельные участки прибрежного мелководья могут быть в той или иной степени открытыми и иметь свободную связь с глубоководной зоной либо быть изолированными от нее островами или косами. В состав альгофлоры открытых участков прибрежно-мелководной зоны входят и формы открытых частей водохранилища. В изолированных участках прибрежного мелководья формируется (соответственно степени изоляции и условиям среды) специфическая альгофлора.

По характеру дна открытые мелководья разделяются на песчано-каменистые, торфянистые и песчано-илистые.

Т а б л и ц а 107

Процентное соотношение биомассы пелагиальных и литоральных форм фитопланктона в различных мелководьях (по Приймаченко, 1959)

Экологические группы	Типы мелководий					
	песчано-каменистые	песчано-илистые	торфянистые		с разреженной растительностью	с густыми зарослями
			открытые	защищенные		
Пелагиальные формы	84.4	35.5	72.3	4.9	15.5	3.5
Литоральные формы	15.6	64.5	27.7	95.1	84.5	96.5

Песчано-каменистые мелководья приурочены к участкам, подверженным воздействию ветрового волнения. Высшие растения здесь отсутствуют или встречаются единичными экземплярами. Свободная связь этих мелководий с глубоководными участками сглаживает различия химизма их вод и обуславливает сходство состава фитопланктона. Типично литоральных форм здесь мало, они составляют всего лишь 15.6 % общей биомассы (табл. 107), остальные свойственны также и глубоководным участкам. В отношении продуктивности песчано-каменистые мелководья значительно уступают последним (табл. 108), что объясняется механическим воздействием волны, под влиянием которого часть планктона гибнет. Здесь обычно преобладают диатомовые, дающие наибольшую биомассу. Второе место занимают синезеленые, развивающиеся в теплый период и представленные исключительно формами открытой части, но колонии их мелкие, разбитые волной.

Т а б л и ц а 108

Биомасса фитопланктона (г/м³) открытой части и прибрежья (по Приймаченко, 1959)

Год	Типы мелководий					Открытая часть
	песчано-каменистые	песчано-илистые	торфянистые	с разреженной растительностью	с густыми зарослями	
1954	1.08	5.00	0.67	3.06	0.75	1.76
1955	1.28	5.30	0.98	4.21	0.50	2.27

Торфянистые мелководья занимают значительные пространства прибрежной зоны. На них высшая растительность также обычно отсутствует, и только на некоторых, расположенных на защищенных участках с глубинами 50—60 см, встречаются заросли, состоящие главным образом из хвоща *Equisetum fluviatile*. Биомасса фитопланктона торфянистых мелководий меньше, чем песчано-каменистых. Она колеблется в пределах 0.67—0.98 г/м³, в отдельных же пробах падает до 0.06 г/м³. Слабая продуктивность этих мелководий объясняется неблагоприятным для фитопланктона химическим составом их вод. Хотя по содержанию биогенных элементов эти воды не могут считаться бедными, но некоторые элементы, например железо и фосфор, находятся здесь в малодоступных для водорослей соединениях. Фитопланктон открытых участков торфянистых мелководий представлен в основном пелагиальными формами, которые составляют 72.3% от общей биомассы (табл. 107), а остальные — типичными литоральными протококковыми и вольвоксовыми. В защищенных торфянистых мелководьях основную биомассу планктона (95.1%) составляют литоральные формы (десмидиевые, эвгленовые, пиррофитовые, вольвоксовые). Биомасса глубоководных форм сравнительно мала.

Песчано-илистые мелководья расположены в нижних, сравнительно открытых участках рек, впадающих в водохранилище, и в бесприточных заливах. Сравнительное с мелководьями двух предыдущих типов богатство биогенами определяет высокую продуктивность их фитопланктона. Средняя его биомасса достигает 5 г/м³. Контакт этих мелководий с глубоководными участками водохранилища обеспечивает свободное проникновение в них планктона последних, но господствующего положения он все же здесь не занимает. Его формы составляют лишь 35.5% от общей биомассы (табл. 107), остальная же часть приходится на долю местных литоральных форм. Кроме того, в планктоне песчано-илистых мелководий встречается много факультативно-планктонных форм синезеленых, диатомовых, десмидиевых, протококковых и других водорослей, редко встречающихся в открытой части.

Защищенные мелководья чаще всего зарастают высшей прибрежно-водной и водной растительностью. По густоте зарослей установлено (Приймаченко, 1959) два типа этих мелководий: с разреженной растительностью, проективное покрытие которой составляет 40—70% от общей площади, и с густой, покрытие которой достигает 75—100%.

Мелководья, покрытые разреженной растительностью, как и песчано-илистые, встречаются в устьях рек и в заливах, но занимают пространства более защищенные, с глубинами от 0.8 до 3.5 м. Их воды богаче биогенами, чем воды открытой части, что благоприятствует развитию фитопланктона. Максимальная биомасса 3—4 г/м³. Сравнительно полная изоляция мелководий этого типа определяет своеобразие его фитопланктона, 84% биомассы которого составляют местные литоральные формы (табл. 107). Однако, как правило, здесь не наблюдается четко выраженного преобладания какой-либо одной формы. Кроме диатомовых и синезеленых, представленных различными видами родов *Stephanodiscus*, *Cyclotella*, *Melosira*, *Oscillatoria* и *Anabaena*, развиваются вольвоксовые, динофлагеллаты, десмидиевые и эвгленовые.

Мелководья, покрытые густой растительностью, расположены на таких же участках, что и предыдущие, но на меньших глубинах (до 50—60 см). Несмотря на то что химизм их вод не менее благоприятен для водорослей, продуктивность фитопланктона здесь низкая. Средняя биомасса достигает лишь 0.50—0.75 г/м³, в отдельных же пробах не более 0.06 г/м³. Лимитирует развитие фитопланктона в этих мелководьях свет. Густые заросли высшей прибрежно-водной растительности образуют теневую завесу, мешающую проникновению света в толщу воды, что нарушает нормаль-

ный фотосинтез водорослей. Возможно, на развитие фитопланктона оказывает влияние и конкуренция со стороны высших растений в потреблении питательных веществ, а также отрицательное действие их метаболитов. Состав фитопланктона довольно разнообразен. Более 90% — формы мелких водоемов (луж, болот) из эвгленовых, десмидиевых, вольвоксовых и др. Эти водоросли составляют 96.5% общей биомассы фитопланктона и только 3.5% приходится на формы открытой части водохранилища (табл. 107). Преобладания водорослей какой-либо одной группы не наблюдается.

Таким образом, наибольшая биомасса фитопланктона образуется на мелководьях песчано-илистых и покрытых разреженной растительностью (табл. 108). Это обусловлено достаточным количеством в их водах питательных веществ, хорошей прогреваемостью и достаточной инсоляцией. Биомасса водорослей в песчано-каменистых мелководьях хотя и меньшая, чем в глубоководных участках, но она выше, чем на торфянистых и на мелководьях, покрытых зарослями. По разнообразию видового состава первое место занимают мелководья, покрытые зарослями, а последнее — песчано-каменистые.

В прибрежной зоне водохранилища в 1953—1955 гг. было зарегистрировано 555 видов водорослей (Приймаченко, 1959), из которых 28% составляют факультативно-планктонные. Такое сравнительно большое количество видов объясняется разнообразием экологических условий в прибрежных биотопах.

По сезонам видовой состав фитопланктона прибрежных мелководий и его численность в эти годы изменялись следующим образом. В начале вегетационного периода (первая половина июня) обнаружено 140 видов. Наиболее разнообразно были представлены протококковые, эвгленовые и диатомовые. Основную часть биомассы в это время образовывали диатомовые с преобладанием форм, свойственных глубоководным участкам. С повышением температуры во второй половине июня количество видов увеличивалось до 217—252 и достигало максимума в июле—августе (270—316). К этому времени к первоначальным формам присоединялись синезеленые, вольвоксовые, пирофитовые. Влияние открытой части водоема выражено в этот период слабо, так как уровень водохранилища обычно снижается и многие участки побережья становятся более изолированными. В сентябре—октябре ряд форм из планктона выпадает и общее количество их резко снижается. Снижается и общая биомасса фитопланктона. Однако роль диатомовых становится большей, чем летом, а синезеленых, вольвоксовых, десмидиевых, пирофитовых, протококковых и эвгленовых уменьшается.

При сравнении прибрежно-мелководной зоны с глубоководной становится ясным, что видовой состав фитопланктона в первой более разнообразен, чем во второй. Кроме основных групп открытой части водохранилища — диатомовых и синезеленых, которые в прибрежной зоне представлены значительно большим количеством видов, — в ней встречаются разнообразные протококковые, десмидиевые, вольвоксовые, эвгленовые и др., а также формы обрастаний и фитобентоса, редко находимые в открытой части. Значительное различие между обеими частями наблюдается и в сезонной динамике фитопланктона (рис. 41). Его биомасса в прибрежье имеет один максимум — в июле—августе. В открытой части их два: июльский, обусловленный развитием диатомовых, и августовский, вызываемый размножением синезеленых. В прибрежье синезеленые вследствие большей прогреваемости вод появляются и образуют максимальную биомассу ранее, чем в открытой части. Несмотря на большее разнообразие фитопланктона в прибрежной части, и здесь основную его биомассу составляют диатомовые и синезеленые.

Средняя биомасса фитопланктона всей прибрежной зоны в 1953—1955 гг. колебалась по сезонам от 1 до 3,8 г/м³. В отдельных участках побережья эти колебания, как и годовые, более резко выражены и зависят не только от температуры воды, а в значительной мере и от колебаний уровня, которые на фитопланктоне глубоководных участков не сказываются. Это объ-

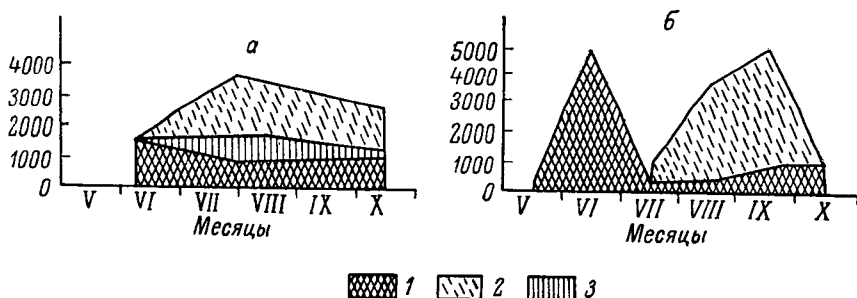


Рис. 41. Динамика биомассы фитопланктона (мг/м³) водохранилища в 1955 г. (по Приймаченко, 1959).

а — прибрежная зона; б — открытая зона. 1 — диатомовые; 2 — синезеленые; 3 — прочие водоросли.

ясняется главным образом тем, что в мелководьях на численность фитопланктона оказывают существенное влияние местные химические и физические факторы, в то время как в пелагиали она преимущественно зависит от химизма вод, приносимых в водохранилище питающими его реками. В прибрежье на развитие фитопланктона влияет также и порядок чередо-

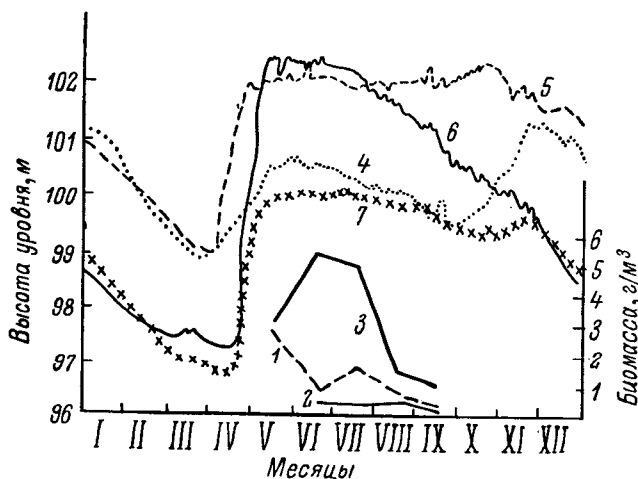


Рис. 42. Биомасса фитопланктона (г/м³) в 1953 (1), 1954 (2), 1955 гг. (3) и высота уровня воды водохранилища в 1952 (4), 1953 (5), 1954 (6) и 1955 гг. (6).

вания высоты уровня по годам. Если уровень водохранилища сохраняется более или менее одинаковым на протяжении нескольких лет, сезонная динамика фитопланктона в прибрежье стабилизируется. Но если после маловодного года следует многоводный или наоборот, то продукция водорослей в эти годы различна. Наибольшая биомасса фитопланктона наблюдалась в 1955 г. (рис. 42), следовавшем за годом низкого уровня (1954), когда освобожденные от воды площади в вегетационный период зарастали высшей растительностью. Отмершая осенью, а весной следующего года

(1955) залитая водами половодья, эта растительность, разложившись и отдав свое органическое вещество в воду, стимулировала развитие фитопланктона. Но совершенно другой эффект наблюдается, когда имеет место также и осенний паводок. Так, в 1953 г. весенний уровень был высокий, но в предыдущем (1952) маловодном году наблюдался довольно большой осенний паводок, который вынес все питательные вещества, накопленные за вегетационный период растительностью затопленной прибрежной зоны. Поэтому в 1953 г. продукция фитопланктона была значительно меньшей, чем в 1955 г.

Наиболее низкая биомасса фитопланктона за все 3 года наблюдений была отмечена в 1954 г. (рис. 43). Это был маловодный год, следовавший за многоводным 1953. Но в 1953 году в отличие от многоводного 1955 НПУ сохранился до конца года. Обычно же с июня в водохранилище начинается интенсивная сработка уровня. Следовательно, в 1953 г. не обнажалась наземная растительность, а питательные вещества растительности, отмершей осенью, были вынесены из водохранилища. Это и привело к снижению биомассы фитопланктона мелководной зоны в 1954 г. Биомасса Главного плеса в 1954 г. имела промежуточное значение между соответствующими показателями двух многоводных лет — 1953 и 1955 (рис. 43) и, следовательно, в отличие от массы прибрежной зоны не зависела от уровня.

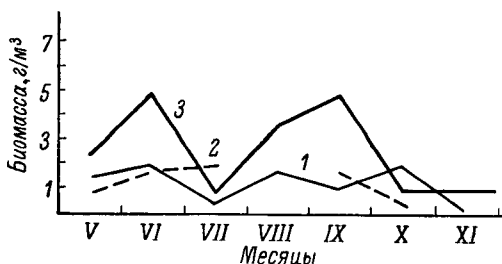


Рис. 43. Биомасса фитопланктона (г/м³) Главного плеса в 1953 (1), 1954 (2) и 1955 гг. (3).

За последнее время отмечен значительный размыв берегов Рыбинского водохранилища. Смыв почвенного слоя и образование песчаных отмелей приводит к сокращению береговой зоны, занятой высшей водной растительностью, и, как следствие, к уменьшению продукции фитопланктона в прибрежных мелководьях.

Фитопланктон открытых участков водохранилища. По экологическим условиям открытая часть водохранилища, особенно центр ее, довольно однородна. Поэтому мало разнообразен и состав фитопланктона. Основные его группы — диатомовые и синезеленые. Из первых в массе встречаются *Melosira italica* и *Asterionella formosa* в сопровождении *Melosira granulata*, *Stephanodiscus binderanus*, *Fragilaria crotonensis*, *F. capucina*, *Stephanodiscus astraia* и *Synedra acus*. Из синезеленых массового развития достигает *Aphanizomenon flos-aquae*. Его сопровождают различные виды *Anabaena*, главным образом в первую половину лета. Несколько позднее дает вспышку *Microcystis aeruginosa*. Одновременно с последним появляются *Coelosphaerium dubium*, *Gomphosphaeria lacustris* и *Woronichinia naegelianiana*. Типично литоральные формы встречаются здесь лишь изредка. Несколько чаще, особенно в первую половину лета, появляются протококковые и вольвоксовые, но биомасса их настолько мала, что в общей продукции фитопланктона ее значение ничтожно. В открытой части они являются зачастую временными пришельцами из прибрежного мелководья. Однако, несмотря на однообразие фитопланктона глубоководной части водохранилища, сезонная динамика и продуктивность отдельных его плесов различны.

Болжский плес. Верхняя часть этого плеса, куда непосредственно поступают воды Угличского водохранилища, вытянута в виде рукава и, являясь его продолжением, имеет, как и последнее, некоторые

черты реки. Планктон плеса состоит главным образом из тех же форм, что и планктон Иваньковского и Угличского водохранилищ. В суженной части плеса, как и в вышележащих водохранилищах, диатомовые преобладают в период всей вегетации. Их биомасса снижается лишь летом на очень короткий период. От сел. Глебово Волжской плес расширяется, и здесь уже заметно влияние несколько трансформированных вод Моложского плеса.

Сезонность развития фитопланктона в Волжском плесе выражена довольно четко (рис. 44). Весной и осенью его основную массу образуют диатомовые, весенний максимум которых больше осеннего. Преобладающими формами являются *Melosira italica*, *Stephanodiscus binderanus*, *Melosira granulata* и *M. distans* var. *alpigena*. На втором месте по численности стоят *Diatoma elongatum*, *Asterionella formosa* и *Stephanodiscus astraea*, реже встречаются *Synedra acus*, *S. ulna*, *Stephanodiscus hantzschii*, *Tabellaria fenestrata*, *Nitzschia acicularis* и *Fragilaria crotonensis*.

В летний период видовое разнообразие диатомовых сохраняется, численность же их снижается. В конце июня начинают появляться синезеленые (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena scheremetievi*, *A. flos-aquae*, *Coelosphaerium kuetzingianum*, *Aphanothece clathrata* и *Microcystis aeruginosa* f. *sphaerodictyoides*). Летом, когда синезеленые вызывают цветение вод Главного плеса, они заносятся из него в расширенную часть Волжского. Сезонное распределение двух основных групп фитопланктона

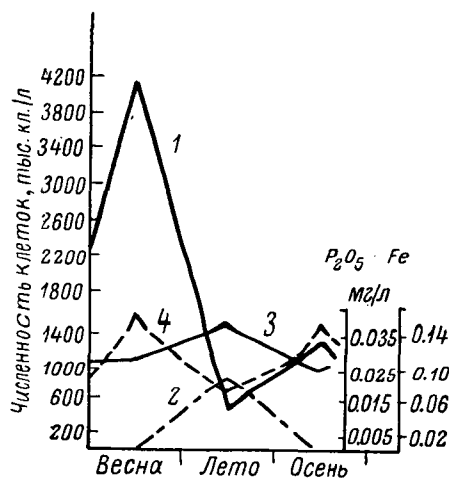


Рис. 44. Сезонная динамика развития диатомовых и синезеленых водорослей в Волжском плесе и содержание железа и фосфора.

1 — диатомовые; 2 — синезеленые; 3 — фосфор; 4 — железо.

(диатомовых и синезеленых) коррелирует с содержанием железа и фосфора в воде Волжского плеса. Пики развития диатомовых водорослей совпадают с увеличением содержания в воде железа, одного из наиболее существенных элементов минерального питания (рис. 44). При нарастании же количества фосфора активность железа снижается. Поэтому максимум P_2O_5 совпадает с минимумом усвояемого железа и резким снижением численности диатомовых. У синезеленых потребность в железе меньше. Их наибольшая численность наблюдается при максимальной концентрации фосфора.

Летом заметно увеличиваются разнообразие и численность протококковых (*Scenedesmus quadricauda*, *Ankistrodesmus arcuatus*, *Crucigenia irregularis*, *C. rectangularis*, *Coelastrum microporum*, *Pediastrum boryanum*, *P. duplex*, *Dictyosphaerium pulchellum*, *Actinastrum hantzschii* и *Oocystis solitaria*), изредка встречаются вольвоксковые (*Pandorina*, *Eudorina* и *Chlamydomonas*), а из других групп — несколько видов *Cryptomonas*, *Trachelomonas* и *Peridinium*.

Период вегетации фитопланктона в Волжском плесе наступает ранее, чем в Главном, в соответствии с более ранним вскрытием Иваньковского и Угличского водохранилищ. По этой же причине ранней весной биомасса диатомовых здесь выше и составляет 16.0 г/м^3 и более. В течение всего вегетационного периода они составляют основную биомассу фитопланктона. Летом их биомасса снижается до $1.1\text{--}1.3 \text{ г/м}^3$, а осенью вновь поднимается

до 3—4 г/м³, но не достигает весеннего уровня. Средняя биомасса синезеленых заметно ниже, чем диатомовых. Она даже в летний период редко превышает десятки доли грамма на кубический метр. Это объясняется периодической, ясно выраженной проточностью Волжского плеса, вызываемой работой Угличской ГЭС. Численность синезеленых в Волжском плесе по направлению от плотины к Главному плесу нарастает, достигая максимума в месте смешения вод этих двух плесов. Местоположение зоны смешения зависит как от количества вод, сбрасываемых ГЭС, так и от подпора вод Рыбинского водохранилища (Буторин, 1965).

Моложский плес. Река Молога несет воды, бедные фитопланктоном. В них развиваются в небольшом количестве лишь диатомовые, синезеленые же отсутствуют (табл. 109). Аналогичная картина наблюдается и

Т а б л и ц а 109

Количество (клеток в 1 мл) диатомовых и синезеленых водорослей в р. Мологе и в верховье Моложского плеса в 1953 г.

Станция	Май		Июнь		Июль		Сентябрь		Октябрь	
	диатомо- вые	синезеле- ные	диатомо- вые	синезеле- ные	диатомо- вые	синезеле- ные	диатомо- вые	синезеле- ные	диатомо- вые	синезеле- ные
Р. Молога	49	0	28	0	293	0	50	0	26	0
Весьегонское рас- ширение	711	0	2118	638	1801	6456	2326	815	0	0
На месте затоплен- ного оз. Пере- мут	605	0	1604	7974	171	1726	735	3543	253	20
На границе Мо- ложского и за- падной части Главного плеса	1816	0	576	425	640	369	1924	2308	1129	207

в верхней (суженной) части Моложского плеса. В расширенных участках численность фитопланктона заметно возрастает, он становится и более разнообразным. Весеннее развитие фитопланктона в Моложском плесе наступает несколько ранее, чем в Волжском, и заметно ранее, чем в Шекснинском, так как при малых глубинах воды этого плеса быстрее прогреваются. Основную биомассу фитопланктона в Моложском плесе, как и в Волжском, составляют диатомовые. Их весенний максимум наблюдается в июне, а осенний, меньший, в сентябре. Синезеленые в верхней части плеса развиваются слабо, но в расширенных участках и на границе с Главным плесом в июле—сентябре они достигают такой же биомассы, что и в последнем (табл. 109). Видовой состав диатомовых и синезеленых водорослей в Моложском плесе такой же, как в Волжском. Основной формой диатомовых и здесь является *Melosira italica*, которой сопутствуют *Stephanodiscus binderanus* и *Melosira distans* var. *alpigena*. В верхней части доминирует *M. granulata*. Меньшей численности достигают *Asterionella formosa* и особенно *Stephanodiscus astraea*. Основная форма синезеленых в Моложском плесе — *Aphanizomenon flos-aquae*, на втором месте *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena spiroides* и *A. scheremetievi*. Меньшей численности достигают *Woronichinia naegeliana*, *Gomphosphaeria lacustris* и *Oscillatoria agardhii*, не обнаруженная в Волжском плесе.

Весной воды Моложского плеса при выходе из него в основной массе прижимаются к западному берегу Главного и лишь частично смешиваются

с его водами. Летом и особенно осенью воды обоих плесов смешиваются полнее и состав моложского фитопланктона утрачивает свою специфичность.

Шекснинский плес. До сооружения Шекснинского водохранилища р. Шексна приносила в Рыбинское водохранилище в основном планктон озера Белого, состоящий главным образом из диатомовых, которые продолжали преобладать в плесе. Здесь, как и в Волжском и Моложском плесах, наибольшей численности из диатомовых достигали *Melosira italica*, *M. granulata*, *Asterionella formosa* и *Stephanodiscus binderanus*. После образования Шекснинского водохранилища (1963 г.) к перечисленным формам прибавились *Melosira islandica*, *M. ambigua* и *Stephanodiscus hantzschii*. Река Суда также несет преимущественно диатомовый планктон. Поэтому ниже ее впадения численность диатомовых возрастает.

Синезеленые в оз. Белом до 1963 г. размножались в течение очень короткого периода, так как при малой глубине озера даже незначительный ветер поднимал донные отложения, вызывая сильное взмучивание, нарушавшее нормальный фотосинтез. Не способствовали размножению синезеленых и условия в р. Шексне, вытекавшей из озера. Некоторое увеличение численности синезеленых наблюдалось летом (июль—август) в расширенной части плеса ниже района впадения р. Мяксы. Они были представлены видами *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena lemmermannii*, *A. scheremetievi*, *A. flos-aquae* и *Woronichinia naegeliana*. С образованием Шекснинского водохранилища к этим формам прибавились *Coelosphaerium dubium*, *Anabaena spiroides*, *Oscillatoria agardhii* и *Aphanothece clathrata*. Увеличилась и общая их биомасса (табл. 110), образован-

Таблица 110

Биомасса (г/м³) фитопланктона в 2-метровом поверхностном слое Шекснинского плеса

Участок	Сезон	1953—1955 гг.			1965 г.		
		синезеле- ные	диатомо- вые	весь фито- планктон	синезеле- ные	диатомо- вые	весь фито- планктон
Русловый	весна	0.02	0.65	0.73	0.01	0.55	0.68
	лето	0.05	0.59	0.69	0.41	0.35	0.55
	осень	0.01	0.75	0.77	0.28	0.13	0.47
Средняя за вегетацион- ный период		0.03	0.66	0.73	0.23	0.34	0.56
Расширенный	весна	0.05	1.08	1.13	0.02	0.68	0.75
	лето	0.07	1.33	1.40	3.56	2.56	6.68
	осень	0.04	1.78	1.83	1.68	1.69	3.46
Средняя за вегетацион- ный период		0.05	1.39	1.45	1.75	1.64	3.63

ная, как и ранее, преимущественно за счет *Aphanizomenon flos-aquae*. Наиболее интенсивно синезеленые и диатомовые развиваются, как и до сооружения Череповецкой плотины, в южной расширенной части Шекснинского плеса в районе сел. Мяксы (ст. 6, рис. 45), на стыке его вод с водами северной части Главного плеса (табл. 111). Соотношение биомассы этих основных групп фитопланктона также сохранилось прежним. Наибольшую биомассу за вегетационный период составляли диатомовые, лишь в летний период уступающие синезеленым. Общая биомасса фито-

Биомасса фитопланктона (г/м³) Шекснинского плеса и северной части Главного (ст. 7) в 1966 г.

Месяц	Группа водорослей	Номер станции						
		1	2	3	4	5	6	7
VI	Синезеленые	0	0	0.04	0.04	0.01	0.25	0.01
	Диатомовые	3.15	2.31	3.07	1.97	2.46	9.52	0.15
	Весь фитопланктон	3.30	2.48	3.27	2.19	2.58	10.05	0.17
VIII	Синезеленые	0.81	1.51	2.77	2.86	5.00	7.32	1.16
	Диатомовые	0.16	2.24	2.22	0.52	2.45	2.25	0.22
	Весь фитопланктон	1.13	4.12	5.31	3.61	7.72	9.70	1.51
X	Синезеленые	0	0.16	0.25	0.33	0.01	0.04	0.30
	Диатомовые	2.51	2.29	1.90	3.10	1.13	14.79	0.27
	Весь фитопланктон	2.57	2.49	2.21	3.52	1.14	15.02	0.61

планктона Шекснинского плеса в последние годы заметно увеличилась, главным образом за счет синезеленых. Это, вероятно, вызвано увеличением бытового и производственного стоков г. Череповца, а также снижением проточности плеса.

Главный плес. Воды Главного и речных плесов водохранилища по химизму различаются столь незначительно, что он вряд ли может влиять на специфические черты их фитопланктона. Более существенное значение в этом отношении имеют физические факторы: проточность и ветровое воздействие. В летний период скорости течения по всей акватории Главного плеса, особенно в центральной его части, почти нулевые. Это способствует интенсивному развитию синезеленых водорослей — массовых форм летнего фитопланктона, плохо переносящих ток воды, тормозящий их развитие в верхних участках речных плесов: скорости течения выше 0.1 м/сек. неблагоприятны для этих водорослей. Наиболее интенсивно их развитие идет при скоростях 0.04 м/сек. и ниже. Поэтому в Рыбинском водохранилище наибольшей численности синезеленые достигают летом в Главном



Рис. 45. Станции взятия проб в Шекснинском плесе.

1 — нижний бьеф Шекснинской плотины; 2 — Дурацкое; 3 — Качино; 4 — Торово; 5 — Любец; 6 — Мякса; 7 — Средний Двор.

плесе и в самых нижних участках речных плесов, где они вызывают довольно сильное цветение. Однако их развитие часто нарушается продолжительными ветрами, которые вызывают перемешивание вод и перемещают водоросли из верхнего слоя, где наиболее активно идет фотосинтез, в нижние. Кроме того, при перемешивании водных масс водоросли повреждаются механически. Их колонии в штормовую погоду становятся более мелкими, у споробразующих форм увеличивается количество спор. Несмотря на способность синезеленых всплывать, их численность в верхних слоях с наступлением штилевой погоды восстанавливается медленно и

далеко не всегда. Иначе относятся к штормовой погоде диатомовые: на них волнение действует положительно. Поскольку удельный вес клетки диатомовых намного выше удельного веса воды, они сохраняются во взвешенном состоянии лишь при достаточной турбулентности. Их осеннее и весеннее появление в Рыбинском водохранилище, как и в других водоемах, наблюдается с наступлением гомотермии. В период летней и зимней стратификации они оседают на дно, хорошо переносят длительное затенение (Гусева, 1968), сохраняют жизнеспособность и, будучи вынесены в верхние слои, при соответствующих условиях приступают к размножению.

Из наблюдений над численностью диатомовых и синезеленых, проводившихся в 1954—1956 гг. в течение всего вегетационного периода, ясно видна связь между развитием водорослей этих групп и количеством штилевых дней (табл. 112). Основную биомассу фитопланктона всех открытых ча-

Т а б л и ц а 112

Средняя численность клеток диатомовых и синезеленых водорослей в 2-метровом поверхностном слое на 5 станциях Главного плеса

Месяц	1954 г.			1955 г.			1956 г.		
	% штилевых дней	число клеток в 1 мл		% штилевых дней	число клеток в 1 мл		% штилевых дней	число клеток в 1 мл	
		диатомовые	синезеленые		диатомовые	синезеленые		диатомовые	синезеленые
V	20.1	1550	0	9.7	541	0	10.0	1197	0
VI	13.3	4014	35	10.0	4524	180	4.0	5826	24
VII	16.2	68	4817	32.3	166	8283	1.6	1313	5292
VIII	12.9	521	16403	54.3	247	37631	1.6	1474	9793
IX	9.2	235	14816	3.3	876	46795	0.6	1791	7557
X	11.3	495	22517	3.2	480	3905	0.6	476	4678
В среднем за вегетационный период	13.8	1147	9765	18.9	1139	16132	3.1	2012	4557

стей водохранилища составляют диатомовые и синезеленые водоросли. Из диатомовых и здесь на первом месте *Melosira italica*, вызывающая довольно сильное цветение весной. С ней одновременно, но не столь обильно развиваются *M. granulata*, *Stephanodiscus binderanus*, заметно реже встречаются *M. distans* var. *alpigena*, *Asterionella formosa* и *A. gracillima*, также являющиеся массовыми формами. Однако они более интенсивно развиваются во вторую половину весеннего периода, когда численность *Melosira italica* начинает спадать. Из синезеленых цветение здесь вызывает главным образом *Aphanizomenon flos-aquae*, основная вспышка которого падает на август—сентябрь. В это же время в заметном количестве появляется *Microcystis aeruginosa* в сопровождении *M. pulvereae*, *Gomphosphaeria lacustris*, *Coelosphaerium dubium*, *C. kuetzingianum*, *Woronichinia naegeliana* и *Aphanothece clathrata*. Различные виды *Anabaena* (*A. spiroides*, *A. scheremetievi*, *A. flos-aquae* и *A. lemmermannii*) встречаются в планктоне в течение всего вегетационного периода, но чаще во вторую его половину и при небольшой численности.

Водоросли других групп образуют ничтожную биомассу, хотя некоторые из них довольно крупны. Чаще всего это обычные формы протококковых (*Scenedesmus*, *Ankistrodesmus*, *Kirchneriella*, *Coelosphaerium*, *Crucigenia*,

Dictyosphaerium и др.) и вольвоксовых (*Chlamydomonas*, *Pandorina* и *Eudorina*). Из эвгленовых встречаются *Trachelomonas volvocina* и *Euglena acus*, а из пиропитовых — *Cryptomonas*, *Glenodinium* и *Peridinium*. Весенняя вспышка диатомовых в Главном плесе начинается со второй половины мая и достигает максимума в июне. В разных районах плеса их биомасса различна и зависит от прогрева поступающих вод и содержания в них фитопланктона. Так, в районе Волжского плеса (ст. 2, табл. 113) биомасса

Т а б л и ц а 113

Средняя по трем горизонтам за вегетационный период биомасса (г/м³) диатомовых и синезеленых водорослей Главного плеса

Период наблюдений	Номер станции									
	2		5		6		7		9	
	диатомо- вые	синезеленые	диатомо- вые	синезеленые	диатомо- вые	синезеленые	диатомо- вые	синезеленые	диатомо- вые	синезеленые
1954 г.										
Май	4.28	0.00	0.69	0.01	0.51	0.00	5.71	0.00	1.85	0.00
Июнь	0.71	0.00	2.32	0.03	2.24	0.02	4.02	0.22	4.12	0.00
Июль	0.82	1.11	0.24	2.32	0.16	0.56	0.17	0.51	0.53	3.31
Август	0.64	1.76	0.97	1.67	0.35	1.69	0.56	0.99	0.54	0.77
Сентябрь	0.32	0.81	0.08	0.55	0.10	0.62	0.64	2.54	0.60	4.59
Октябрь	0.94	0.32	1.11	1.09	1.57	1.16	1.35	2.77	1.32	2.37
Ноябрь	0.86	0.17	0.19	0.30	0.84	0.13	0.57	0.94	1.49	0.61
Средняя за вегетационный период	1.22	0.64	0.80	0.85	0.83	0.60	1.86	1.14	1.49	1.67

Среднее для 5 станций: диатомовые — 1.24, синезеленые — 0.98.

1955 г.										
Май	0.29	0.00	0.17	0.00	0.49	0.00	0.20	0.00	0.35	0.00
Июнь	7.02	0.01	3.24	0.00	5.27	0.00	4.15	0.01	4.68	0.01
Июль	0.16	1.55	0.26	0.43	0.16	0.25	0.22	0.79	0.01	1.05
Август	0.55	1.54	0.08	1.63	0.30	1.06	0.49	2.36	0.61	1.61
Сентябрь	0.54	4.30	1.17	3.49	1.33	1.96	0.49	5.68	0.79	2.72
Октябрь	—	—	—	—	0.33	0.28	1.11	0.43	0.58	0.33
Средняя за вегетационный период	1.76	1.48	0.98	1.11	1.31	0.59	1.11	1.54	1.17	0.96

Среднее для 5 станций: диатомовые — 1.26, синезеленые — 1.14.

1956 г.										
Май	0.53	0.00	1.03	0.00	0.15	0.00	0.13	0.00	1.56	0.00
Июнь	0.94	0.01	3.39	0.06	1.13	0.05	1.45	0.00	1.50	0.01
Июль	0.96	0.17	0.46	0.40	1.00	0.45	1.39	0.15	0.70	0.31
Август	0.45	0.50	0.30	0.81	0.28	0.40	0.78	0.42	0.98	0.87
Сентябрь	0.25	0.75	1.42	0.44	0.45	0.59	2.53	1.11	0.84	1.06
Средняя за вегетационный период	0.62	0.28	1.32	0.34	0.60	0.30	1.26	0.34	1.12	0.45

Среднее для 5 станций: диатомовые — 0.98, синезеленые — 0.34.

диатомовых в этот период очень часто достигает максимального значения, если поступающие воды Ивановского водохранилища несут большое количество этих водорослей. В 1955 г. биомасса их здесь достигала 7.0 г/м³, наименьшей она была в северо-восточной части плеса (ст. 5), куда приходят самые холодные в это время воды Шекснинского плеса. Воды же Моложского плеса поступают более теплыми. Поэтому в юго-западной части

Главного плеса (ст. 9) биомасса планктона бывает даже несколько более высокой, чем в его центре (ст. 7). Аналогичное положение наблюдалось и в 1954 г. В 1956 г. этого не отмечалось, так как год отличался преобладанием штормовых дней, и перемешивание водных масс шло более энергично.

Основное участие в весеннем цветении Главного плеса принимает, как указывалось выше, *Melosira italica*, но не только принесенная водами Шексны, Мологи и Волги, а также местная, зимующая в водохранилище и участвующая в зимнем подледном цветении. Такое цветение неоднократно наблюдалось в местах, где снег систематически сдувается, а также весной перед вскрытием водохранилища, когда исчезает снег, а лед еще не утратил кристаллическую структуру. Численность клеток в таких случаях достигает более 500 тыс. в литре, что отрицательно сказывается на рыбном промысле, так как в районах, где ток воды не более 0.27 м/сек. и не менее 0.1—0.16 м/сек., *Melosira* забивает рыболовные сети, которые становятся видимыми для рыб.

К концу июня различия состава фитопланктона в разных участках Главного плеса в результате перемешивания поступающих в него вод более или менее сглаживаются. В июле с повышением рН воды верхних слоев с 7.0—7.4 до 8.0 и более снижается активность железа и размножение диатомовых замедляется, а снижение турбулентности благодаря частым штилям приводит к их оседанию на дно водоема. Полностью они из планктона все же не выпадают, но численность и биомасса их падают в 10 раз и более. В сентябре—октябре количество диатомовых в планктоне несколько возрастает, но оно заметно ниже, чем при весенней вспышке (табл. 113). Средняя биомасса диатомовых, вычисленная по трем горизонтам (поверхность, середина, дно) за вегетационный период по всем станциям Главного плеса в 1955 году, самом неблагоприятном для их развития (большое количество штилевых дней), колебалась по станциям от 0.98 до 1.71 г/м³, составляя в среднем для плеса 1.26 г/м³. Наименьшая биомасса диатомовых отмечена на ст. 5 в северо-восточном районе плеса, а наибольшая — на ст. 2, куда поступают воды Иваньковского и Угличского водохранилищ.

Несмотря на то что для синезеленых 1955 год был наиболее благоприятным, так как имел наибольшее число штилевых дней, их биомасса была все же меньше средней биомассы диатомовых всего плеса и составляла 1.14 г/м³ при колебании по станциям от 0.59 до 1.54 г/м³. Обычно же в годы с меньшим числом штилевых дней разница между биомассой синезеленых и диатомовых бывает более четкая вследствие увеличения численности последних. В поверхностном 2-метровом слое, где происходит основной синтез органического вещества, средняя для всего плеса биомасса диатомовых, несмотря на отсутствие у них способности к активному всплыванию, также превышала таковую синезеленых во все годы, за исключением 1955 (табл. 114). Она колебалась по годам от 0.41 до 1.41 г/м³, хотя по отдельным станциям, особенно в летне-осенний период, уступала биомассе синезеленых. В 1955 г. средняя биомасса диатомовых в 2-метровом слое равнялась 1.28, а синезеленых — 1.93 г/м³. Однако количество штилевых дней, отмеченное в 1955 г., не типично для Рыбинского водохранилища.

Преобладание диатомовых над синезелеными в первичном образовании органического вещества в Главном плесе объясняется прежде всего тем, что вегетация синезеленых ограничивается лишь летне-осенним периодом. Диатомовые же водоросли встречаются в течение всего вегетационного периода (табл. 112, 113). При определенных условиях они способны вегетировать и зимой. Поэтому диатомовые как первичные продуценты органического вещества стоят в Рыбинском водохранилище на первом месте, а синезеленые — на втором.

Средняя за вегетационный период биомасса (г/м³) диатомовых и синезеленых водорослей в 2-метровом поверхностном слое по станциям Главного плеса в 1953—1958 гг.

Номер станции	1953 г.		1954 г.		1955 г.		1956 г.		1957 г.		1958 г.	
	диатомо-вые	синезеленые	диатомо-вые	синезеленые	диатомо-вые	синезеленые	диатомо-вые	синезеленые	диатомо-вые	синезеленые	диатомо-вые	синезеленые
2	0.91	0.29	0.49	0.78	1.42	4.64	1.60	0.21	0.64	0.77	0.70	0.24
5	0.29	0.42	0.53	0.49	1.00	1.79	1.64	0.66	0.25	0.15	0.58	0.25
6	1.21	0.69	1.21	0.41	1.48	0.71	1.52	0.23	0.43	0.29	0.77	0.28
7	1.55	0.79	1.33	0.85	1.41	2.11	0.77	0.44	0.43	0.28	0.95	0.58
9	0.27	0.40	1.92	0.69	1.12	0.43	1.53	0.22	0.30	0.27	0.32	0.34
Средняя	0.84	0.51	1.10	0.64	1.28	1.93	1.41	0.35	0.41	0.35	0.66	0.34
	1.35		1.74		3.21		1.76		0.76		1.00	

По пищевой ценности диатомовые считаются выше синезеленых. Последние содержат меньше белка и липоидов, их калорийность (Барашков, 1963) ниже. Это повышает значение диатомовых для общей продуктивности Рыбинского водохранилища. Кроме того, синезеленые представлены

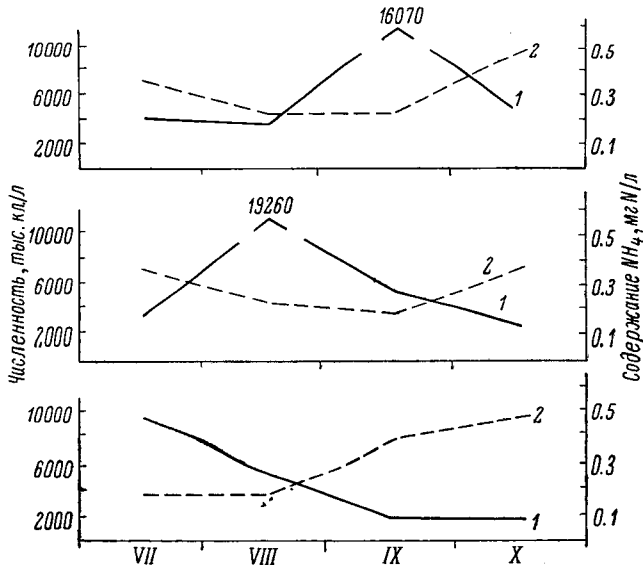


Рис. 46. Численность синезеленых водорослей (1) и содержание аммонийного азота (2) в поверхностном двухметровом слое трех станций Главного плеса.

По оси ординат: слева — численность водорослей, тыс. кл./л, справа — содержание NH_4 , мг N/л.

в нем крупными колониальными формами (*Aphanizomenon*, *Microcystis*) и поэтому не могут быть использованы фильтрующими животными. Однако органическое вещество, синтезированное синезелеными, быстрее включается в общий круговорот веществ водоема. Синезеленые часто гибнут в массе под действием чрезмерно сильной солнечной радиации, так как в тихую погоду они размещаются в самых верхних слоях воды. Гиб-

нут они также от механических повреждений при сильных ветровых перемешиваниях и от других причин. Распадаясь и минерализуясь, они обогащают водоем биогенными веществами. Неоднократно наблюдалось, что с нарастанием их численности в водохранилище снижается содержание аммиачного азота, но с началом их отмирания концентрация азота быстро возрастает (рис. 46). Поступление в водоем биогенов из тел отмерших водорослей может вызвать вторичную вспышку их размножения. Однако в Рыбинском водохранилище ход размножения синезеленых почти всегда имеет один максимум, так как период их вегетации слишком непродолжителен и заканчивается в октябре со снижением температуры воды. Преобладающие формы фитопланктона Главного плеса, зарегистрированные с 1953 по 1958 г., почти полностью сохранились и по настоящее время. К ним присоединилось лишь небольшое количество новых, ранее не отмеченных форм: из диатомовых стали встречаться *Melosira islandica*, *M. ambigua* и *Stephanodiscus hantzschii*, поступающие из Шекснинского плеса после зарегулирования Шексны, а из синезеленых — *Oscillatoria agardhii* и *Aphanothece clathrata* f. *brevis*, обнаруженные за последнее время в заметном количестве в Шекснинском и Моложском плесах. Последняя изредка встречалась и ранее.

ВЫСШАЯ ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Изучение высшей водной растительности Рыбинского водохранилища было начато вскоре же после его сооружения (Вогачев, 1950, 1952; Шенников, 1950; Кутова, 1953, 1956, 1957а, 1957б, 1961; Буянова, 1954; Леонтьев, 1956; Белавская, 1958, 1961; Корелякова, 1958, 1959; Томилина, 1959, 1960). В 1966 г. А. П. Белавская и Т. Н. Кутова обобщили все предыдущие работы и составили достаточно полную картину формирования растительности Рыбинского водохранилища за 18-летний период. Эти материалы, дополненные данными специального маршрутного обследования растительности водохранилища, выполненного в 1969 г., легли в основу настоящего раздела.

Развитие растительности на мелководьях водохранилищ прежде всего определяется характером уровня режима. При более или менее постоянном уровне уже через 10—15 лет возникают сформированные сообщества с хорошо заметным поясным распределением (Иваньковское и Угличское водохранилища). При резких же колебаниях уровня растительный покров развивается относительно слабо и процесс его формирования растягивается на длительный период (Рыбинское и Куйбышевское водохранилища).

Литораль Рыбинского водохранилища, за которую мы принимаем мелководья до глубины 2 м, доступные для гидрофитов, составляет при НПУ 20.9% акватории. При годовых колебаниях уровня размеры ее сильно варьируют. В годы нормального наполнения в зоне временного затопления развиваются сообщества водных растений. В годы низкого уровня огромные площади бывших мелководий остаются сухими в течение всего сезона, что приводит к резкому сокращению ассоциаций гидрофитов и разрастанию на обнаженном грунте сорного разнотравья.

Значительное угнетение растительного покрова побережья производит прибой, весьма типичный для Рыбинского водохранилища. Все меньше на водоеме остается затопленных лесов, которые давали убежище растениям, что также ведет к сокращению площади зарослей. Неблагоприятны для развития растительности и грунты прибрежной зоны, отличающиеся низкой питательностью, часто кислой реакцией. Все эти особенности водохранилища задерживают зарастание его литорали.

Формирование и смена растительности. В период наполнения водохранилища (с 1941 по 1947 г.) в результате ежегодного затопления все новых территорий в зоне мелководий происходило отмирание наземной растительности. Только в 1947 г. максимальный уровень водохранилища достиг проектного, и с этого времени собственно началось формирование растительности его литорали. Этот процесс протекал в зависимости от режима уровня, и в соответствии с этим его можно разделить на несколько периодов.

В 1947—1951 гг. максимальный уровень был довольно постоянен, а его колебания однотипны. В 1947 г. наполнение водохранилища было значительно большим, чем в предыдущие годы, и растения, появившиеся в прибрежье в 1946 г., оказались затопленными на большую глубину и погибли. Единично на глубине 3 м встречались рдест блестящий (*Potamogeton lucens*), рдест длиннейший (*P. praelongus*) и горец земноводный (*Polygonum amphibium*). Появились и широко распространились группировки неприкрепленных растений, легко переносимых водой: водокрас (*Hydrocharis morsus-ranae*), ряска (*Lemna minor*), многокоренник (*Spirodela polyrrhiza*), пузырчатка (*Utricularia vulgaris*) и роголистник (*Ceratophyllum demersum*). Развитию этой растительности способствовали многочисленные убежища в виде массивов затопленного и отмершего леса.

В последующие годы состав прибрежно-водной и водной растительности стал заметно богаче. Возникли первые группировки с господством полевицы побегообразующей (*Agrostis stolonifera*), ежеголовника (*Spartanium simplex*), горца земноводного и др. Большие площади заняли заросли частухи (*Alisma plantago-aquatica*) и особенно рогоза широколистного (*Typha latifolia*). Заросли рогоза достигли максимального развития. По данным В. К. Богачева (1952), в районе Борка общая площадь группировок прибрежной и водной растительности только за один год возросла в 6 раз. В конце этого периода наметилась зона крупноосочников (*Carex rostrata*, *C. acuta*, *C. vesicaria*). Одновременно начала проявляться тенденция к сокращению зарослей водных растений: водокраса, пузырчатки, рдеста маленького и др.

В период с 1952 по 1956 г. колебания уровня были очень резкие, разница между максимальными отметками в отдельные годы достигала 2.5 м. В результате ландшафт зоны временного затопления от года к году менялся до неузнаваемости. С 1952 г., когда уровень упал крайне низко, началось массовое отмирание рогоза. Заросли его сохранились в последующие годы только на всплывших торфяниках и в устьях рек.

Дальнейшее чередование лет высокого и низкого уровня привело к почти полному исчезновению свободноплавающих растений (*Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrrhiza*) и уменьшению обилия погруженных видов (*Ranunculus circinatus*, *Potamogeton pusillus*, *Ceratophyllum demersum* и др.). В то же время заметно возросло количество земноводных растений (*Polygonum amphibium*, *Rorippa amphibia*, *Agrostis stolonifera*, *Alisma plantago-aquatica* и др.). В 1956 г. заросли полевицы по занимаемой ими площади стояли на первом месте (21%). На втором — заросли манника наплывающего *Glyceria fluitans* (14%) и крупноосочников *Carex rostrata*, *C. vesicaria* и *C. acuta* (13%). Площади прочих формаций составляли около 52% всех зарослей.

Годы 1957—1959 были довольно сходны по уровенному режиму: максимальный уровень выше проектной отметки, летне-осенний спад воды постепенный. За этот период значительно возросли площади осочников и несколько сократились заросли полевицы побегообразующей. Отсутствие резких колебаний уровня привело к вторичному появлению пятен свободноплавающих растений, в частности водокраса. В комплексных зарослях продолжало возрастать господство земноводных растений: *Rorippa am-*

phibia, *Agrostis stolonifera*, *Alisma plantago-aquatica*, *Sparganium simplex*, *Potamogeton heterophyllus*.

В многоводные годы (1961, 1962, 1966) большое развитие получили рдесты *Potamogeton lucens*, *P. heterophyllus* и другие гидрофиты. При низком уровне (1960, 1963 и 1964 гг.) на обсохшей литорали в большом количестве развивались растения-временники (*Juncus bufonius*, *Polygonum scabrum*, *P. minus*) и целые «ковры» из наземной формы полевницы побегообразующей. Максимальные площади занимали в эти годы формации *Polygonum scabrum*, *P. nodosum*, *Juncus bufonius* и *Agrostis stolonifera*.

Таким образом, в первые годы на Рыбинском водохранилище наибольшее распространение получили свободноплавающие растения, для развития которых были благоприятные условия в затопленных лесах, за островами и всплывшими торфяниками. Позднее стали формироваться сообщества воздушно-водных растений. Затем в результате резких межгодовых колебаний уровня на смену зарослям этих двух экологических групп растений пришли сообщества амфибийных видов, наиболее приспособленных к условиям меняющегося обводнения. В последнее десятилетие в верхнем поясе растительности заметное место заняли заросли ивняков и молодые березовые редколесья.

Распределение растительности. Как уже отмечалось, литораль Рыбинского водохранилища заросла незначительно. Большинство мелководий Главного плеса лишено растительности. Основные площади сообществ макрофитов сосредоточены по заливам, заостровным мелководьям и в литорали речных плесов. Каждый из этих типов побережья характеризуется своим комплексом факторов, определяющих тип зарастания.

Речные плесы (Воляжский, Шекснинский и Моложский) внешне напоминают широкую полноводную реку. По типу растительного покрова каждый из них подразделяется на два участка: русловый и долинный. На русловом участке в весенний период по руслу прослеживаются стоковые течения и на мелководьях ежегодно происходит отложение аллювия. В растительном покрове литорали преобладают ассоциации, доминанты которых требовательны к минеральному питанию и нестойки к резким колебаниям уровня. В обобщенном виде экологический ряд ассоциаций защищенных мелководий руслового участка состоит из следующих, сменяющих друг друга монодоминантных сообществ: *Carex acuta*, *Glyceria maxima*, *Scirpus lacustris* и *Potamogeton perfoliatus*. В зависимости от степени заболоченности мелководья ассоциации манника большого могут замещаться сообществами хвоща приречного, а в поясе водных растений появляются фитоценозы лютика жестколистного (*Ranunculus circinatus*) и кувшинки чистобелой (*Nymphaea candida*). Вдоль открытых пологих берегов на илистых грунтах местами можно встретить прерывистый пояс разреженных зарослей рдеста гребенчатого (*Potamogeton pectinatus*) и рдеста пронзеннолистного (*P. perfoliatus*). Таким образом, наиболее типичными для руслового участка являются ассоциации камыша озерного, манника большого, осоки острой (в северных районах осоки водяной) и рдеста пронзеннолистного, нехарактерные для большей части зарастающей литорали водохранилища.

В долинном участке подъем вод настолько велик, что затопленной оказалась вся пойма, а на месте ее возвышений возникли многочисленные острова. Колебания уровня здесь довольно велики и задерживают зарастание. Но обилие островов способствует созданию многочисленных защищенных мелководий. Растительный покров этих биотопов пятнистый, нарушенный, в нем преобладают заросли амфибийных растений. Несмотря на большую пестроту ассоциаций, в их распределении можно проследить некоторую поясность. Верхний пояс состоит из мозаичных зарослей *Carex rostrata*, *C. vesicaria*, *Typhoides arundinacea*, *Eleocharis palustris*. Местами встре-

чаются заходящие сюда из соседнего пояса куртины *Typha angustifolia*, *Phragmites communis*, изредка *Glyceria maxima*. В следующем поясе повсеместно доминируют смешанные группировки *Rorippa amphibia*, *Agrostis stolonifera*, *Potamogeton heterophyllus* и *Alisma plantago-aquatica*. Заросли этих растений очень непостоянны по составу и структуре. Обилие доминант на разных участках также колеблется. Среди группировок амфибийных растений можно встретить небольшие по площади сообщества тростника, рогоза широколистного, манника большого и хвоща приречного. Однако и в них большого обилия достигают те или иные земноводные виды. Наконец, пояс водных растений состоит из отдельных пятен фитоценозов горца земноводного и рдеста пронзеннолистного. В некоторых заросших и заболоченных заливах (особенно Моложского и Шекснинского плесов) растительные пояса выделяются более четко. По кромке воды расположены сообщества осок пузырчатой, вздутой или острой. В их составе иногда большого обилия достигают ситняги и ситники. На глубине 20—60 см безраздельно господствует жерушник земноводный, на глубине 60—100 см — сплошные заросли хвоща приречного, среди которых встречаются отдельные пятна кувшинки чистобелой. На пологих песчаных берегах открытой литорали в долинном участке, как и в русловом, встречаются односоставные заросли рдеста гребенчатого, рдеста пронзеннолистного и ситняга игольчатого. Последний вид хорошо развивается и под водой, и на обсохших местах, вследствие чего он довольно быстро занимает вновь образующиеся песчаные участки прибрежий водохранилища.

Крупных заливов в Рыбинском водохранилище немного, но имеется значительное число небольших, возникших по впадающим ручьям и рекам. Сильная расчлененность береговой линии заливов и остатки затопленных лесов способствуют зарастанию их мелководий. Однако резкие годовые колебания уровня нарушают обычную картину распределения растительных ассоциаций в зависимости от глубины. В верхнем поясе обычно преобладают сообщества манника наплывающего или осок вздутой и пузырчатой. Только в заливах Центрального мыса (Средний Двор, Захарьино) в последние годы на месте осочников возникли сообщества двукисточника. Пояс земноводных растений во всех заливах водохранилища состоит из смешанных зарослей полевицы побегообразующей с рдестом разнолистным, рдестом блестящим, частухой и жерушником. С нарастанием глубины до 1 м появляются фитоценозы полевицы с омежником и сусаком зонтичным, иногда они замещаются сообществами полевицы с рдестом пронзеннолистным. Наконец, пояс плавающих растений состоит из отдельных пятен горца земноводного. Таким образом, полевица доминирует в сообществах всего профиля, а рдесты образуют сплошной полог в зоне земноводных растений.

Зарастание небольших заболоченных заливов происходит несколько иначе. Пояс осочников на глубинах 20—30 см сменяется зарослями хвоща приречного с жерушником земноводным, а если залив возник при впадении ручья или небольшой речки, то по их руслу встречаются пятна рдеста плавающего и кувшинки чистобелой.

В больших и малых заливах по прирусловому валу бывших рек почти всегда встречаются куртины камыша озерного, а в приустьевых участках вдоль берега — заросли тростника обыкновенного. Для заливов с притоками характерны также заросли рдеста блестящего. Последний создает сообщества не только на глубоких участках, он входит в состав доминант зарослей гигрофильных растений и на глубине 5—10 см.

На мелководьях Главного плеса можно выделить биотопы трех типов: открытая прибойная литораль с резким уклоном дна, открытая прибойная литораль с пологим дном и закрытые мелководья. Биотопы первого типа преобладают и занимают почти все восточное и некоторые участки

западного побережья водохранилища. Такая литораль совершенно лишена растительности. На подверженных прибою участках сполгими берегами при большой ширине мелководья энергия волн гасится на большом расстоянии от берега, и они зарастают на глубинах от 0 до 20 см. В полосе прибою на песчаных грунтах встречаются отдельные куртинки ситняга болотного и ситняга игольчатого, пятна полевицы побегообразующей, небольшие скопления рдеста разнолистного. Под их защитой на глубине около 10 см на торфянистых грунтах появляются сообщества хвоща приречного с тростником и полевицей побегообразующей. Затем по урезу воды в зависимости от степени заболоченности доминируют заросли того или иного вида осоки в комплексе с амфибийными растениями. Несколько иной характер носит растаение прибойной пологой литорали в районе Центрального мыса. Здесь еще остались небольшие участки затопленного леса и под его защитой вдоль всего побережья расположен массив сообществ тростника. Ширина его местами достигает 500 м. Заросли довольно плотные, однородные. Кое-где в «окнах» встречаются группировки полевицы. Фитоценозы тростника занимают большие площади и по заливам западного побережья Центрального мыса.

Мелководья закрытой литорали сосредоточены в северо- и юго-западном участках водохранилища. Прибрежья большинства островов пологие, зарастающие тростником, куртинами камыша озерного, изредка тростянки. За их барьером иногда в понижениях встречаются обычные группировки амфибийных видов, среди которых господствуют полевица побегообразующая, жерушник земноводный, ситняг болотный, частуха подорожниковая и рдест разнолистный. Со стороны берега эти фитоценозы опоясаны зарослями осоки пузырчатой или канареечника. Большой массив тростника находится на торфяных островах и за ними, на мелководьях в южной части водохранилища в районе дер. Дуброво. Особенно пышно разросся тростник в притоке между Святовскими островами и берегом на глубинах 70—100 см. Высота тростника достигает 4 м, толщина отдельных побегов 2 см. Куртины односоставные и очень плотные. На участках с небольшими глубинами тростник меньшего размера и, как обычно на водохранилищах Верхней Волги, не превышает 2.5 м. Площади тростников на этом участке очень большие и продолжают увеличиваться.

Характеристика основных растительных формаций и их продуктивность. Как указывалось, на мелководьях водохранилища сформировался специфический растительный покров. Различная степень обводнения литорали определила своеобразие структуры и флористического состава ассоциаций. В результате возникли фитоценозы, необычные для естественных водоемов. Для большинства их характерно наличие двух-трех содоминантных видов, резко отличающихся по экологическим свойствам. Так, в ассоциации *Agrostis stolonifera*—*Oenanthe aquatica*—*Potamogeton lucens* на одном и том же участке высокого обилия достигают гигрофильные, гидрофильные и гидатофильные виды. Такой состав растительного сообщества обеспечивает устойчивое его существование при различном обводнении. В годы высокого уровня развивается погруженный ярус, состоящий из рдестов блестящего и разнолистного. При низком уровне основной полог создают стелящиеся побеги полевицы, рдесты же находятся в покоем состоянии или образуют наземную форму.

Другой отличительной чертой растительности водохранилища является наличие больших площадей комплексных группировок со случайным мозаичным сложением травостоя. В таких ценозах невозможно выделить доминирующие виды, а можно говорить о целой группе ведущих растений, растущих пятнами или куртинами: *Agrostis stolonifera*, *Rorippa amphibia*, *Eleocharis palustris*, *Polygonum amphibium*, *Potamogeton heterophyllus*, *Alisma plantago-aquatica*, *Glyceria fluitans*. Наконец, в годы низкого

уровня или при быстром его летнем падении на больших площадях обнаженных мелководий появляются заросли растений-временников: *Bidens tripartita*, *Epilobium palustre*, *Rumex maritimus*, *Ranunculus repens*, *Polygonum scabrum*, *Rorippa islandica*. Довольно обычны для водохранилищ и открытые фитоценозы, в которых нет сомкнутого травостоя. Особенно часто такие группировки встречаются на участках с глубинами более 1 м.

В настоящее время на водохранилище выделяются три группы формаций: воздушно-водная, плавающая и погруженная растительность. Обильная, ранее свободноплавающая растительность (Богачев, 1952) в последние годы совершенно исчезла. Ниже приводится краткая характеристика этих формаций.

Из осочников наиболее часто встречаются формации осок вздутой (*Carex rostrata*), пузырчатой (*C. vesicaria*), острой (*C. acuta*) и водяной (*C. aquatilis*). Они представлены многочисленными ассоциациями и имеют широкое распространение. Ассоциации *C. acuta* приурочены к речным плесам, сообщества *C. aquatilis* отмечены только в северных частях водохранилища. Все они занимают верхний пояс растительности литорали. Фитоценозы осочников наиболее сформированы. Травостой очень хорошо развит, обычно равномерно сложен. Проективное покрытие грунта достигает 80—100%. Флористический состав ассоциаций довольно бедный. Состав сопутствующих видов зависит от водности года. При высоком уровне в осочниках возрастает обилие гидрофитов: *Alisma plantago-aquatica*, *Glyceria fluitans*, *Carex aquatilis*, *Sium latifolium* и др., при низком появляются *Myosotis palustris*, *Ranunculus repens*, *Lysimachia nummularia*, *Bidens tripartita*, *Epilobium palustre*.

В последние годы в верхних участках литорали происходят существенные изменения растительности. В северной части водохранилища наблюдается расширение сообществ двукисточника, а повсеместно происходит расселение и разрастание ивы. Оба эти процесса ведут к сокращению площадей осочников. Первый процесс может быть обратимым и зависит от водности года. Так, повторение нескольких многоводных лет было бы неблагоприятным для сообществ двукисточника и вызвало бы сокращение их площадей. Второй процесс необратимый, со временем ивы займут верхнюю зону мелководий, оттеснив осочники.

Формация полевицы побегообразующей (*Agrostis stolonifera*) наиболее типична для водохранилища. Она представлена и наибольшим числом ассоциаций. Часто встречаются ассоциации *Agrostis stolonifera* + *Potamogeton heterophyllus*, *A. stolonifera* + *Glyceria fluitans*, *A. stolonifera* + *Rorippa amphibia*, *A. stolonifera purum*. Структура ассоциаций очень различна, разнообразны и экологические характеристики занимаемых ими участков. Фитоценозы полевицы могут занимать участки от уреза воды до глубины 1.5 м, соответственно структура ассоциаций изменяется от одноярусной до трехъярусной. Проективное покрытие тоже колеблется в широких пределах — от 20 до 100%. Первые группировки полевицы появились еще в 1947 г., и в дальнейшем они продолжали распространяться все шире и шире. Одновременно усложнялся их состав. Если первоначально заросли были монодоминантные, то в дальнейшем в их состав в обилии вошли виды иной жизненной формы, что придало сообществу большую устойчивость в изменчивых условиях мелководий.

Формация манника наплывающего (*Glyceria fluitans*) представлена рядом ассоциаций, в которых наряду с манником доминируют полевица побегообразующая, ситняг болотный, частуха подорожниковая, рдест разнолистный и омежник. Ассоциации очень разнообразны по структуре и сложению и имеют зарослевый облик. Сообщества манника наплывающего располагаются полосой ниже осочников, однако они имеют более ограниченное распространение, чем полевичники и осочники.

Формация жерушника земноводного (*Rorippa amphibia*) представлена большим числом ассоциаций, из которых типичными для водохранилища являются *Rorippa amphibia* purum, *R. amphibia* + *Sium latifolium*, *R. amphibia* + *Potamogeton heterophyllus*. Распространение сообществ жерушника ранее было ограничено, но в последние годы фитоценозы этой формации можно встретить на большинстве мелководий водохранилища. Намечается приуроченность их к затишным заболоченным участкам.

Формация манника большого (*Glyceria maxima*) представлена ассоциациями *Glyceria maxima* purum, *G. maxima* + *Rorippa amphibia* и *G. maxima* + *Equisetum fluviatile*. Все они имеют хорошо развитый покров и равномерное сложение. Проективное покрытие грунта 80—100%. Ассоциации манника большого приурочены исключительно к речным плесам водохранилища. Располагаются они в верхней зоне растительности и граничат выше по профилю с осочниками, ниже — с зарослями амфибийных растений.

Формация двукисточника (*Typhoides arundinacea*) представлена чистыми зарослями двукисточника и двукисточника с осоками. Последние сообщества имеют временный характер и возникают в результате расселения двукисточника на участках, занятых осочниками. Травостой сообществ очень развитый, высокий, равномерно сложенный, обычно одноярусный. Флористический состав ассоциаций бедный. Распространены они преимущественно в северных частях водохранилища.

Формация тростника обыкновенного (*Phragmites communis*) представлена ассоциациями *Phragmites communis* purum, *Ph. communis* + *Agrostis stolonifera*, *Ph. communis* + *Alisma plantago-aquatica*, *Ph. communis* + *Equisetum fluviatile*. Чаше встречаются односоставные сообщества тростника с равномерным распределением растений и очень бедным флористическим составом. Травостой ассоциации развит сравнительно хорошо и достигает высоты 2,5 м. Только в районе дер. Дуброво на размытых торфах имеются мощные куртины тростника, которые по внешнему облику напоминают заросли этого вида в дельтах южных рек. Большой массив тростника расположен и в районе Центрального мыса. На остальных мелководьях отдельные его фитоценозы образуют небольшие пятна.

Формация тростянки (*Scolochloa festucacea*) представлена чистой ассоциацией этого вида, имеет ограниченное распространение, встречается в русловом участке Шекснинского плеса, в урочище Морозиха и в Изможевском заливе.

Формация хвоща приречного (*Equisetum fluviatile*) представлена рядом ассоциаций, среди которых наиболее типичны *E. fluviatile* purum, *E. fluviatile* + *Comarum palustre*, *E. fluviatile* + *Scirpus radicans*, *E. fluviatile* + *Carex rostrata*, *E. fluviatile* + *Eleocharis palustris*. Структура и флористический состав ассоциаций различны. Фитоценозы хвоща, расположенные в глухих заболоченных участках, имеют хорошо развитый густой травостой. Заросли хвоща на песчаных грунтах прибойной зоны сильно разрежены, пятнистого сложения и незначительной сомкнутости. В связи с начавшимся процессом заболачивания отдельных участков мелководий ассоциации хвоща получают более широкое распространение, чем прежде.

Формация камыша озерного (*Scirpus lacustris*) продолжает распространяться на мелководьях водохранилища. Как и на других волжских искусственных водоемах, она представлена чистыми группировками камыша озерного. Появившийся впервые в речных участках в верховьях заливов камыш начал расселяться и на других мелководьях. Травостой сообществ развит хорошо и достигает высоты 2 м.

Формация горца земноводного (*Polygonum amphibium*) представлена как чистыми зарослями горца, так и полидоминантными сообществами, в состав которых входят другие массовые виды из всех растительных поя-

сов. Состав и строение сообществ очень разнообразны. Массовое распространение фитоценозов горца началось с 1955 г., и в настоящее время формация *P. amphibium* занимает одно из первых мест и встречается во всех районах водохранилища на самых разнообразных грунтах.

Формация кувшинки чистобелой (*Nymphaea candida*) представлена односоставной ассоциацией. Распространение ее сообществ началось только в последнее время. Фитоценозы кувшинки встречаются в верховьях заливов по рекам и занимают очень небольшие площади. Их структура и состав отличаются простотой.

Т а б л и ц а 115

Продуктивность основных ассоциаций

Ассоциация	Глубина, м	Вес, г/м ²	
		сырой	сухой
<i>Potamogeton heterophyllus</i> purum	1.3—1.4	3650	428
	0.4	1446	167
<i>Agrostis stolonifera</i> purum	0.2—0.6	3366	350
	0	640	211
<i>A. stolonifera</i> — <i>P. heterophyllus</i>	0.6	3138	351
<i>Rorippa amphibia</i> — <i>Agrostis stolonifera</i> — <i>Polygonum amphibium</i>	0.8	1500	205
<i>Polygonum amphibium</i> purum {	2.5	1400	260
	0.9	2930	432
	0	466	120
<i>Scolochloa festuacea</i> purum	0	1308	588
	0	557	263
<i>Phragmites communis</i> purum	0—0.1	1388	700
<i>Carex aquatilis</i> purum	0—0.1	1208	482
<i>Stratiotes aloides</i> purum	1.0	7140	546
<i>Equisetum fluviatile</i> purum	1.0	276	60
	0	760	243
<i>Carex vesicaria</i>	0	700	305
<i>Sparganium simplex</i>	0.7	3456	568
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	0.5	3370	435
<i>Eleocharis palustris</i>	0.5—0.8	603	91
<i>Typha latifolia</i>	0	2051	623
<i>Alopecurus aequalis</i> — временники	0	506	126

Формация рдеста плавающего (*Potamogeton natans*) представлена небольшими по площади зарослями рдеста, встречающимися в глухих заболоченных участках мелководий. Можно ожидать дальнейшего распространения ее фитоценозов.

Формация рдеста разнолистного (*Potamogeton heterophyllus*) включает большое число ассоциаций, в сложении которых принимают участие почти все массовые виды, а способность рдеста давать наземную и водную форму обеспечила ему возможность выступать содоминантом в ассоциациях по всему профилю от уреза воды до глубины 2 м. В зависимости от экологической обстановки изменяется структура и флористический состав ассоциаций. Сообщества рдеста разнолистного встречаются на большинстве мелководий водохранилища, но занимают сравнительно небольшие площади.

Формация рдеста пронзеннолистного (*Potamogeton perfoliatus*) также широко распространена. Однако представлена она преимущественно односоставными зарослями рдеста, которые наиболее часто встречаются

в речных плесах водохранилища. Травостой большинства ассоциаций хороший. Только на песчаных грунтах прибойной зоны он несколько разрежен.

Формация рдеста блестящего (*Potamogeton lucens*) представлена преимущественно односоставной ассоциацией. Ее сообщества приурочены к заливам по рекам и русловым участкам водохранилища и имеют довольно ограниченное распространение. Травостой ассоциации сложен равномерно.

Формация рдеста гребенчатого (*Potamogeton pectinatus*) также представлена преимущественно чистыми зарослями этого вида. Иногда в зоне прибоя встречаются участки ассоциации *P. pectinatus* — *Eleocharis acicularis*. Травостой ассоциации разрежен, плохо развит. Сообщества рдеста гребенчатого встречаются преимущественно на песчаных грунтах прибойных участков.

В заключение нужно сказать о флористическом обеднении погруженной растительности и исчезновении целого ряда формаций, например *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*. Продуктивность большинства растительных сообществ Рыбинского водохранилища примерно такая же, как и на других волжских водохранилищах. Фитомасса отдельных ассоциаций приведена в табл. 115, однако эти величины очень колеблются и зависят от водности года.

В 1956 г. была вычислена общая площадь растительности водохранилища. В этот период она составляла 7600 га, т. е. 1.3% площади всего водоема. На основании продуктивности отдельных растительных формаций определена общая годовая продукция высшей растительности, которая в воздушно-сухом весе составляет 8 г/м², или 1.3 мг/л. В настоящее время вследствие резкого сокращения площади зарастания литорали эти показатели значительно ниже.

Таким образом, характер распределения растительности и ее годовая продукция показывают, что макрофиты в Рыбинском водохранилище не играют существенной роли в общем продуцировании органического вещества.

ЗООПЛАНКТОН

Формирование зоопланктона Рыбинского водохранилища закончилось в первые годы после его наполнения. Об этом свидетельствует видовой состав планктонных животных в 1946—1948 гг. (Киселева, 1954). Почти за 30 лет существования водоема зоопланктон его открытых частей по существу не изменился. Из года в год руководящими (массовыми) продолжают оставаться те же виды. Ранней весной это главным образом холодолюбивые циклопы (*Cyclops kolensis* и *C. strenuus*), в летне-осенний период — *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Polyarthra vulgaris*, *Conochilus unicornis*, *Kellicottia longispina*, *Asplanchna priodonta*, *Daphnia longispina*, *Bosmina coregoni*, *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus*, *Mesocyclops leuckarti*, *M. oithonoides*, *Eudiaptomus gracilis*, *Eu. graciloides*, *Cyclops vicinus*, *Heteroscope appendiculata*. Помимо перечисленных видов, в открытых участках постоянно встречаются зарослевые и придонные формы ракообразных и коловраток: *Euchlanis dilatata*, *Acanthocyclops viridis*, *Macroscyclops albidus*, а также вольеры дрейсоны, стабобласты мшанок и простейшие. Среди последних преобладают *Arcella* и инфузории родов *Strombidium* и *Tintinnidium* (Мордухай-Болтовская, 1965а). Зимой в планктоне доминируют веслоногие рода *Cyclops*.

За последние годы список видов планктонных животных открытых частей водохранилища пополнился несколькими видами, не встречавшимися ранее: коловратками *Notholca cinetura* и *N. cornuta* (Буторина и др., 1960) и веслоногими *Eurytemora velox* и *Eu. lacustris* (Маловицкая, 1959; Луфферова и Монаков, 1966).

Распределение зоопланктона. Ранней весной, вскоре после вскрытия и освобождения водоема от льда, распределение зоопланктона тесно связано с термическим режимом водохранилища. В это время различия температуры в разных участках водоема особенно заметны. Наиболее теплые паводочные воды заполняют речные участки плесов. По мере продвижения этих вод к центру водохранилища, где дольше всего сохраняются холодные зимние воды, температура их заметно понижается (Буторин и Курдина, 1965). Соответственно и планктон в этот период распределен неравно-

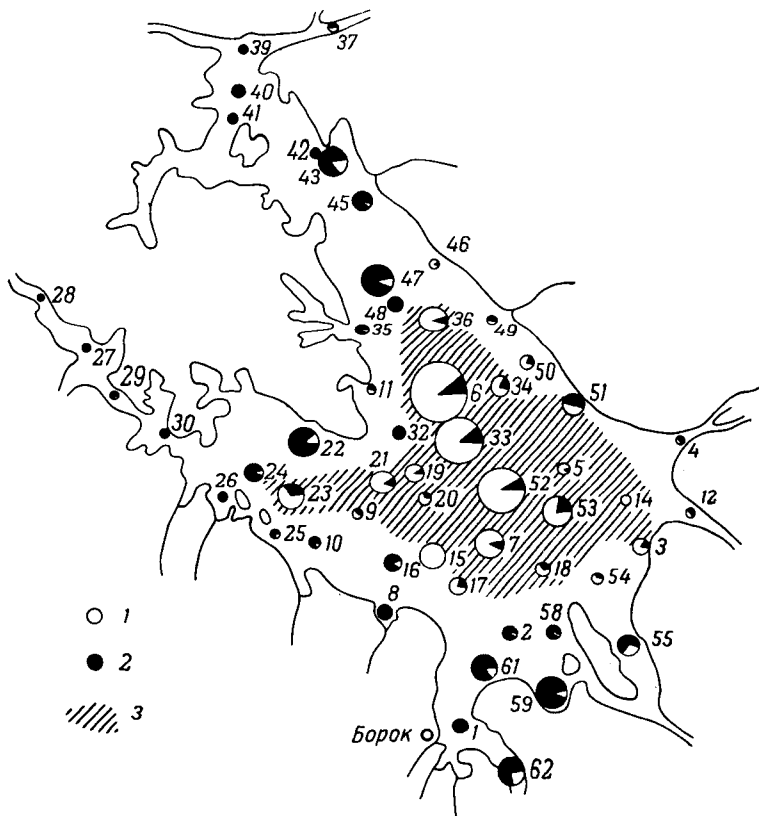


Рис. 47. Распределение зоопланктона в поверхностном слое весной 1956 г. (27 мая—4 июня).

1 — *Copepoda*; 2 — *Cladocera*; 3 — область преобладания холодолюбивых циклопид. Цифры — номера станций. Диаметр кружков соответствует численности зоопланктона.

номерно. Особенно четко проявляется различие в его составе. В Главном плесе преобладают холодолюбивые циклопы, главным образом *Cyclops kolensis* и *C. strenuus*, в некоторых районах их численность бывает высокой и превышает 1000 экз./м³ (Мордухай-Болтовской и Монаков, 1963). Распространение холодолюбивых циклопид по водохранилищу обычно не выходит за пределы изотермы 10° для поверхностного слоя воды (рис. 47). Прибрежные, мелководные и речные участки водохранилища заселены в это время клadoцерным планктоном, в котором преобладают *Bosmina coregoni* и *Daphnia longispina* (Мордухай-Болтовской и Монаков, 1963). Однако по численности они все же уступают копеподам.

Таким образом, явное различие состава и численности весеннего планктона в разных участках водоема свидетельствуют о его автохтон-

ном происхождении. В противном случае весной следовало бы ожидать его высокой численности в речных участках. В действительности планктон этих районов значительно беднее планктона открытых плесов.

С наступлением гидрологического лета, которое характеризуется постоянством уровня и выравниванием температуры по акватории (Буторин и Курдина, 1965), происходят дальнейшие изменения в распределении планктонных животных. Постепенное повышение температуры стимулирует размножение теплолюбивых форм и значительно сокращает область распространения холодолюбивых циклопов. В Главном плесе заметно возрастает роль кладоцер (рис. 48) и увеличивается численность летних веслоногих (*Mesocyclops*). При дальнейшем прогреве водной толщи и с наступлением гомотермии различия между отдельными участками водохранилища по составу планктона начинают исчезать, а нарастание общей численности животных в разных районах происходит с различной интенсивностью (рис. 49). Поэтому летом численная неравномерность распределения планктона бывает значительной (Мордухай-Болтовская, 1955; Воронина, 1959б; Монаков и Семенова, 1966).

В осенний период при постоянном понижении температуры и с падением уровня распределение планктона в значительной степени определяется погодными условиями. В теплые штилевые дни размах колебаний численности планктонных животных на разных станциях довольно высок (рис. 50). В штормовую погоду, сопровождающуюся интенсивным ветровым перемешиванием воды, планктон распределен более равномерно (рис. 51).

Неравномерность распределения планктона может в разное время определяться различными факторами, из которых рассмотрим следующие.

Грунты, на первый взгляд, не имеют прямого отношения к планктону, но в действительности могут влиять на характер его распределения. Местами скопления многих зимующих стадий планктонных животных (некоторых видов циклопид, покоящихся яиц кладоцер, коловраток) служат участки водохранилища с глубиной 15—17 м, богатые иловыми отложениями. С наступлением весны и прогреванием водоема вышедшие из стадии покоя животные приступают к размножению, и в короткий промежуток времени их численность может значительно увеличиться. В разных участках водоема это происходит с различной интенсивностью, что может привести к образованию локальных скоплений.

Несомненно, большое влияние на распределение планктона оказывает температура. Прогрев крупных водоемов типа Рыбинского водохранилища происходит постепенно от периферии к центру. Это создает в весенний период четко выраженную гетеротермию с разницей температуры 13—15° (Курдина, 1958). Последняя в свою очередь может вызывать неоднородность состава и количества планктона в разных частях водохранилища.

Существенно влияют на распределение планктона стоковые течения, вызываемые работой Рыбинской ГЭС, в навигационный период они выражены слабо. В открытой части водоема преобладают ветровые течения (Буторин и Литвинов, 1963). Они возникают даже при слабых (3—5 м/сек.) и неустойчивых по направлению ветрах. При этом скорость перемещения вод эпилимниона может достигать в отдельных случаях 0.14 м/сек. (Эдельштейн, 1963). При такой скорости планктонные ракообразные (*Daphnia longispina*, *Eudiaptomus graciloides*) уже сносятся водным потоком (Лиферова, 1962). Это позволяет предполагать, что ветровые течения могут приводить к образованию нагонных скоплений планктона. Постоянные перемещения поверхностных слоев воды под действием ветра приводят к перекосам водной поверхности, в результате чего на глубине возникают компенсационные течения противоположного направления (Литвинов, 1968), способные переносить планктонных животных во время их суточ-

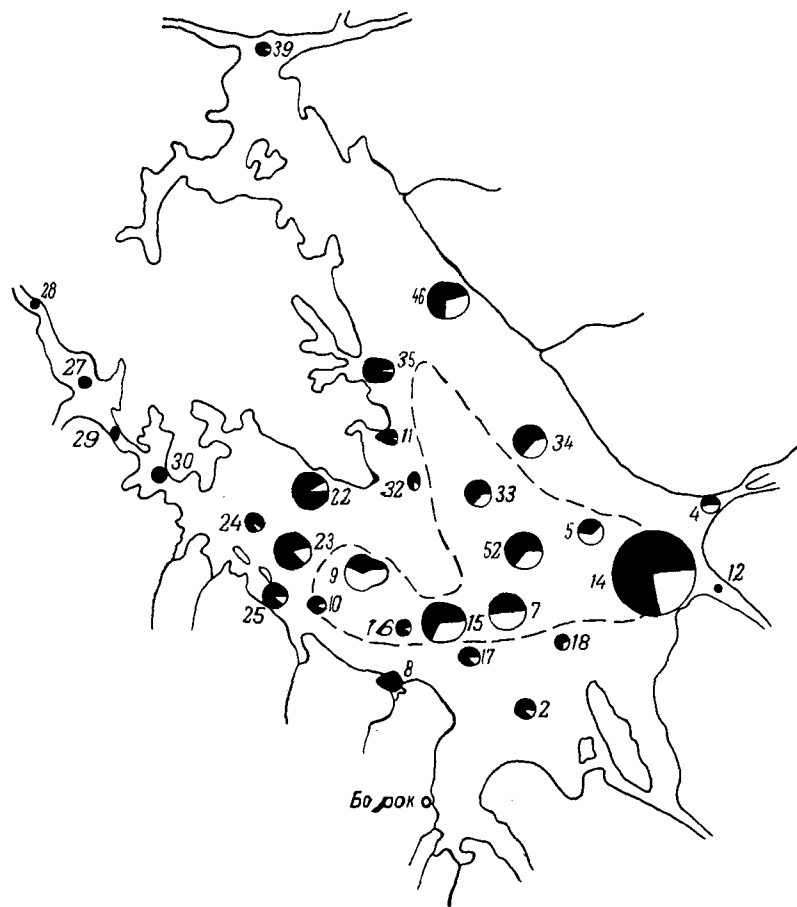


Рис. 48. Распределение зоопланктона в поверхностном слое летом 1956 г. (7–13 июня).

Обозначения те же, что на рис. 47.

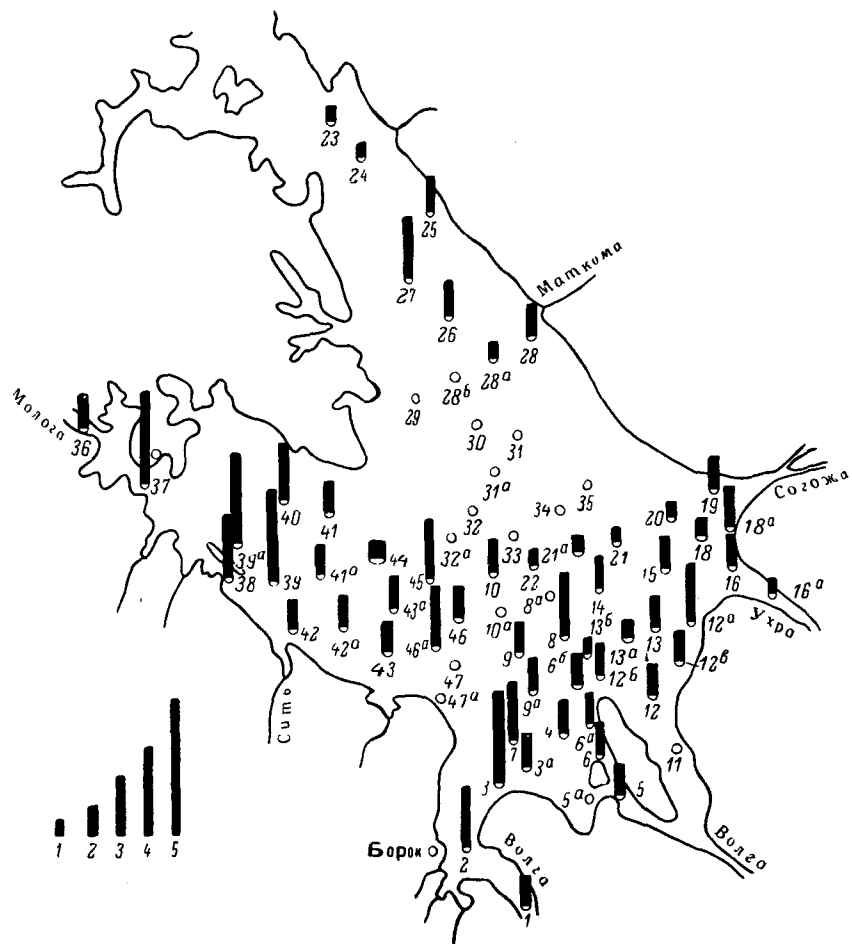


Рис. 49. Распределение зоопланктона в поверхностном слое в июне 1963 г.

1 — до 0.01 г/м³; 2 — 0.01—0.05 г/м³; 3 — 0.05—0.1 г/м³; 4 — 0.1—0.2 г/м³; 5 — 0.2—0.3 г/м³.

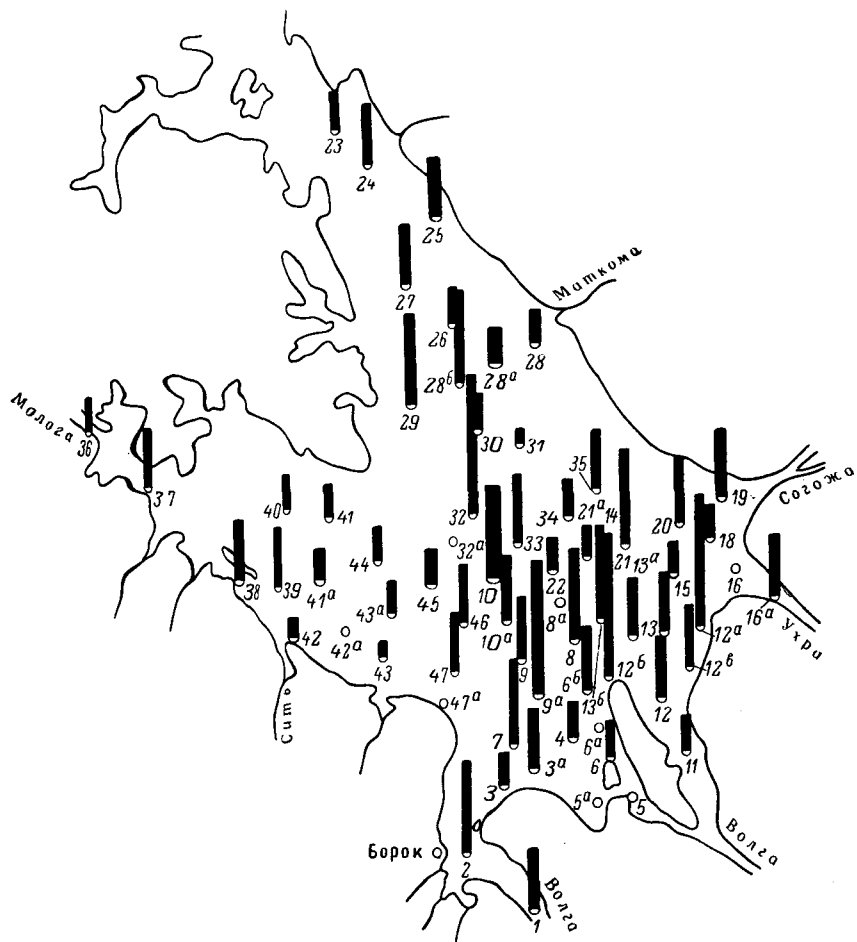


Рис. 50. Распределение зоопланктона в поверхностном слое в сентябре 1963 г.

Обозначения те же, что на рис. 49.

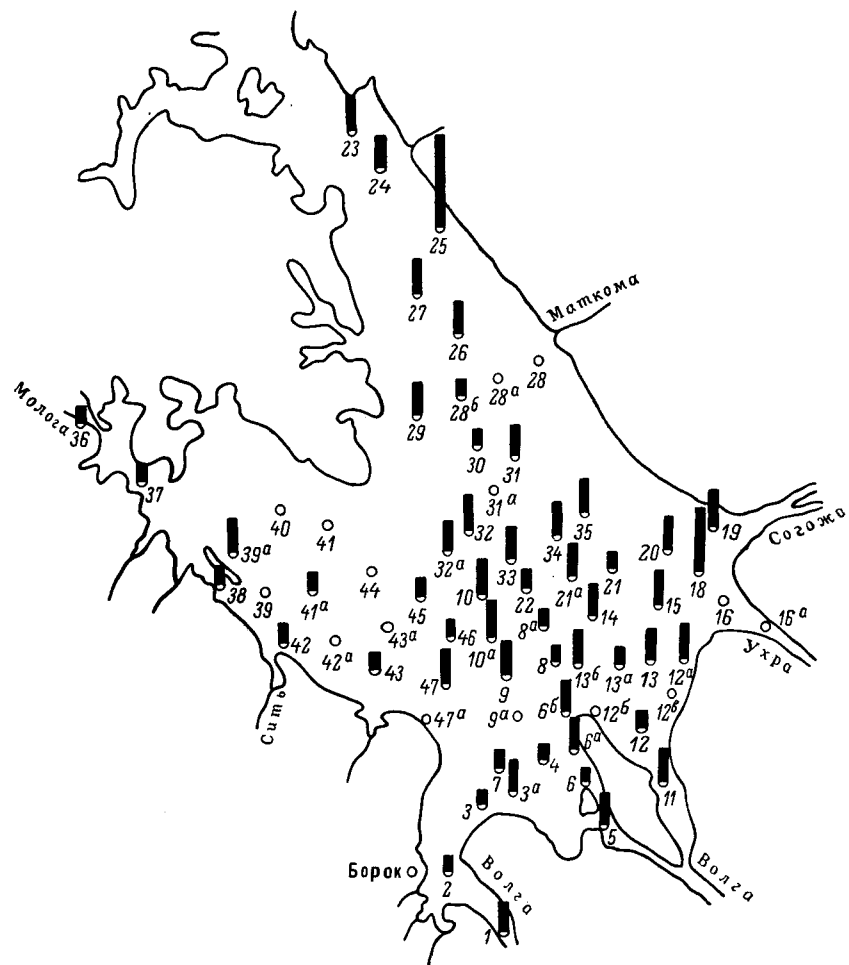


Рис. 51. Распределение зоопланктона в толще воды в сентябре 1964 г.

Обозначения те же, что на рис. 49.

ных вертикальных миграций. В связи с этим в водохранилище и при ветреной погоде могут сохраняться в течение некоторого времени локальные скопления планктона.

Большую роль в распределении планктона играет пища. Известно, что многие ветвистоусые концентрируются в участках высокой численности бактерий (Сорокин, 1957; Мануйлова, 1958). Они способны также активно перемещаться в такие участки (Мануйлова, 1955). Разумеется, подобные горизонтальные миграции ограничены локомоторными способностями планктеров и не выходят за границы небольших площадей водоема. Учитывая, что основным источником питания массовых видов фильтраторов Рыбинского водохранилища служат бактерии и детрит (Мордухай-Болтовской, 1963; Луферова и Монаков, 1966), можно предположить наличие прямой связи между численностью бактерий и обилием планктона. Тем не менее подобная корреляция не была выявлена ни в специальных съемках по распределению (Монаков и Семенова, 1966), ни в многолетних наблюдениях над сезонной динамикой планктона на постоянных станциях.

На примере прибрежного вида клодоцер *Polyphemus pediculus* было показано, что плотность скопления этого вида в естественных условиях тесно связана с освещенностью (Буторина, 1969). Подобное явление, вероятно, имеет место и у других литоральных ветвистоусых, ведущих стайный образ жизни (например, *Scapholeberis*). Существование такой зависимости проявляется в пределах локальных скоплений и поэтому не дает основания полагать, что изменения освещенности приводят к неравномерному горизонтальному распределению ракообразных по водоему в целом. Однако совсем недавно было показано, что свет может быть причиной активных горизонтальных миграций пелагических ракообразных в сторону открытых частей водоема (Siebeck, 1968). Возможно, такие миграции наблюдаются при штилевой погоде и в Рыбинском водохранилище и тем самым приводят к образованию скоплений ракообразных в пелагиали.

Рассмотренные факторы могут способствовать сохранению локальных скоплений планктонных животных в определенных районах водоема. Однако в основе пятнистости распределения планктеров лежат специфические особенности отдельных их видов, каковы, например, плодовитость, сроки массового размножения, отсутствие или наличие вертикальных миграций.

Вертикальное распределение планктона Рыбинского водохранилища изучала в 1953—1954 гг. Н. М. Воронина. В последующие годы этот вопрос специально не исследовался. К настоящему времени накоплен материал по вертикальному распределению и миграции массовых видов ракообразных.

Daphnia longispina — активный мигрант, и ее распределение сильно меняется по сезонам. В период весеннего прогрева водоема основная масса особей держится в поверхностных слоях и амплитуда их суточных вертикальных перемещений невелика (рис. 52). Летом суточные миграции выражены более четко, вечером и ночью *D. longispina* держится в поверхностных слоях, а в светлое время ее скопления часто наблюдаются у дна (Мануйлова, 1958; Монаков, 1958; Воронина, 1959а).

Bosmina coregoni весной держится в поверхностных слоях воды, и суточные вертикальные миграции в этот период отсутствуют, летом преобладает в средних горизонтах с тенденцией к увеличению численности в слоях 5 м — дно. Суточные миграции летом выражены четко: ночью рачки держатся у поверхности, с рассветом опускаются на глубину (рис. 53). Осенью *B. coregoni* распределена сравнительно равномерно во всей толще, и суточные перемещения в этот период не наблюдаются.

Eudiaptomus gracilis и *E. graciloides* весной, летом и осенью преобладают в средних и глубинных слоях водохранилища. В темное время суток происходит миграция этих рачков в поверхностные слои, где они держатся до рассвета, а затем опускаются вглубь (Маловицкая, 1962).

Mesocyclops leuckarti с мая по октябрь распределен в дневное время сравнительно равномерно во всей толще воды с незначительным преобла-

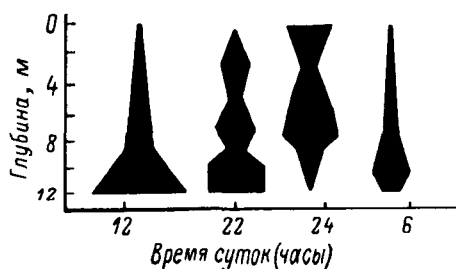


Рис. 52. Вертикальное распределение *Daphnia longispina* в 1953 г. (Мануйлова, 1958).

данием в средних и глубинных слоях, в темное время они поднимаются к поверхности (рис. 54).

Суточные вертикальные миграции хищных клadoцер (*Leptodora* и *Bythotrephes*) выражены очень хорошо. Вечером и ночью масса рачков скапливается в поверхностном слое (Мордухай-Болтовская, 1962), где происходит их интенсивное размножение (Ривьер, 1970). Утром и днем рачки держатся в средних слоях и на глубине. Таким образом, суточные вертикальные миграции свойственны всем массовым видам планктонных рако-

образных Рыбинского водохранилища. О приуроченности видов планктонных животных к определенному району водохранилища можно говорить только в отношении *Daphnia cucullata*, свойственной Волжскому плесу, и *Holopedium gibberum*, встречающемуся главным образом в шекснинских водах (табл. 116).

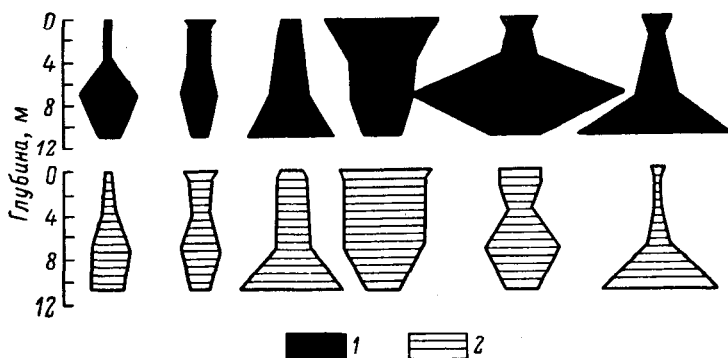


Рис. 53. Вертикальное распределение *Bosmina coregoni* в 1965 г. (Семенова, 1971).

1 — взрослые особи; 2 — молодь.

В весенний период различие между водными массами проявляется в характере их планктона в целом: в Главном плесе он представлен веслоногими, в остальных — ветвистоусыми (рис. 47). В некоторые годы, особенно весной, планктон моложских вод бывает богаче, чем в прочих. Это объясняется значительно более ранним наступлением здесь гидрологической весны, сопровождающимся прогревом дна водоема (Бакастов, 1968) и, как следствие этого, появлением теплолюбивых форм планктона. Однако анализ наблюдений не выявил достоверных различий между участками водохранилища по биомассе планктона за вегетационный период (табл. 117).

Сезонная динамика. Зимой численность и биомасса зоопланктона в Рыбинском водохранилище низка и составляет по всему водоему в среднем около 0.040 г/м^3 (Мордухай-Болтовской и Монаков, 1963). В планктоне в этот период доминируют холодолюбивые циклопы рода *Cyclops*, но встречаются и некоторые коловратки, кладоцеры (*Daphnia longispina*,

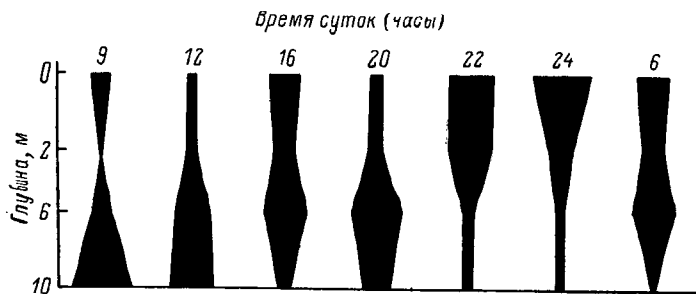


Рис. 54. Вертикальное распределение *Mesocyclops leuckarti* в 1956 г.

Bosmina coregoni) и диаптомиды. Высокая численность планктонных рачков наблюдается изредка лишь на бывших руслах рек. В таких участках биомасса планктона может иногда достигать 1.5 г/м^3 . Однако на большей части акватории водоема (площадь бывших русел в водохранилище составляет 5% от общей) она редко превышает 0.020 г/м^3 (Мордухай-Болтовской и Монаков, 1963).

Т а б л и ц а 116

Частота встречаемости и средняя за вегетационный период численность *Daphnia cucullata* в речных плесах

Основные показатели	1957 г.			1961 г.			1963 г.			1966 г.		
	Волжский	Шекснинский	Моложский	Волжский	Шекснинский	Моложский	Волжский	Шекснинский	Моложский	Волжский	Шекснинский	Моложский
Число наблюдений	10	6	9	11	10	10	12	11	12	12	12	12
Встречаемость, % от общего числа	50	50	30	63	20	40	66	18	25	66	33	33
Средняя численность, экз./м³	800	5	4	2000	5	90	1300	190	150	1000	30	190

Весной, летом и осенью состав планктона обогащается, а биомасса возрастает в десятки раз. Характер сезонной динамики зоопланктона определяется изменениями, происходящими в жизни его массовых видов. Из приводимых в качестве примера четырех лет — 1957, 1961, 1963 и 1966 — первые два года по уровенному режиму были близки к НПУ, 1963 год был маловодным, а 1966-й, напротив, одним из самых полноводных.

Численность коловраток *Keratella quadrata* и *K. cochlearis* заметно возрастает в мае, а в конце этого месяца или в самых первых числах июня их биомасса достигает максимальной величины (рис. 55). К середине лета она снижается и остается очень низкой в течение всего последующего вре-

Численность зоопланктона (тыс. экз.) в Главном плесе (средняя за вегетационный период с мая по октябрь)

Номер станции	1956 г.		1957 г.		1958 г.		1959 г.		1960 г.		1961 г.		1962 г.	
	в 1 м³	под 1 м²	в 1 м³	под 1 м²	в 1 м³	под 1 м²	в 1 м³	под 1 м²	в 1 м³	под 1 м²	в 1 м³	под 1 м²	в 1 м³	под 1 м²
1	47	597	37	490	98	1361	87	1184	111	1450	91	1446	56	877
2	25	428	28	401	67	965	57	858	91	1367	74	1150	55	918
5	—	—	60	625	156	1488	145	1349	124	936	131	1045	118	833
6	71	732	51	529	175	1775	78	846	183	1842	141	1500	120	1340
7	226	1863	79	585	220	1811	131	1084	169	1235	118	994	101	842
9	92	742	115	1060	120	1120	88	873	197	1602	117	1203	73	685
Средняя	92±35	872±254	62±13	615±94	139±23	1193±275	98±14	1032±85	146±17	1405±127	112±10	1223±85	87±12	910±86

Номер станции	1963 г.		1964 г.		1965 г.		1966 г.		1967 г.		Средняя за 12 лет					
											в 1 м³			под 1 м²		
	в 1 м³	под 1 м²	в 1 м³	под 1 м²	в 1 м³	под 1 м²	в 1 м³	под 1 м²	в 1 м³	под 1 м²	M ± m	S	t	M ± m	S	t
1	46	600	75	1052	28	400	16	217	48	759	61±8	30.0	7.1	811±140	485.8	5.7
2	88	1196	154	2230	77	1209	34	503	42	661	66±10	35.6	6.4	990±146	506.9	6.7
5	80	635	112	867	86	806	49	469	55	640	101±11	37.3	9.0	881±94	312.9	9.3
6	132	1035	169	1813	111	1308	57	581	71	652	113±13	47.4	8.2	1160±143	497.1	8.0
7	68	657	129	1018	43	407	30	256	47	4444	113±18	65.6	5.9	933±149	517.0	6.2
9	147	1333	138	1104	46	414	49	462	43	391	102±13	46.3	7.6	915±111	386.5	8.2
Средняя	93±16	909±94	129±13	1347±222	65±13	757±171	39±6	415±59	51±4	4745±96	92±9	23.1	9.8	929±94	326.4	9.8

мени. Поздней осенью и зимой эти коловратки встречаются в незначительном количестве. В 1957 и 1966 гг. их численность была очень низкой. *Kellicottia longispina* весной практически отсутствует. В июне ее численность резко возрастает, и вследствие этого в середине месяца биомасса *Kellicottia* достигает максимума (40—50 мг/м³). В июле ее численность заметно снижается, а в начале августа происходит вторичное нарастание, сопровождающееся увеличением биомассы. Этот второй пик в 1961 и 1963 гг. был близок по абсолютным значениям к июньскому, а в 1966 г. оказался значительно меньшим. В остальные годы численность *Kellicottia* была

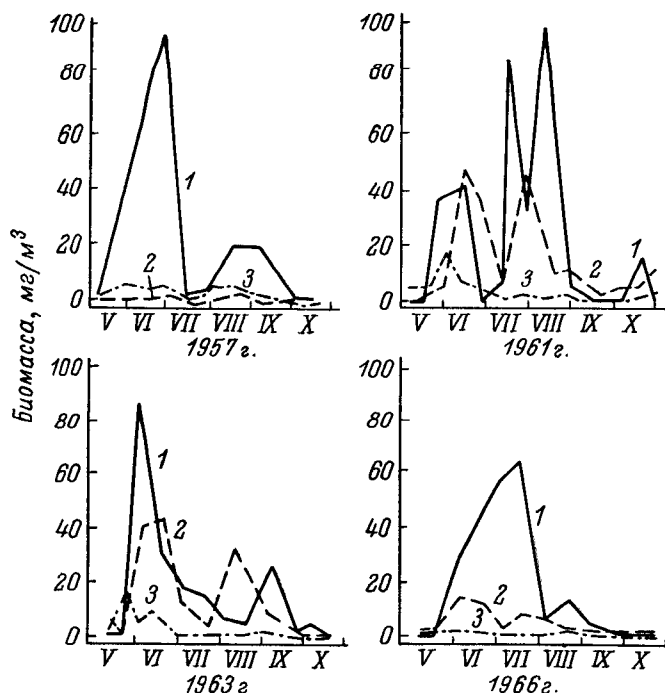


Рис. 55. Биомасса *Rotatoria* (средняя по 6 станциям).
1 — *Asplanchna priodonta* и *A. herricki*; 2 — *Kellicottia longispina*;
3 — *Keratella quadrata* и *K. cochlearis*.

очень низкой. *Asplanchna priodonta* и *A. herricki* в начале мая встречаются редко, в июне их численность достигает максимума. В 1957, 1961 и 1963 гг. биомасса этих хищников начинала снижаться с конца июня—начала июля. Лишь в 1966 г. она стала падать в конце июля. В августе-сентябре намечается вторичный подъем биомассы коловраток. Исключение составляет 1966 год, когда в августе биомасса *Asplanchna* снизилась почти в 5 раз (рис. 55). Сезонная динамика *Asplanchna* в прибрежье водохранилища не отличается существенно от наблюдающейся в открытых частях (Мордухай-Болтовская, 1965б) и связана с характером их питания. Пищей *Asplanchna* служат многие коловратки, ветвистоусые и личиночные стадии веслоногих, в массе развивающиеся в теплый период (Трибуш, 1960; Сорокин и Мордухай-Болтовская, 1962).

Численность колониальных коловраток *Conochilus unicornis* нарастает в июне, хотя отдельные особи встречаются в мае. В июне наблюдается первый максимум биомассы, достигающей в отдельные годы 0.2 г/м³. Затем следует ее падение, после чего в конце июля—начале августа биомасса вновь возрастает (рис. 56). Второй подъем (до 0.2—0.3 г/м³) наиболее

четко был выражен в 1957, 1961 и 1963 гг. В 1966 г. он был ниже первого максимума. *Synchaeta* sp. sp. — весенне-летние коловратки, период максимального размножения которых в Рыбинском водохранилище совпадает с цветением диатомовых. Ежегодно в конце мая — начале июня имеет место первый подъем их биомассы. Как правило, начиная с середины июня, роль

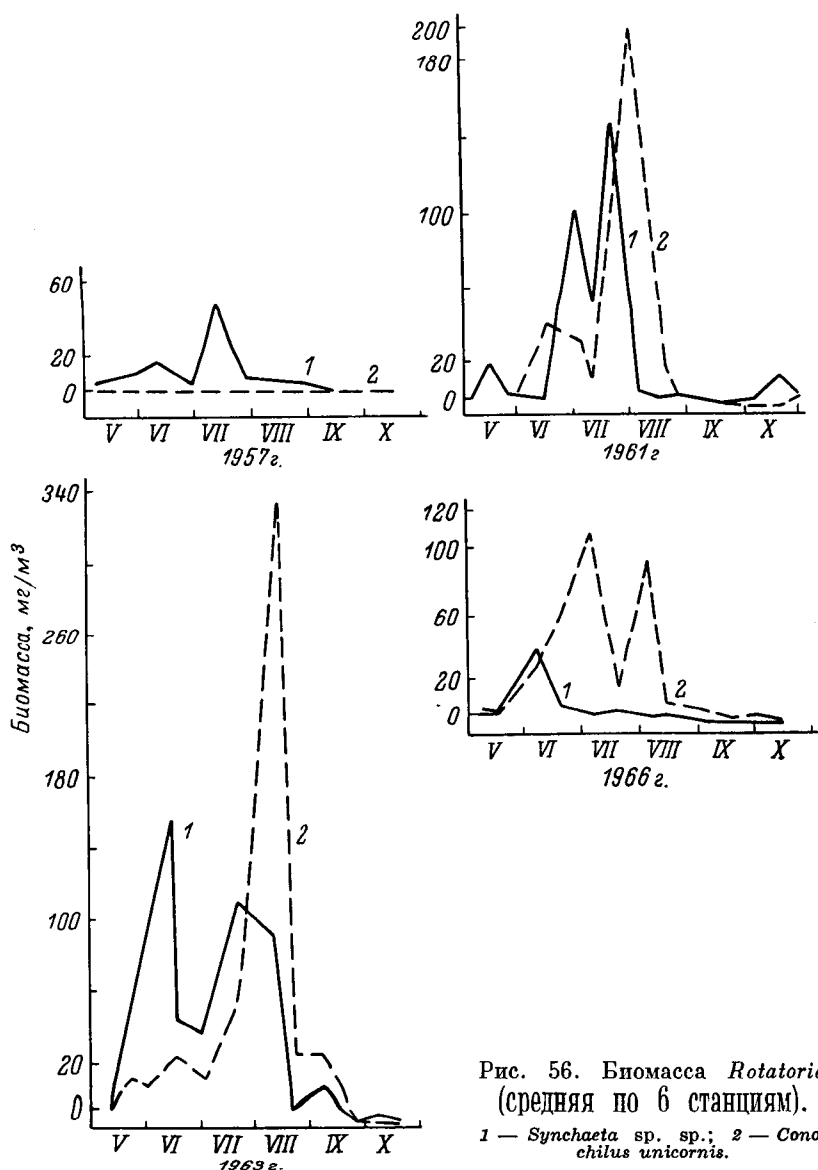


Рис. 56. Биомасса *Rotatoria* (средняя по 6 станциям).

1 — *Synchaeta* sp. sp.; 2 — *Conochilus unicornis*.

этих коловраток в планктоне становится менее ощутимой. В июле их численность снова возрастает, и обычно (исключение составляет 1966 год) в этом месяце наблюдается второй пик биомассы (рис. 56).

Ветвистоусые в Рыбинском водохранилище составляют основную биомассу в летний, а иногда и в зимний период. Сезонная динамика трех массовых видов характеризуется рядом особенностей.

Daphnia longispina весной, обычно до середины мая, в планктоне отсутствует. С постепенным прогреванием водоема до 15—20° она начинает

встречаться в сборах и ее численность заметно растет. Однако прямой связи между температурой и численностью рачков не наблюдается, поскольку этот эвритермный вид способен к партеногенетическому размножению в течение круглого года. Иногда численность дафний подо льдом бывает значительно выше, чем летом, и в отдельных участках достигает 9000 экз./м³ (Мануйлова, 1955). Однако такие скопления рачков встречаются редко и локализованы обычно в зоне максимальной активности хемосинтеза, где развивается богатая автотрофная микрофлора (Сорокин, 1957).

В водохранилище пищу *D. longispina* составляют главным образом бактерии (Мануйлова, 1955; Мордухай-Болтовской, 1963; Луферова и Монаков, 1966), численность которых, по данным С. И. Кузнецова (1959а), колеблется

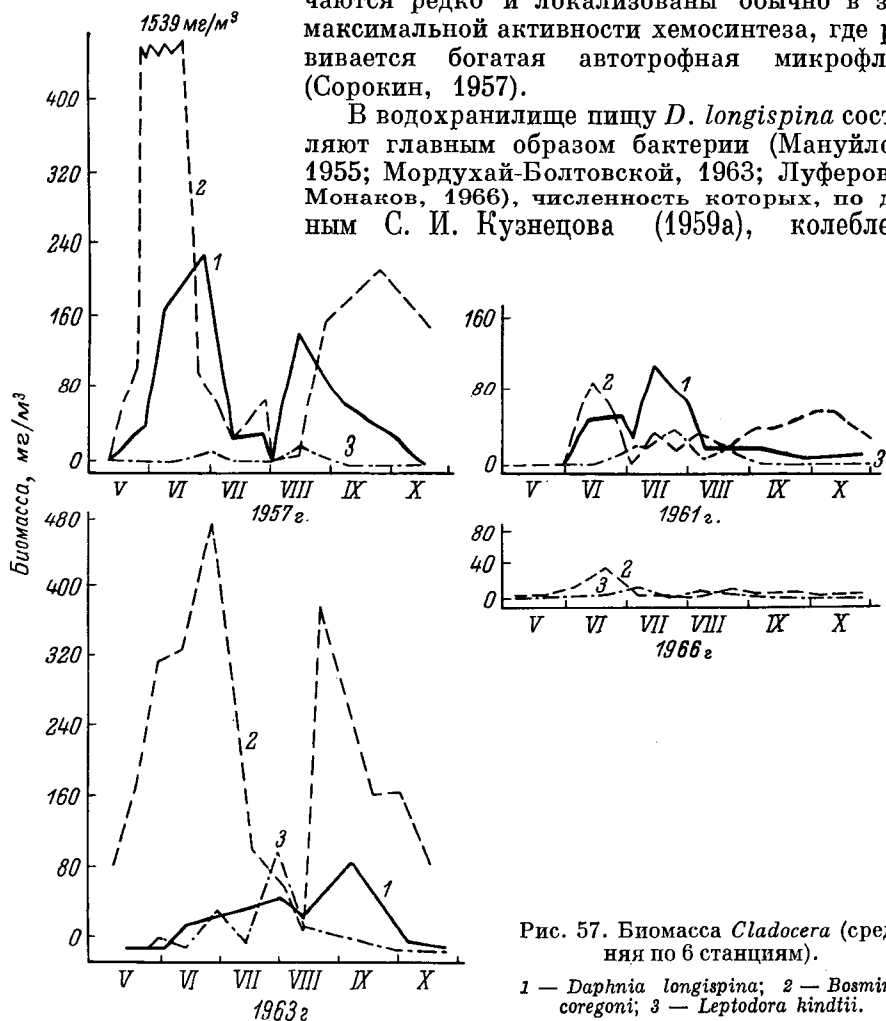


Рис. 57. Биомасса *Cladocera* (средняя по 6 станциям).

1 — *Daphnia longispina*; 2 — *Bosmina coregoni*; 3 — *Leptodora kindtii*.

в вегетационный период отдельных лет от 1 до 2 млн кл./мл. Такие концентрации близки к оптимальным для питания дафний, полученным в эксперименте (Монаков и Сорокин, 1964). Зимой численность бактерий в отдельные годы также бывает достаточно высокой (Кузнецов, 1959а). Тем не менее массовое появление дафний в водоеме наблюдается только весной. Это объясняется тем, что развитие покоящихся яиц, отложенных осенью, наступает после весеннего прогревания (Мануйлова, 1958). Вообще максимальная численность эвритермных видов, населяющих водоемы умеренных широт, как правило, наблюдается летом, так как процессы роста и развития при высоких температурах идут быстрее. Таким образом, вышедшее из эфиппиев молодое поколение попадает в благоприятные температурные и пищевые условия и дает первую вспышку

численности и биомассы. В разных участках неравномерно прогревающегося водохранилища этот процесс идет с разной интенсивностью (Мордухай-Болтовской и Монаков, 1963).

В 1957 г. биомасса *D. longispina* достигла максимальной величины в конце июня. Затем следовало довольно резкое ее падение, продолжавшееся до конца августа, когда биомасса вновь возросла. В сентябре-октябре численность и биомасса были низки. В 1961 г. в течение июня биомасса рачка держалась примерно на одном низком уровне (около 0.040 г/м³). После незначительного снижения в первых числах июля биомасса снова возросла (рис. 57). Ее увеличение совпало с заметным потеплением воды (рис. 58) и высокой численностью бактерий (рис. 59).

Е. Ф. Мануйлова (1958) пришла к выводу, что обычно падение биомассы дафний, вызванное ухудшением условий питания, совпадает с периодом

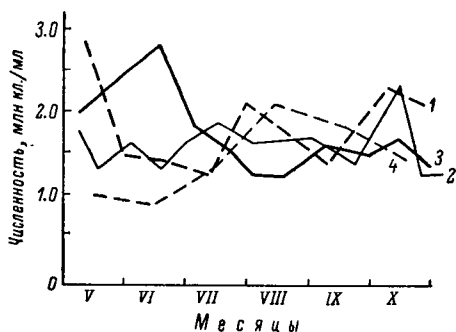


Рис. 58. Температура воды Главного плеса в 1957 (1), 1961 (2), 1963 (3) и 1966 гг. (4).

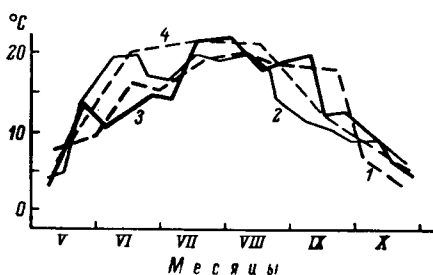


Рис. 59. Численность бактерий в воде Главного плеса (средняя по 6 станциям) в 1957 (1), 1961 (2), 1963 (3) и 1966 гг. (4).

ее двуполого размножения. Возможно, это явление имело место и в 1961 г., когда в августе биомасса дафний снизилась (рис. 57) и одновременно упала также численность бактерий (рис. 59). В сентябре 1961 г. биомасса дафний оставалась низкой. В 1963 г. численность рачков была вообще невысокой. Лишь в сентябре их биомасса несколько увеличилась (рис. 57). Высокая осенняя температура и хорошие условия питания (рис. 58, 59), видимо, благоприятствовали выходу нового поколения. Подобное явление имело место и в 1954 г., когда при благоприятных условиях в осенний период из эфипшиев, отложенных в июне—июле, вышло новое поколение дафний (Мануйлова, 1958). В 1966 г., самом многоводном, численность *D. longispina* была исключительно низкой во все месяцы, вследствие чего и средняя по водоему ее биомасса практически была близка к нулю. В остальные годы сохранялась примерно такая же картина, как в 1957 и 1961 гг.

Таким образом, *D. longispina* появляется в водохранилище в массе в летний период после прогрева водоема, когда из покоящихся яиц выходит новое поколение рачков. Их максимальная численность обычно наблюдается в конце июня—июле при высоких летних температурах. Как правило, к августу численность *D. longispina* в водоеме снижается и остается низкой в течение осени. Но в годы, отличающиеся теплыми осенними месяцами, намечается вторичное увеличение численности дафний за счет выхода молодежи из эфипшиев, отложенных в середине лета.

Bosmina coregoni — вид, образующий в Рыбинском водохранилище 60% биомассы всех кладоцер (Семенова, 1968). Зимой она встречается единично. С наступлением весны, вскоре после вскрытия и последующего прогрева водоема, численность рачков заметно нарастает, и в июне (реже в июле)

их биомасса во все годы достигает максимума (рис. 57). К июлю температура воды открытой части повышается до 18—20°. Одновременно сокращается численность *B. coregoni*. Ее биомасса в период максимальной температуры (в июле—августе) во все годы держится на низком уровне. С осенним похолоданием и увеличением численности бактериального населения (в сентябре, значительно реже в октябре) *B. coregoni* дает второй пик биомассы, величина которой обычно бывает на одну треть ниже летней (Семенова, 1968). С дальнейшим похолоданием и с наступлением ледостава численность рачков падает и остается низкой в течение всей зимы. Сезонная динамика численности босмины сопоставлялась с ходом температур и с количеством бактериального корма (Мануйлова, 1954; Луферова и Монаков, 1966; Семенова, 1968). Однако имеющиеся данные недостаточны для понимания механизма этого процесса, зависящего не только от факторов внешней среды, но также от физиологических особенностей и от устойчивости жизненного цикла данного вида.

Leptodora kindtii — летняя моноциклическая форма, появляющаяся в водоеме в начале мая, после выхода из латентных яиц. Численность ее в Рыбинском водохранилище бывает высокой (до 2 тыс. экз./м³) при биомассе около 0.3 г/м³ (Мордухай-Болтовская, 1962). Обычно она нарастает по мере прогрева водоема, и почти во все годы (исключение составляют 1964-й и 1966-й) ее максимальная биомасса наблюдается в конце июля—начале августа (рис. 57). *L. kindtii* держится в планктоне до осени. В сентябре ее численность резко снижается, в октябре она встречается единично, а в ноябре исчезает совсем (Мордухай-Болтовская, 1962). Температурный оптимум для *Leptodora* лежит в пределах от 15 до 20° (Мордухай-Болтовская, 1958, 1960, 1962). Пищевой фактор вряд ли лимитирует численность рачков в водоеме, так как трудно предположить, что эти хищники, пищу которых составляют ракообразные, ощущают недостаток в корме.

Из копепод в планктоне водохранилища преобладают *Cyclops kolensis*, *C. strenuus*, *C. vicinus*, *Mesocyclops leuckarti*, *M. oithonoides*, *Eudiaptomus gracilis*, *Eu. graciloides*, *Heterocope appendiculata*, *Eurytemora lacustris* и *Eu. velox*.

Cyclops kolensis вместе с *C. strenuus* (численность которого значительно ниже) составляет основу зимнего и ранневесеннего планктона. Его массовое размножение наступает сразу же после вскрытия водоема. Об этом свидетельствует обилие в планктонных пробах науплиальных стадий и половозрелых особей. Численность последних может достигать 3.5 тыс. экз./м³. Однако довольно скоро она заметно снижается, а к середине июня встречаются только копеподитные стадии. В летний период *C. kolensis* совершенно исчезает из планктона и переселяется в придонные слои водоема. Там он держится все лето, осень и часть зимы.

Численность *Mesocyclops leuckarti* в летнем планктоне довольно высока, но при малых размерах рачка его биомасса незначительна и редко превышает 0.1 г/м³. Отдельные особи *M. leuckarti* появляются в планктоне в апреле, а иногда даже в марте. В мае после вскрытия и прогрева водоема численность циклопов нарастает быстрыми темпами за счет созревания перезимовавших копеподитов, и в конце месяца начинается интенсивное размножение циклопид (Монаков, 1959). В это время либо в начале июня наблюдается первый пик численности и биомассы за счет созревших особей первой генерации (рис. 60). Иногда он оказывается сдвинутым на середину июля, а в 1963 и 1966 гг. вообще был слабо выражен. В июле, как правило, численность циклопид снижается, возможно вследствие отмирания перезимовавших особей, давших первую летнюю генерацию. Но уже в конце месяца, а чаще всего в августе, биомасса вторично достигает максимальной величины. В это время созревает вторая летняя генерация циклопов. В 1960, 1963 и 1964 гг. вторичный подъем биомассы имел место в на-

чале сентября. Осенью численность и биомасса *M. leuckarti* начинают снижаться, и уже в октябре биомасса практически близка к нулю. В это время основная масса популяции, представленная копеподами в стадии 4—5, опускается в придонные слои и зимует в пелогене, достигая половозрелости лишь будущей весной. Районами скоплений зимующих циклопов становятся глубинные заиленные участки водохранилища, где численность копеподитов на 1 м² может достигать на отдельных станциях нескольких тысяч экземпляров (Монаков, 1959).

Первое поколение *Eudiaptomus gracilis* и *Eu. graciloides*, вышедшее из латентных и субитанных яиц перезимовавших самок, обычно достигает

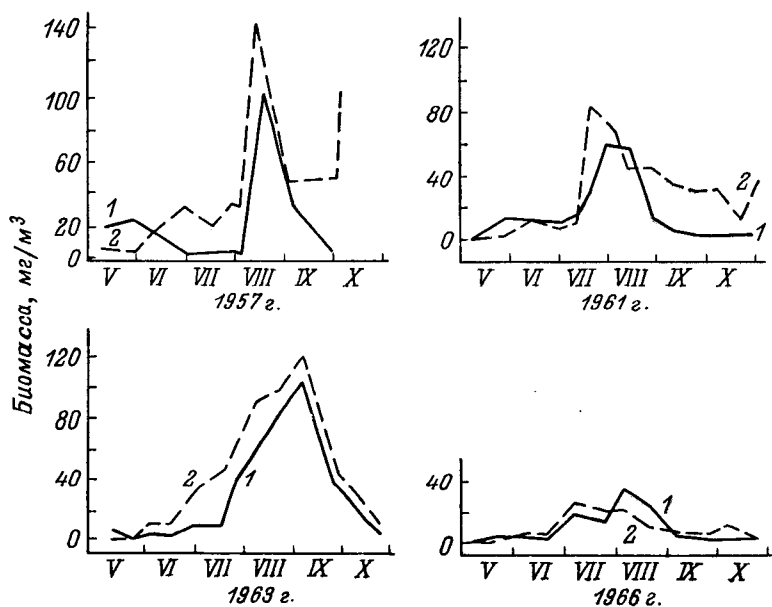


Рис. 60. Биомасса *Copepoda* (средняя по 6 станциям).

1 — *Mesocyclops leuckarti*; 2 — *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*.

половозрелости к июню—июлю. В это время наблюдается первый подъем биомассы (рис. 60), сопровождающийся интенсивным размножением рачков. В популяции преобладают молодь и самки с яйцевыми мешками. Науплии, появившиеся в это время, дают начало второй генерации, созревающей обычно в сентябре (Маловицкая, 1961, 1962). Ко времени осеннего похолодания часть ранних приплодов первой генерации рачков отмирает, а остальные откладывают латентные яйца. В этот период численность личиночных стадий резко сокращается (Маловицкая, 1961).

Сезонная динамика биомассы обоих видов в различные годы в общих чертах сходна, но иногда наблюдаются три максимума, а в 1963 г. был всего один, пришедшийся на конец августа—начало сентября. Существенную роль в сезонной динамике численности животных играет пищевой фактор. Пища диаптомид состоит из детрита и в меньшей степени — из протококковых и диатомовых водорослей (Маловицкая, 1962). Однако концентрация протококковых в водоеме ниже 10 тыс. кл./мл. и, таким образом, не обеспечивает нормального питания рачков (Маловицкая, 1961). Концентрация же диатомей близка к этой оптимальной величине лишь весной и поздней осенью. В летний период источником пищи рачков являются, очевидно, бактериопланктон и взвеси, органическая часть которых, по дан-

ным Н. А. Зиминой (1965), состоит главным образом из бактерий и бесформенного детрита.

Таким образом, для сезонной динамики численности и биомассы большинства массовых видов зоопланктона водохранилища характерны два максимума: весенне-летний и летне-осенний. Сроки массового появления разных видов часто не совпадают, поэтому при построении кривой сезонной динамики зоопланктона в целом не всегда четко выступает ее двувёршинный характер (кривые для 1959, 1960, 1963 и 1966 гг.).

Очевидно, в основе двувёршинности кривой численности и биомассы зоопланктона лежат устойчивые особенности жизненных циклов его массовых видов — обитателей разнообразных водоемов, от небольших прудов до морей.⁷ Сроки же массового появления и численность организмов во многом зависят от температуры, влияющей на продукционные процессы, и от условий питания. Последние для разных животных различны в данном водоеме, хотя сам факт существования в нем того или иного вида свидетельствует о наличии благоприятных для него условий.

Для фильтраторов (босмин и дафний) основным источником пищи во многих водоемах, в частности в Рыбинском водохранилище, являются бактерии. Обычно довольно кратковременный период максимальной биомассы ветвистоусых совпадает с высокой численностью бактериального населения (рис. 57, 59). После него следует довольно резкое падение в середине августа. Такое снижение биомассы фильтраторов сказывается на ходе кривой общей биомассы зоопланктона и в известной мере определяет ежегодную летнюю депрессию. Она обычно совпадает с высокой численностью синезеленых водорослей. В период их интенсивного цветения скорость размножения и численность бактерий падают (Гусева, 1952; Мануйлова, 1955, 1959). Это четко проявилось в 1961 и 1963 гг. (рис. 59). Таким образом, в августе ухудшаются условия питания бактериофагов, в результате чего их биомасса снижается. Этому, возможно, способствует также нарастание численности хищных клadoцер и циклопов (рис. 57, 60). В сентябре за счет поступления нового запаса органического вещества в результате взмучивания донных отложений в штормовую погоду и частичного отмирания синезеленых водорослей численность бактерий возрастает (Кузнецов, 1954). Это вызывает новую вспышку размножения ветвистоусых (Мануйлова, 1964). Второй (осенний) подъем биомассы обычно характеризуется невысокими цифрами.

Осеннее похолодание замедляет темпы развития и размножения планктонных животных. Их численность снижается к ноябрю и в течение всей зимы держится на низком уровне. Но при всем различии сроков массового появления руководящих видов планктонных животных, их численности и биомассы по годам неизменно продолжают оставаться массовыми те же виды, а величины численности и биомассы не выходят за определенные пределы. Вследствие этого биомасса зоопланктона из года в год остается достаточно стабильной (табл. 118). Некоторая связь намечается между ее показателями и высотой уровня, а следовательно, и объемом водохранилища, однако коэффициент корреляции между величиной биомассы и объемом водохранилища недостоверен.

Год	Объем, км ³	Биомасса, г/м ³	Год	Объем, км ³	Биомасса, г/м ³
1956	23.5	0.34	1962	25.9	0.40
1957	25.8	0.38	1963	19.7	0.67
1958	23.5	0.45	1964	15.7	0.71
1959	25.6	0.43	1965	22.7	0.41
1960	18.4	0.68	1966	24.0	0.12
1961	25.6	0.39	1967	21.9	0.27

⁷ Ю. И. Сорокин (1969) двувёршинный характер кривой зоопланктона связывает с периодичностью развития фитопланктона.

Биомасса зоопланктона (в г) в Главном плесе (средняя за вегетационный период с мая по октябрь)

Номер стан-ции	1956 г.		1957 г.		1958 г.		1959 г.		1960 г.		1961 г.		1962 г.		1963 г.	
	г/м³	под 1 м²	г/м³	под 1 м²	г/м³	под 1 м²	г/м³	под 1 м²	г/м³	под 1 м²	г/м³	под 1 м²	г/м³	под 1 м²	г/м³	под 1 м²
1	0.18	2.3	0.41	4.5	0.36	4.6	0.55	6.7	1.11	14.9	0.50	8.4	0.40	6.0	0.62	7.6
2	0.18	1.8	0.21	2.6	0.39	5.7	0.61	8.5	0.51	7.2	0.31	4.7	0.37	6.3	0.77	10.3
5	—	—	0.37	3.1	0.41	3.5	0.51	4.6	0.59	3.8	0.39	3.0	0.40	2.8	0.58	4.3
6	0.22	2.1	0.15	1.1	0.53	4.7	0.33	3.0	0.59	3.9	0.33	3.5	0.42	4.2	0.71	5.8
7	1.00	7.3	0.37	2.4	0.64	4.8	0.32	2.3	0.57	4.0	0.34	2.2	0.48	4.5	0.51	4.5
9	0.14	0.9	0.80	7.0	0.41	3.0	0.32	2.6	0.70	5.1	0.48	4.4	0.35	3.2	0.84	6.6
Сред-няя	0.34 ± 0.05	2.8 ± 1.1	0.38 ± 0.09	3.4 ± 0.8	0.45 ± 0.04	4.3 ± 0.4	0.43 ± 0.05	4.6 ± 1.0	0.68 ± 0.08	6.4 ± 1.7	0.39 ± 0.03	4.3 ± 0.9	0.4 ± 0.01	4.5 ± 0.6	0.67 ± 0.05	6.5 ± 0.9

Номер станции	1964 г.		1965 г.		1966 г.		1967 г.		Средняя за 12 лет					
									г/м³			под 1 м²		
	г/м³	под 1 м²	г/м³	под 1 м²	г/м³	под 1 м²	г/м³	под 1 м²	$M \pm m$	S	t	$M \pm m$	S	t
1	0.70	9.0	0.17	2.4	0.07	0.9	0.31	3.8	0.44 ± 0.08	0.28	5.5	5.9 ± 1.0	3.7	5.4
2	0.97	13.4	0.50	7.5	0.13	1.8	0.47	7.1	0.45 ± 0.07	0.25	6.3	6.4 ± 0.9	3.4	6.4
5	0.72	4.8	0.43	3.7	0.15	1.4	0.25	2.2	0.43 ± 0.04	0.15	9.0	3.4 ± 0.3	1.0	10.9
6	0.54	5.1	0.88	4.8	0.14	1.3	0.18	1.9	0.41 ± 0.06	0.23	6.1	3.4 ± 0.4	1.5	7.6
7	0.62	5.4	0.33	3.2	0.09	0.8	0.24	2.4	0.45 ± 0.06	0.23	6.7	3.6 ± 0.5	1.7	7.1
9	0.72	5.6	0.16	1.3	0.14	1.1	0.19	1.6	0.43 ± 0.07	0.26	5.6	3.5 ± 0.6	2.1	5.6
Сред-няя	0.71 ± 0.05	7.2 ± 1.3	0.41 ± 0.10	3.8 ± 0.9	0.12 ± 0.01	1.2 ± 0.14	0.27 ± 0.04	3.1 ± 0.8	0.43 ± 0.006	0.01	7.02	4.3 ± 0.4	1.7	8.8

Определенная ежегодная стабильность величин биомассы зоопланктона сказывается и на его продукции. Об этом свидетельствуют расчеты, выполненные Т. М. Владимировой (1970 г.) по формулам Э. А. Шушкиной (1966). Приводимые в табл. 119 значения следует рассматривать как предварительные, дающие лишь общее представление о продукции планктонного сообщества водохранилища (см. также главу «Биологическая продуктивность»).

Таблица 119

ЗООБЕНТОС

Сведения о донной фауне Рыбинского водохранилища в первые 6—8 лет его существования содержатся в работах Д. А. Ласточкина (1947), Г. Г. Винберга (1950), И. Ф. Овчинникова (1950), Ц. И. Иоффе (1954), Н. Ю. Соколовой (1957) и В. Ф. Фенюк (1960). Эти авторы изучали зообентос речных плесов водохранилища и его осушной зоны. В открытых участках небольшие обследования производили И. Ф. Овчинников (1950) и Ц. И. Иоффе (1954). Начало детального систематического изучения бентоса датируется 1956 годом (Мордухай-Болтовской, 1955а; Поддубная, 1958; Митропольский, 1963; Митропольский и Луфиров, 1966). Материал собирается весной и осенью почти ежегодно на 60—92 стандартных станциях дночерпателем Экмана—Берджа с площадью захвата $1/_{25} \text{ м}^2$. На очень плотных грунтах (задернованные почвы) применяется дночерпатель Петерсена ($1/_{40} \text{ м}^2$),

Производство (г/м^3) и Р/В коэффициенты зоопланктона водохранилища с 1956 по 1967 г. за 6 месяцев вегетационного периода (с мая по октябрь)

Год	Мирный зоопланктон									
	Rotatoria					Cladocera				
	Cyclopoida					Cladocera				
	Р	В	Р/В *	Р	Р/В	Р	В	Р/В	Р	Р/В
1956	2.40	0.04	60	3.72	0.44	0.35	0.01	35.0	0.44	7.3
1957	3.00	0.05	60	5.13	0.19	0.53	0.02	26.5	0.55	7.8
1958	13.80	0.23	60	2.49	0.04	0.78	0.02	39.0	0.39	6.5
1959	10.80	0.18	60	4.53	0.16	0.79	0.03	29.5	0.46	7.6
1960	8.40	0.14	60	8.15	0.31	1.51	0.05	30.2	1.58	11.2
1961	8.40	0.14	60	2.66	0.09	0.26	0.01	26.0	0.71	7.8
1962	5.40	0.09	60	4.18	0.15	0.30	0.01	30.0	0.73	9.1
1963	7.80	0.13	60	7.47	0.28	1.92	0.07	27.4	1.57	9.8
1964	10.20	0.17	60	6.59	0.24	1.52	0.04	38.0	1.16	9.0
1965	5.40	0.09	60	3.99	0.15	0.96	0.03	32.0	0.83	9.2
1966	4.20	0.07	60	0.34	0.01	0.16	0.005	32.0	0.15	5.0
1967	4.80	0.08	60	2.50	0.09	0.54	0.02	27.0	0.49	8.1

* Среднемесячный Р/В коэффициент коловраток для летних месяцев (июнь—август) по данным Г. А. Галковской (1963, 1965).

а в последние годы утяжеленный и усовершенствованный дночерпатель Экмана—Берджа ($1/_{25}$ м²). Многократно в течение навигационного сезона обследуется контрольная станция, расположенная в Волжском плесе (разрез Борок—Коприно). Пробы промываются через сито из шелкового газа №№ 15, 17 и 23.

Известно, что методика сбора проб донной фауны дночерпателями не совершенна (Мордухай-Болтовской и Поддубная, 1958). Даже при наиболее благоприятных условиях пробы, взятые одновременно или одна за другой в одном месте, вследствие пятнистого распределения животных в пределах биотопа могут различаться по количеству животных в 2—3 раза. Различные результаты получаются и при обработке проб, взятых дночерпателями разных типов и разобранных разными способами (Мордухай-Болтовской, 1961). При изучении бентоса водохранилища на каждой станции отбиралось 4—5 проб, в которых численность животных варьировала довольно сильно. Однако после осреднения величин смежных проб каждой станции и при большой повторяемости сборов общая тенденция динамики численности и биомассы выявляется достаточно четко.

Состав донной фауны. Макробентос водохранилища за пределами прибрежной зоны, ограниченной изобатой 2—3 м, представлен главным образом олигохетами, личинками хирономид и моллюсками. Из олигохет здесь встречаются 18 видов семейства *Tubificidae*, 3 вида *Lumbriculidae* и 1 вид *Naididae* (*Stylaria lacustris*). Хирономиды представлены 29 видами, преимущественно видами подсемейств *Chironominae* (22 вида) и очень немногими другими (*Tanytarsinae* — 1, *Orthocladinae* — 2, *Tanypodinae* — 4). В более ранних работах для открытой части водохранилища и речных плесов указывалось только 15—16 видов хирономид (Мордухай-Болтовской, 1955а; Поддубная, 1958). Увеличение их списка объясняется более детальным изучением фауны хирономид и включением в ее состав форм, не определявшихся ранее до вида (Шилова, 1961, 1963, 1965). Из моллюсков преобладают двустворчатые из семейств *Sphaeriidae* (17 видов), *Unionidae* (5 видов), *Dreissenidae* (1 вид) и *Prosobranchia* (5 видов).

Кроме этих основных групп, в бентосных пробах обнаружены 4 вида пиявок, а из ракообразных — водяной ослик (*Asellus aquaticus* L.). Общее число видов донной макрофауны водохранилища 84. Однако основную биомассу бентоса образуют 5 массовых видов хирономид: *Chironomus plumosus*, *Cryptochironomus psittacinus*, *Procladius choreus*, *P. nigriventris*, *Stictochironomus crassiforceps*, 5 видов олигохет: *Isochaetides newaensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Euliyodrilus hammoniensis*, *Eu. moldaviensis*, *Psammoryctides barbatus* и 3 вида моллюсков: *Pisidium amnicum*, *P. henslowianum*, *P. casertanum*. Остальные виды животных немногочисленны, и доля их в общей биомассе бентоса незначительна.

Состав фауны и соотношение видов донных животных в значительной степени определяются характером грунта, поэтому целесообразно рассмотреть их по отдельным биотопам.

Торфянистые илы заселены группировкой беспозвоночных, получившей название мотылевого биоценоза (Мордухай-Болтовской, 1955а). Мотыли составляют в нем почти 90% биомассы всех хирономид и 30—64% общей биомассы бентоса (табл. 120). Кроме мотылей, на торфянистых илах часто и иногда в высокой численности встречаются хищные личинки хирономид: *Procladius choreus*, *P. nigriventris* и *Cryptochironomus suplicans*, а также *Stictochironomus crassiforceps*. Редок и менее обилен (особенно в последние годы) *Glyptotendipes paripes*.

Основу группы олигохет составляют тубифициды рода *Limnodrilus*, из которых наибольшую численность и биомассу имеет *L. hoffmeisteri*. Другие постоянные тубифициды этого биоценоза: *L. udekemianus*, *L. clapparedanus*, *Isochaetides newaensis*, *Psammoryctides albicola*, *Peloscolex ferox*,

Средняя биомасса (г/м²) и встречаемость (%) компонентов бентоса на торфянистых илах

Компоненты	Май 1953 г.		Май 1955 г.		Май 1961 г.		Май 1968 г.	
	биомасса	встречаемость	биомасса	встречаемость	биомасса	встречаемость	биомасса	встречаемость
<i>Chironomus</i>	3.4	58	1.4	54	1.5	50	0.4	25
<i>Procladius</i>	0.2	94	0.2	85	0.2	40	0.1	50
<i>Cryptochironomus</i>	0.1	38	0	0	0	0	0	0
Другие хирономиды	0	0	0.1	20	0	0	0	0
Всего хирономид	3.7		1.7		1.7		0.5	
<i>Isochaetides newaensis</i>	0.6	25	0.2	12	0	0	0.4	33
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	0.4	88	0.2	51	0.1	50	0.1	54
Другие тубифициды	0	0	0.1	61	0	0	0.1	50
<i>Lumbriculidae</i>	0.2	31	0.1	12	0.4	70	0.1	30
Всего олигохет	1.2		0.6		0.5		0.7	
<i>Sphaeriidae</i>	0	0	0	0	1	15	0.4	20
Прочие формы	0.6	0	0.2	20	0.05	10	0.1	12
Всего	5.5		2.5		2.3		1.7	

Euliyodrilus hammoniensis. Из лямбрикулид встречаются *Stylodrilus heringianus*, *Lumbriculus variegatus*, а *Rhynchelmis limosella* отсутствует.

Моллюсков на торфянистых илах 3 вида: *Pisidium casertanum*, *P. supinum*, *P. henslowanum*. Здесь отсутствуют или очень редки многие пелофилы, характерные для илистых грунтов пресных вод. В процессе формирования ложа водохранилища состав фауны на торфянистых илах почти не изменился, но значительно уменьшилась численность личинок хирономид и стало больше олигохет, которые по биомассе занимают теперь первое место.

Задернованные почвы по составу фауны очень близки к торфянистым илам (табл. 121). Однако соотношение видов здесь иное: чаще и в большем количестве встречаются обитатели плотных субстратов: лямбрикулиды (*Lumbriculus variegatus*, *Stylodrilus heringianus*, *Rhynchelmis limosella*), пиявки (*Helobdella stagnalis*, *Herpobdella*) и некоторые моллюски. В процессе разрушения дернового покрова почв и появления на них песчанистого наилка в большем количестве стали встречаться олигохеты *Pelosclex ferox*, *Psammoryctides barbatus* и пелофил *Limnodrilus hoffmeisteri*, реже *Isochaetides newaensis*. Из хирономид чаще всего наблюдаются личинки *Procladius choreus*, *P. nigriventris*, *Stictochironomus crassiforceps* и *Chironomus plumosus*.

Резко сократились численность *Glyptotendipes paripes* и его встречаемость, которая раньше составляла на этом биотопе 50%. Из моллюсков в настоящее время встречаются *Pisidium henslowanum*, *P. casertanum*, иногда *Sphaerium scaldianum*. Совершенно выпал из состава фауны затопленных почв *Asellus aquaticus*.

Пески. Постоянной группировки организмов здесь не образуется, и соотношение видов в разные годы различно. В общем население скудное (табл. 122). Наиболее распространены хирономиды *Procladius choreus*, *P. nigriventris*, *Stictochironomus crassiforceps* и тубифициды *Psammoryctides barbatus*, *Pelosclex ferox*, реже встречается *Isochaetides newaensis*. Численность и биомасса тубифицид в настоящее время выше, чем были прежде.

Средняя биомасса (г/м²) и встречаемость (%) компонентов бентоса на задернованных почвах

Компоненты	Май 1953 г.		Май 1955 г.		Май 1961 г.		Май 1968 г.	
	биомасса	встречае- мость	биомасса	встречае- мость	биомасса	встречае- мость	биомасса	встречае- мость
<i>Chironomus</i>	0.1	15	0.03	4	0.04	13	0	0
<i>Procladius</i>	0.1	63	0.01	43	—	—	0.25	36
<i>Cryptochironomus</i>	0.01	26	0.01	4	0.04	—	0.01	18
Другие хирономиды	0.1	—	0.01	15	—	—	0	0
Всего хирономид	0.3	—	0.06	—	0.08	—	0.26	—
<i>Isochaetides newaensis</i>	0	0	0	0	0.19	15	0.06	18
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	—	—	0.01	—	0.32	60	0.04	36
Другие тубифициды	0.2	63	0.11	40	—	—	0.36	70
<i>Lumbriculidae</i>	0.1	33	0.04	50	0.07	60	0.17	50
Всего олигохет	0.3	—	0.16	—	0.58	—	0.63	—
<i>Sphaeriidae</i>	0.1	30	0.04	52	0.05	30	0.13	89
Прочие формы	0.4	—	0.05	—	0.26	—	0	0
Всего	1.11	—	0.31	—	0.17	—	1.02	—

Затопленные почвы и пески — основные по площади биотопы открытых участков водохранилища, и бедность их фауны определяет бедность донного населения водоема в целом.

Т а б л и ц а 122

Средняя биомасса (г/м²) и встречаемость (%) компонентов бентоса на песках

Компоненты	Май 1953 г.		Май 1955 г.		Май 1961 г.		Май 1968 г.	
	биомасса	встречае- мость	биомасса	встречае- мость	биомасса	встречае- мость	биомасса	встречае- мость
<i>Chironomus</i>	0.02	33	0.01	12	0	0	0	0
<i>Procladius</i>	0.01	33	0.05	37	0	0	0.01	25
Другие хирономиды	0	0	0.14	—	0.01	—	0	0
Всего хирономид	0.03	—	0.2	—	0.01	—	0.01	—
<i>Tubificidae</i>	0.11	36	0.04	37	0.12	50	0.29	100
<i>Lumbriculidae</i>	0.01	27	0.09	20	0.01	18	0.33	72
Всего олигохет	0.12	—	0.13	—	0.14	—	0.62	—
<i>Sphaeriidae</i>	0	0	0.04	—	0	0	0	—
Прочие формы	0.05	—	0.16	—	0	0	0.04	—
Всего	0.20	—	0.53	—	0.15	—	0.67	—

С е р ы е и л ы залегают по бывшим руслам рек и котловинам затопленных озер и отличаются в отношении бентоса от торфянистых главным образом составом хирономид и присутствием крупных моллюсков — унioniда (*Anodonta*). Мотылевый биоценоз здесь значительно богаче как по видовому составу, так и по обилию животных (табл. 123). Кроме *Chironomus plumosus*, *Procladius choreus*, *P. nigriventris* и *Cryptochironomus psittacinus*,

Средняя биомасса (г/м²) и встречаемость (%) компонентов бентоса на серых илах речных плесов

Компоненты	Май 1953 г.		Май 1955 г.		Май 1961 г.		Май 1968 г.	
	биомасса	встречае- мость	биомасса	встречае- мость	биомасса	встречае- мость	биомасса	встречае- мость
<i>Chironomus</i>	7.1	100	5.7	68	8.4	70	4.5	57
<i>Procladius</i>	0.5	100	0.1	91	0	0	0.2	61
<i>Cryptochironomus</i>	0.3	89	0.1	90	0.6	85	0	0
Другие хирономиды	0.1	11	0.1	—	0	—	0	0
Всего хирономид	8.0	—	6.0	—	9.0	—	4.7	—
<i>Isochaetides newaensis</i>	0.5	22	0.3	38	1.1	70	4.5	65
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>			0.5	41	1.8	45	0.1	50
Другие тубифициды и ювениль- ные формы	0.8	100	0.2	57	—	—	0.6	5
<i>Lumbriculidae</i>	0	0	0	0	0	0	0.1	30
Всего олигохет	1.3	—	1.0	—	3.0	—	5.3	—
<i>Sphaeriidae</i>	0.3	77	0.4	—	1.0	60	0.7	23
Прочие формы	0	0	0	0	0	0	0	—
Всего	9.7	—	7.4	—	13.0	—	10.7	—

составляющих ядро биоценоза, здесь встречаются *Cryptochironomus ussou-riensis*, *C. redekei*, *Glyptotendipes gripekoveni*, *Lipiniella arenicola*.

Олигохеты представлены тубифицидным комплексом во главе с *Isochaetides newaensis*. В этот комплекс входит еще 8 других видов, среди которых наиболее обильны *Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. udekemianus* и *Euillyodrilus hammoniensis*. В последние годы на серых илах увеличилась численность и встречаемость *Eu. moldaviensis* и *Psammoryctides barbatus*. Сфебриды на серых илах представлены теми же видами *Pisidium*, что и в других биотопах, но часто встречаются здесь еще *Sphaerium solidum* и *S. scaldianum*.

Переходные илы занимают промежуточное положение между торфянистыми и серыми. Фауна на них богаче, чем на торфянистых илах, но беднее, чем на серых.

Распределение бентоса. Общие закономерности распределения донной фауны водохранилища выявились уже после первых съемок в 1952—1953 гг. (Мордухай-Болтовской, 1955а). Тогда были обнаружены неравномерность распределения организмов, крайняя бедность видового состава на основной площади водоема за пределами побережья и локализация массовых форм в предустьевых участках речных плесов (рис. 61). Такой характер распределения донной фауны в целом сохранился до настоящего времени, несмотря на ряд существенных изменений в грунтовых комплексах (Курдин и Зиминова, 1968б). Как и раньше, биомасса от 5 до 10 г/м² и выше встречается лишь в речных плесах на серых и песчанистых серых илах. В районах, прилегающих к речным плесам, на илах переходного типа и торфянистых она, как и прежде, не больше 1—5 г/м². На большей части площади дна Главного плеса, как и 17 лет тому назад, биомасса бентоса не превышает 1 г/м². Несколько увеличилась по сравнению с 1952—1953 гг. площадь участков, на которых биомасса бентоса выше 10 г/м² (на бывшем русле Мологи вдоль западного побережья водохранилища).

Преобладающей группой в донной фауне водоема являются хирономиды. На основании материалов бентосных съемок 1952—1953 гг. была установ-

лена следующая закономерность распределения их в водоеме (Мордухай-Болтовской, 1955а). С удалением от берегов уменьшались число видов и количество особей в скоплениях. На удаленных от берегов задернованных и торфянистых илах Главного плеса хирономиды отсутствовали полностью или единично встречались личинки только родов *Chironomus*, *Procladius* и

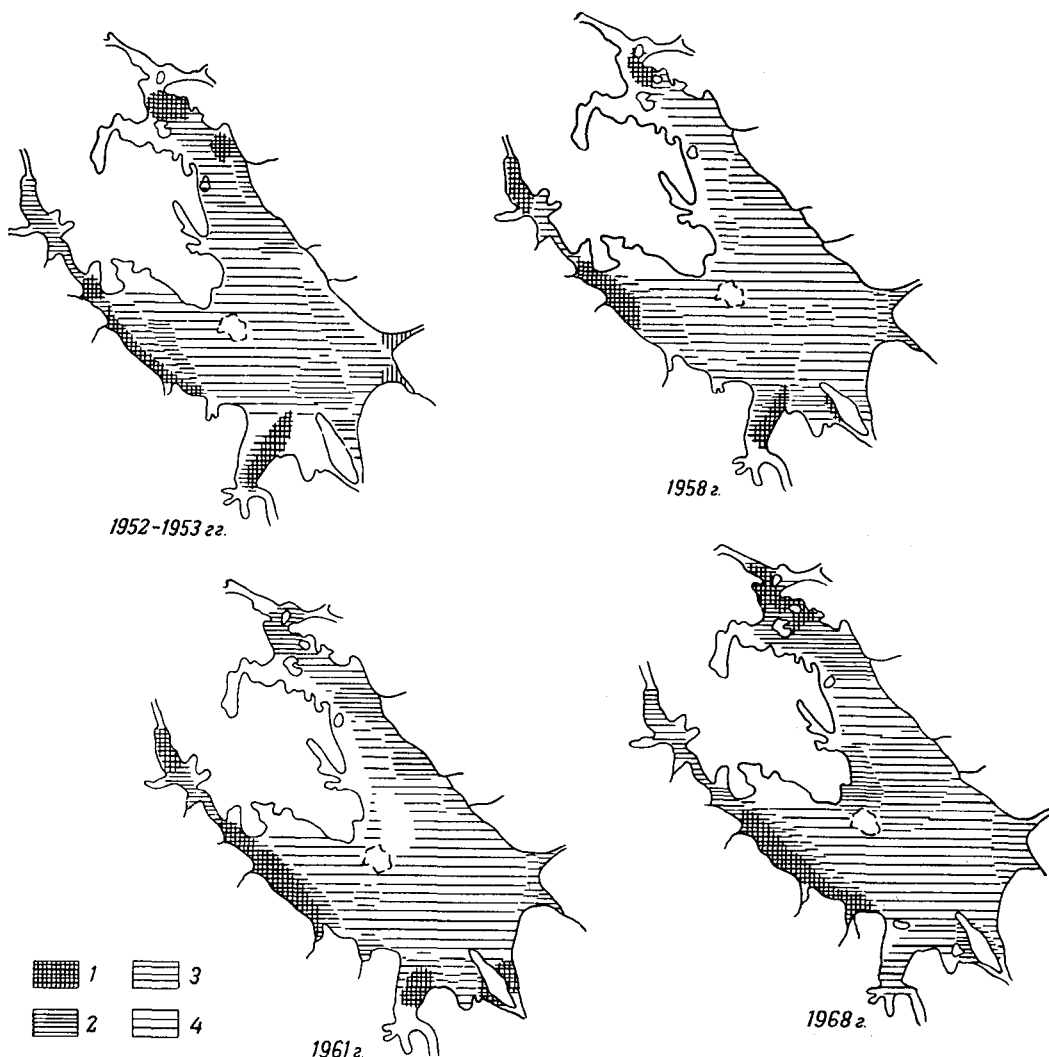
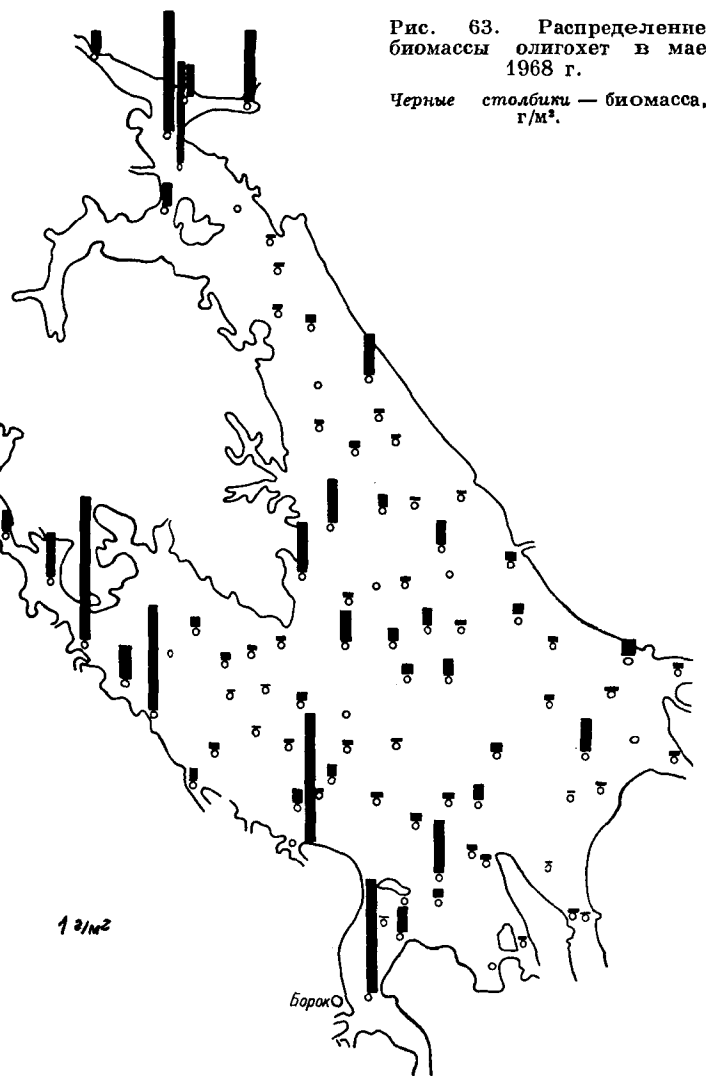
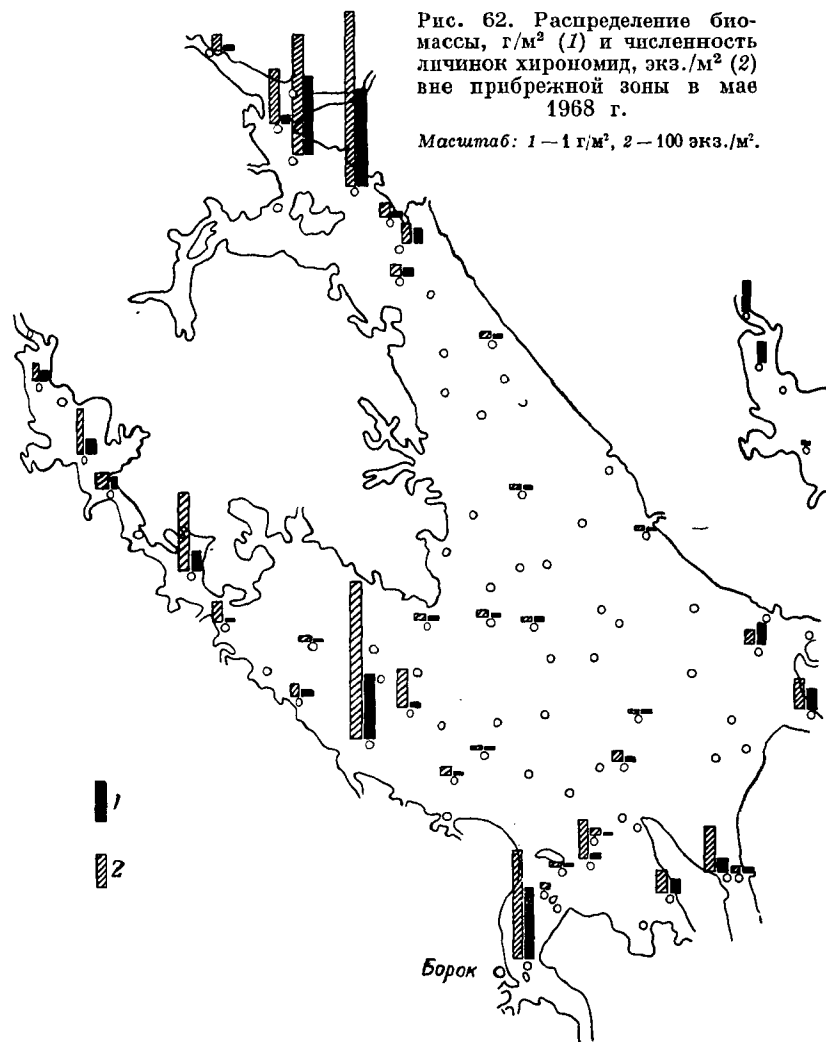


Рис. 61. Распределение биомассы бентоса в разные годы.

1 — ниже 1 г/м^2 ; 2 — от 1 до 5 г/м^2 ; 3 — от 5 до 10 г/м^2 ; 4 — выше 10 г/м^2 .

Glyptotendipes (не более 6 видов). На тех же грунтах в пробах, взятых ближе к берегу, обнаруживались некоторые виды *Cryptochironomus* и *Endochironomus*. Резко увеличивалось видовое разнообразие в непосредственной близости от берегов (за изобатой 2—3 м).

Анализ распределения хирономид по материалам последующих съемок (рис. 62) выявил ту же закономерность. Но в Главном плесе водохранилища в настоящее время встречается 5 видов: *Chironomus plumosus*, *Proc-*



ladius choreus, *P. nigriventris*, *Cryptochironomus supplicans* и *Stictochironomus crassiforceps*. По-прежнему здесь существуют участки дна, не заселенные личинками, грунты этих участков — затопленные почвы, пески и торфянистые илы, а площадь и конфигурация в разные годы бывают различны.

В последние годы, после очищения водохранилища от затопленного леса, встречаемость личинок на биотопах, удаленных от берега на 10—20 км, возросла. Однако численность их здесь невысока. Наибольшим видовым разнообразием и высокой биомассой хирономид по-прежнему

отличаются речные плесы водохранилища.

Тубифициды, как и хирономиды, преимущественно приурочены к серым и песчанистым серым илам речных плесов водохранилища и к тем участкам Главного плеса, где до его заполнения проходили русла рек (рис. 63). В открытой части водохранилища олигохеты встречаются в меньшем количестве, поэтому биомасса их там невелика (менее 1 г/м²). Как массовые, так и второстепенные виды тубифицид в отличие от хирономид расселены по всему водохранилищу, но в зависимости от грунта соответствующего участка тубифицидный комплекс находится в угнетенном состоянии (задернованные почвы, торфянистые илы) или достигает достаточно высокой численности и биомассы (серые илы). Как уже говорилось, люмбрикулиды (*Stylodrilus he-*

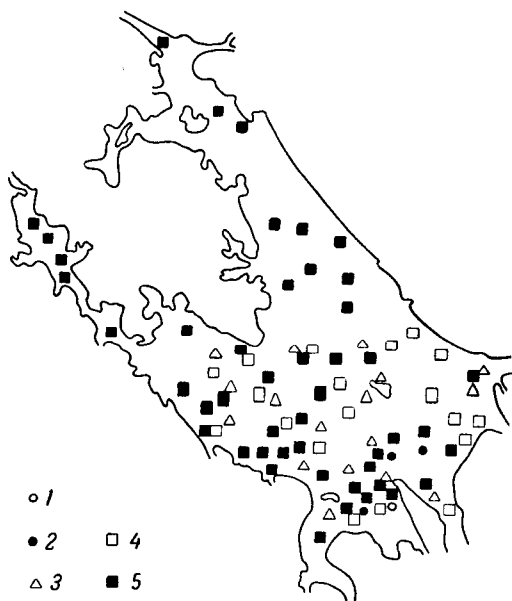


Рис. 64. Места нахождения дрейссены по данным дночерпательных съемок за ряд лет. 1 — 1954 г.; 2 — 1955 г.; 3 — 1958 г.; 4 — 1961 г.; 5 — 1968 г.

ringianus, *Rhynchelmis limosella*, *Lumbriculus variegatus*) чаще встречаются в Главном плесе на затопленных почвах и торфянистых илах и гораздо реже в речных. Высокие биомассы олигохет отмечаются преимущественно там, где обитает *Isochaetides newaensis*, который в 3—4 раза крупнее мотыля. Его скопления приурочены к проточным участкам речных плесов, а в Главном этот вид встречается почти во всех биотопах, но обычно единичными экземплярами.

Из моллюсков униониды локализуются в предустьевых участках, брюхоногие (*Viviparus*, *Valvata*, *Bithynia*) в заливах, притоках и верховьях речных плесов. Удельный вес сферийд в бентосе невелик, а распределение их сходно с описанным для олигохет: расселены по всему водохранилищу, но в Главном плесе их мало, основные скопления находятся в предустьевых районах речных плесов. Очень широко распространена в Рыбинском водохранилище *Dreissena polymorpha*. Впервые она появилась в Переборском заливе осенью 1954 г. (Поддубная, 1958) и к 1961 г. расселилась по Волжскому и Главному плесам, не заходя в Шекснинский и северную часть Моложского плеса (Митропольский, 1963). Съемка 1968 г. показала (рис. 64), что дрейссена заняла и эти районы и, таким образом, к настоящему времени освоила весь водоем, став важным кормовым объектом крупной плотвы (Поддубный, 1966а).

Пиявки (*Helobdella stagnalis*, *Herpobdella*) в незначительном количестве встречались на всех грунтах водоема. В последние годы они стали еще более редкими и почти совсем отсутствуют на серых илах. Водяной ослик (*Asellus aquaticus*), ранее обитавший на задернованных почвах и песках, полностью выпал из состава донной фауны.

Относительное обилие разных групп донных животных и зообентоса в целом на типичных биотопах водохранилища после произошедших в последнее десятилетие изменений грунтовых комплексов может быть охарактеризовано следующим образом. Серые и песчанистые илы в речных плесах и на бывших руслах в Главном плесе занимают 99 тыс. га и дают 79% биомассы бентоса, 50% которой составляют олигохеты и 40% хирономиды (в предыдущие годы соотношение данных групп животных было обратным). Пески и илистые пески, занимающие теперь в водохранилище площадь, почти в 3 раза большую, чем прежде, дают 12.8% биомассы, основу которой составляют олигохеты (94%). Незаиленные почвы и торфянистые илы общей площадью 94.5 тыс. га производят 8.2% общей биомассы бентоса, в котором обилие хирономид также снизилось (табл. 124).

Т а б л и ц а 124

Биомасса основных групп бентоса (в % от общей) весной в 1958 и 1968 гг.

Компоненты	Тип грунта							
	пески и илистые пески		незаиленные почвы		торфянистые илы		песчанистый серый и серые илы	
	1958	1968	1958	1968	1958	1968	1958	1968
Хирономиды	14.0	0.2	14.0	2.0	58.2	30.0	57.3	40.0
Олигохеты	83.0	94.0	69.6	76.0	34.0	42.0	42.0	59.4
Моллюски	0.3	0	2.4	18.0	2.2	25.0	0.7	0.6
Прочие	2.7	5.8	14.0	4.0	5.6	3.0	0	0

Изменение качества грунтов не вызвало общего увеличения биомассы. На исчезающих затопленных почвах, которые занимали в первые годы 55% площади дна, она составляла 1.1 г/м², а в настоящее время на вытесняющих почвы песках — 0.7 г/м². Площади же серых илов в Главном плесе водоема увеличились незначительно, и средняя биомасса на них по-прежнему невысока (не более 5.0 г/м²).

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ

Наблюдения над сезонной динамикой численности и биомассы бентоса проводились на контрольных станциях разреза Борок—Коприно в Волжском плесе. Возрастному анализу были подвергнуты популяции *Chironomus plumosus* и *Isochaetides newaensis* и сопутствующих им видов хирономид и олигохет (Шилова, 1958а, 1958б, 1960а, 1960б; Поддубная, 1959).

Хирономиды. Первый массовый вылет *Chironomus plumosus* начинается при температуре воды 14—15° и длится до середины или конца июня (Шилова, 1958б, 1960а). Максимальные численность и биомасса его личинок наблюдаются с конца июля по октябрь, минимальные — в начале лета (рис. 65).

Резкие колебания численности, отмечающиеся с мая до октября, отчасти, по-видимому, объясняются несовершенством количественного учета бентоса. Однако замечается явная тенденция к снижению ее в мае—июне и увеличению в июле—августе. При увеличении численности личинок в начале июля (в 10—16 раз) резко снижается биомасса. Из этого можно

закл \ddot{y} чить, что популяция мотыля на русле дает один вылет, происходящий перед подъемом численности личинок и падением их биомассы, что подтверждается и анализом возрастного состава популяции (рис. 66).

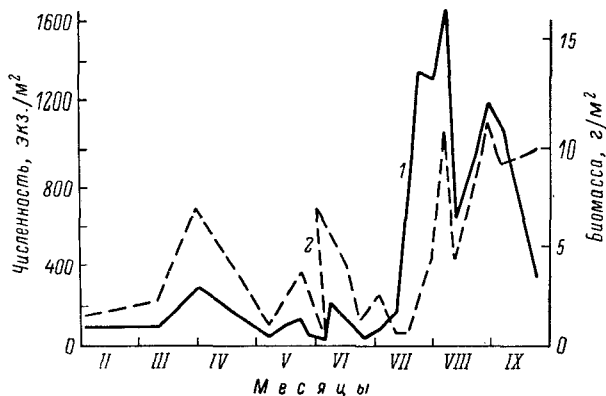


Рис. 65. Сезонная динамика численности (1) и биомассы (2) личинок *Chironomus plumosus* в русле Волги в 1958 г.

Популяция *Chironomus plumosus* состоит из личинок II, III и IV возрастов и куколок. Личинки I возраста не учитываются. Состав популяции изменяется в течение года. Весной, после вскрытия водоема и до конца июня

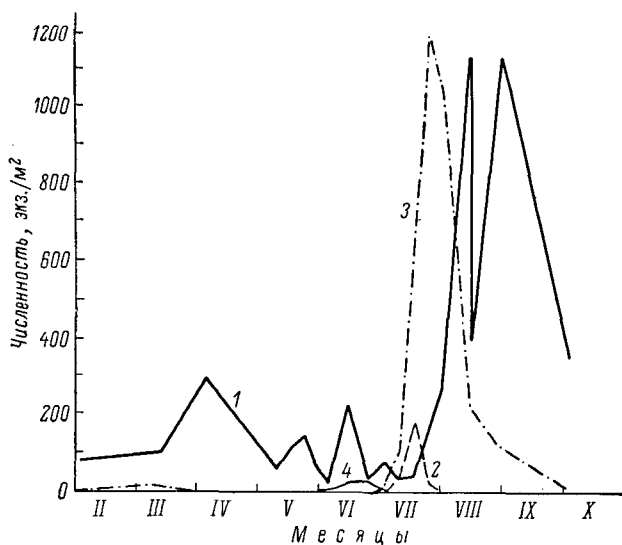


Рис. 66. Сезонная динамика численности куколок (4) и возрастных стадий личинок *Chironomus plumosus* (2 — II возраст, 3 — III возраст, 1 — IV возраст) в русле Волги в 1968 г.

наблюдаются только личинки IV возраста. В первой половине июля они почти полностью исчезают или встречаются единично. Незначительное количество личинок IV возраста нового поколения появляется во второй половине июля. Это только что перелинявшие личинки длиной 8—10 мм с неокрашенным лабиумом и мандибулами. Затем их численность возрастает и достигает максимума в августе. Снижению численности личинок

IV возраста или их полному исчезновению на грунте предшествует появление куколок и рост их численности. Вслед за этим появляются личинки II возраста. К началу августа они исчезают и больше в пробах не встречаются, так как переходят в следующий, III возраст. В дальнейшем наблюдается рост численности личинок IV возраста и уменьшение количества личинок III возраста.

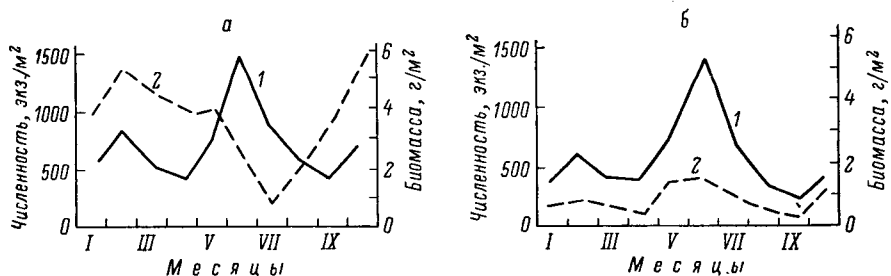


Рис. 67. Сезонная динамика численности (1) и биомассы (2) личинок хирономид в русле Волги в 1957 г. (среднемесячные данные).

а — все виды; б — без *Chironomus plumosus*.

Сезонные изменения численности и биомассы личинок других хирономид вне прибрежной зоны исследовала также А. И. Шилова. В эту группу входит 27 мелких форм. В большом количестве встречаются виды родов *Cryptochironomus*, *Polypedilum*, *Tanytarsus* и *Harnischia*. Биомасса их невелика и ее динамика, как и динамика численности, оценивается суммарно

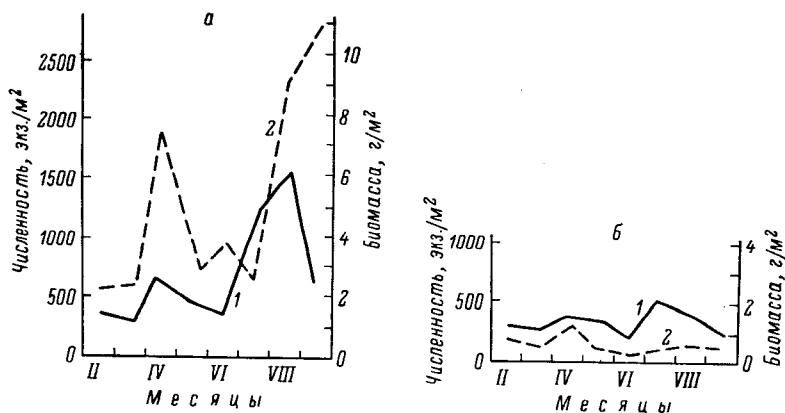


Рис. 68. Сезонная динамика численности (1) и биомассы (2) личинок хирономид в русле Волги в 1958 г. (среднемесячные данные).

Обозначения те же, что на рис. 67.

для всех 27 форм. С мая и начала июня (рис. 67, 68) численность личинок этих видов увеличивается. Ее максимум приходится на июнь—июль (520—1468 экз./м²), а к осени намечается снижение до 250 экз./м². Еще более ясно прослеживается снижение в осенне-зимний период. Вылет массовых форм начинается с середины мая и продолжается в течение всего лета. Вылет видов рода *Tanytarsus* очень растянут и у них, по-видимому, одна генерация накладывается на другую. У видов *Harnischia* вылет более дружный, происходит в течение июня—августа. Генераций одна или две. По мере отрождения личинок второй генерации их численность к осени возрастает. Вылет имаго растянут и потому мало сказывается на ней.



Рис. 69. Динамика численности (2) и биомассы (1) *Isochaetides newaensis* в русле Волги в 1958 г.

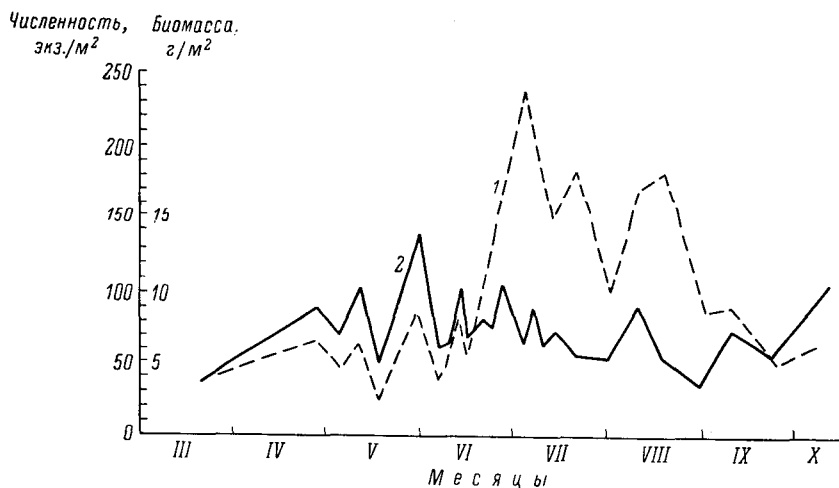


Рис. 70. Динамика численности (1) и биомассы (2) *Isochaetides newaensis* в русле Волги в 1967 г.

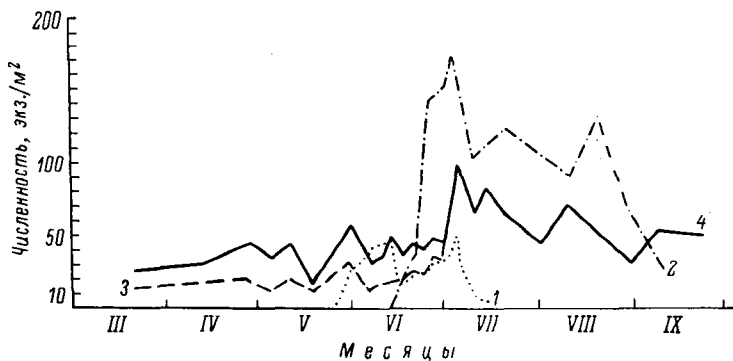


Рис. 71. Сезонная динамика состава популяции *Isochaetides newaensis* в русле Волги в 1967 г.

1 — коконы; 2 — молодь; 3 — годовики; 4 — группа старших возрастов.

При этом, несмотря на малый вес молодых личинок, явного падения биомассы не наблюдается. В течение всего года она очень низка и держится приблизительно на одном уровне — 0.5—1.5 г/м².

Таким образом, на бывшем русле Волги вылет любого вида хирономид, кроме *Ch. plumosus*, существенного влияния на величину биомассы не оказывает. По мнению А. И. Шиловой (1960б) кислородный режим (обычно благоприятный), содержание органического вещества и численность бактерий не оказывают существенного влияния на скорость развития популяции *Ch. plumosus* и изменение ее численности. Снижение численности или даже полное исчезновение личинок из грунта связано с вылетом имаго, дальнейший резкий подъем с вселением новой генерации. Условия размножения и количество производителей оказывают прямое влияние на численность личинок новой, вселяющейся в водоем популяции.

Тубифициды. В отличие от хирономид весь жизненный цикл проходят в грунтах водоема и их биомасса в течение года не испытывает столь резких колебаний как у гетеротрофов. Но сезонные изменения их численности и биомассы также не поддаются точному учету с помощью существующих методов.

Основу популяции тубифицид образуют особи крупного массового вида *Isochaetides newaensis*. Колебания его биомассы и численности определяют сезонную динамику тубифицид в целом. Над этим видом и были проведены наблюдения в 1958 г. в Волжском плесе (рис. 69). Не придавая существенного значения отдельным пикам на приведенных кривых, можно уловить общие изменения численности червей в течение года. В июне она начинает повышаться и достигает максимума в августе—начале сентября (700 экз./м²). Затем количество червей заметно падает и в зимний период оно, как правило, невелико (50 экз./м²). Максимальные значения биомассы (не считая случайного подъема в начале марта) приходятся на весенне-летний сезон. В мае наблюдается первый пик биомассы (10.8 г/м²), а в конце июня—второй (12 г/м²). Летом (июль—август) биомасса снижается почти в 2 раза против наблюдавшейся в мае (до 4.5 г/м²), а к осени вновь увеличивается до 10 г/м². Повторный анализ сезонной динамики численности и биомассы *Is. newaensis* на той же станции в 1967 г. полностью подтвердил установленную закономерность (рис. 70).

Анализ возрастного состава популяции показал, что *Is. newaensis* живет не менее 3 лет. Весной перед размножением черви наполнены половыми продуктами и имеют максимальный вес. Размножение начинается во второй половине мая и продолжается до середины июля. Его начало и конец легко улавливаются по наличию в пробах коконов. Первыми размножаются черви старшего возраста. Максимум их биомассы соответствует началу откладки коконов (рис. 71). Несколько позже (через месяц) откладывают коконы подросшие и достигшие половой зрелости годовики (второй пик биомассы на рис. 70 соответствует второму пику численности коконов). После размножения половая система у червей резорбируется и вес их снижается почти в 2 раза, а часть старых особей отмирает. Этим и объясняется общее снижение биомассы популяции в июле. К осени (сентябрь) половая система у всех червей старше года оказывается восстановленной, а к концу

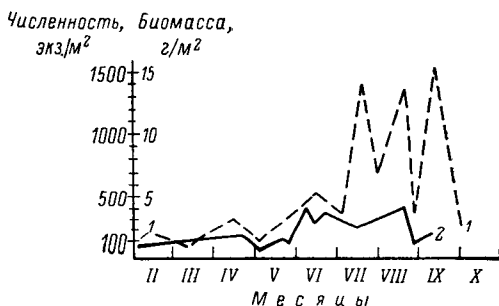


Рис. 72. Динамика численности (1) и биомассы (2) тубифицид без *Isochaetides newaensis*.

месяца развиваются пояски. К этому же времени увеличивается вес молодых червей нового поколения и в октябре резко повышается биомасса. Увеличение численности популяции в июле происходит преимущественно за счет появившейся молоди.

Динамика численности и биомассы других видов тубифицид (рис. 72), из которых наиболее многочисленны *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Eulyodrilus*

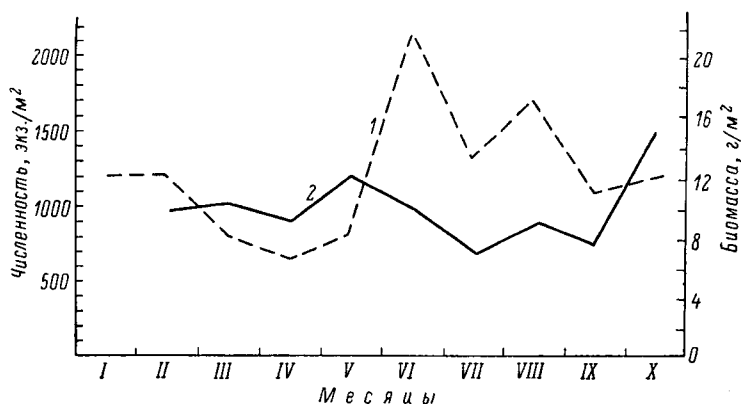


Рис. 73. Сезонная динамика численности (1) и биомассы (2) тубифицидно-хинономидного комплекса в русле Волги.

hammoniensis, а общая биомасса не превышает 3 г/м^2 , имеет те же закономерности, что и у *Isochaetides*. Поскольку размножение этих видов происходит также в июне и июле, максимум численности приходится на июль—август. Осенью численность падает гораздо более резко, чем у *Isochaetides*.

Максимальная численность особей в тубифицидно-хинономидном комплексе серых илов в целом наблюдается в июне-августе (рис. 73). Выделяются два пика: первый, в июле, обусловленный появлением личинок новой генерации, второй в августе — после выхода из коконов массы молоди олигохет. Общая биомасса наиболее низка в июле, но в целом ее сезонные колебания меньше, чем каждой из этих групп в отдельности вследствие несовпадения сроков размножения и роста нового поколения.

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЗООБЕНТОСА

Наблюдения в течение 17 лет на контрольной русловой станции (серый ил) в Волжском плесе позволяют оценить изменения численности и биомассы основных групп донных животных за этот период. Средняя биомасса бентоса на контрольной станции за весь период наблюдений составила 18 г/м^2 , максимальная величина (34 г/м^2) была установлена в 1959 г., наименьшая (5.5 г/м^2) — в 1962 г. За исключением этих двух нетипичных лет, в остальные годы биомасса бентоса в целом колебалась в сравнительно небольших пределах (не более чем в 1.5—2 раза). В одни годы преобладали хинономиды, в другие олигохеты (рис. 74). Наиболее низкие значения биомассы хинономид отмечены весной 1954, 1960, 1962 и 1967 гг., а олигохет — в 1955, 1960, 1961 и 1965 гг. Максимальную численность и биомассу популяция хинономид имела в 1959 г., а наиболее высокие показатели биомассы олигохет зарегистрированы в 1953, 1963 и 1967 гг.

Большая численность личинок хинономид и олигохет на русле наблюдается в годы сравнительно небольшого падения уровня в осенне-зимний период, когда на русловой части рек не происходит резкого возрастания проточности и смыва верхнего слоя иловых отложений. Биомасса бентоса

после такой зимы всегда оказывается более высокой, чем была осенью, вследствие лучшего выживания и роста животных. Более высокая численность новых генераций хирономид чаще отмечается в годы, которым предшествовало летование прибрежной осушной зоны и зарастание ее

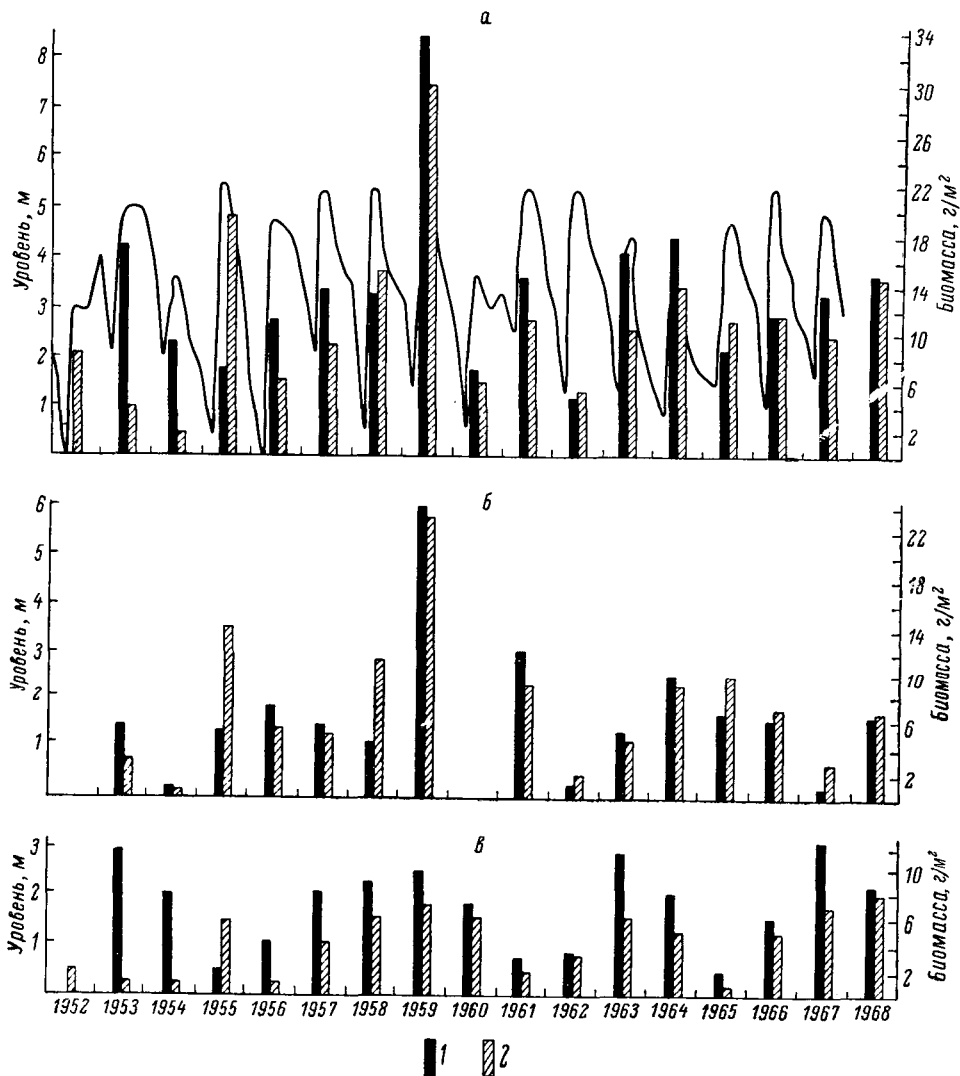


Рис. 74. Многолетняя динамика весенней (1) и осенней (2) биомассы бентоса и отдельных его групп в русле Волги (серые илы).

а — общая биомасса; б — биомасса хирономид; в — биомасса олигохет. Сплошной линией отмечен уровень водохранилища.

земноводной и наземной растительностью, образующей после затопления растительный детрит — основную пищу личинок (Шилова, 1960а; Марголина, 1961).

В первые годы существования водохранилища (табл. 125) биомасса бентоса на серых илах речных плесов была выше, чем в настоящее время (Винберг, 1950; Иоффе, 1954). В 1945—1946 гг. (4—5-год после зарегулирования) биомасса бентоса на бывшем русле Волги близ Борка по данным

Г. Г. Винберга (1950), в среднем составляла 26.4 г/м². По материалам И. Ф. Овчинникова (1950), за период с 1945 по 1948 г. бентос в Волжском плесе значительно обеднел и в 1948 г. его средняя биомасса была равна 8.3 г/м². Таким образом, в Волжском плесе в 1945—1948 гг. донное население по составу и количеству было в общем близко к современному.

Т а б л и ц а 125

Средняя биомасса бентоса (в г/м²) по биотопам

Год и месяц	Главный плес			Речные плесы	Автор
	торфяни- стые илы	почвы	пески	серые и песчани- стые серые илы	
1945	—	—	—	10.9	Овчинников, 1950.
1946	—	—	—	6.7	»
1947	—	—	—	5.3	»
1948	—	—	—	8.3	Фенюк, 1960.
1948	—	3.8 *	—	8.3	Иоффе, 1954.
1952 август	4.5	0.8	0.1	8.1	Мордухай-Болтовской, 1955а.
1953 май	5.5	1.1	0.2	9.7	То же.
1953 сентябрь	2.2	0.9	0.5	5.6	Поддубная, 1958.
1954 май	2.2	0.9	0.2	12.4	»
1954 август	2.4	0.4	0.1	6.2	»
1955 май	2.5	0.3	0.5	7.6	»
1955 август—сентябрь	2.0	1.1	0.6	5.5	»
1958 май	1.8	0.8	0.4	9.6	Митропольский, 1963.
1958 август—сентябрь	3.0	0.7	0.6	12.6	»
1961 май	2.3	1.2	0.1	13.1	»
1961 сентябрь	3.4	0.8	0.4	10.4	»
1968 май	1.7	1.0	0.7	10.8	Поддубная и др., 1971.
1968 сентябрь	2.9	1.1	0.7	12.7	»

* Средняя для всех грунтов.

Очень невелики колебания биомассы на затопленных почвах, песках и с осени 1953 г. — на торфянистых илах (табл. 125). Несколько больше они на серых и песчаных илах речных плесов. Приведенные в таблице данные для 1945—1948 гг. позволяют заключить, что дифференцировка речных и главного плесов водохранилища по характеру бентоса и обеднение последнего сложились уже через 6—7 лет после заполнения водоема. Колебания биомассы и численности на протяжении многих лет не изменяют общей картины: бентос на большей части акватории водохранилища чрезвычайно беден.

Основной причиной этого в открытых участках водохранилища являются неблагоприятные условия существования и питания беспозвоночных (Мордухай-Болтовской, 1958б), что нашло подтверждение в специальных экспериментах по питанию массовых видов донных беспозвоночных (Поддубная, 1961; Шилова, 1960а; Марголина, 1961). На основной площади дна количество легкоусвояемой органики в грунтах очень мало, а ее поступление из толщи воды ограничено (Сорокин, 1958в). В первые два десятилетия в многоводные годы, следующие за маловодными, известным источником органики в виде растительного детрита являлась леговавшая в предыдущий год прибрежная осушенная зона, хотя эта органика и не проникала далеко в Главный плес. В последние годы после самоочищения водохранилища от затопленных лесов и нивелировки береговой полосы многие ранее зара-



Мертвый затопленный лес (район Центрального мыса). Фото В. А. Экзерцева.



Выбросы плавника в затишье. Первомайские острова. Фото Б. К. Штегмана.



Выбросы плавника в открытом месте. Моложский плес. Фото Б. К. Штегмана.



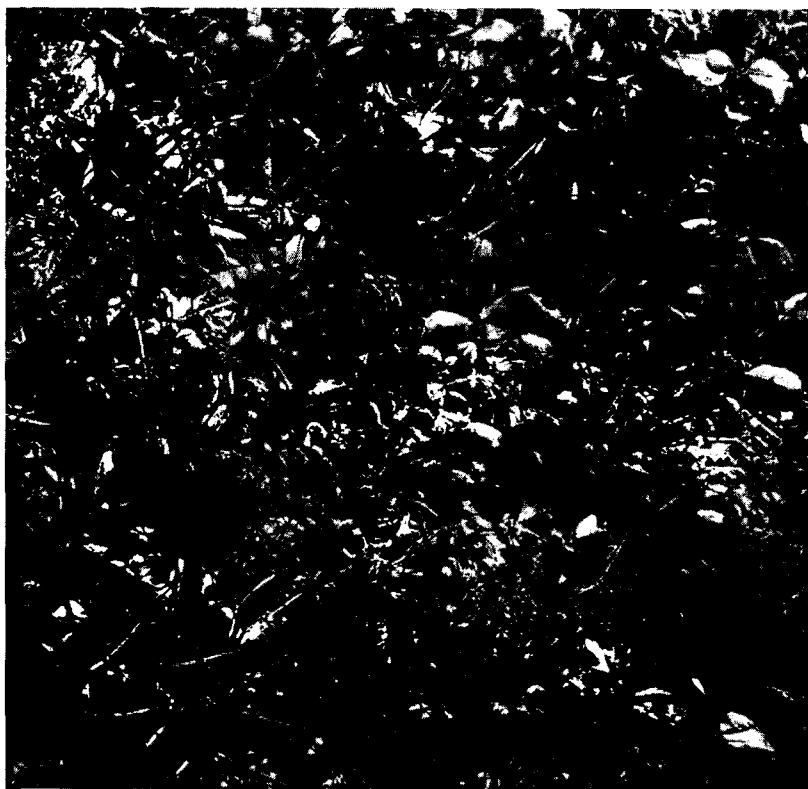
Песчаные отмели в низкую воду. Волжский плес. Фото В. А. Экзерцева.



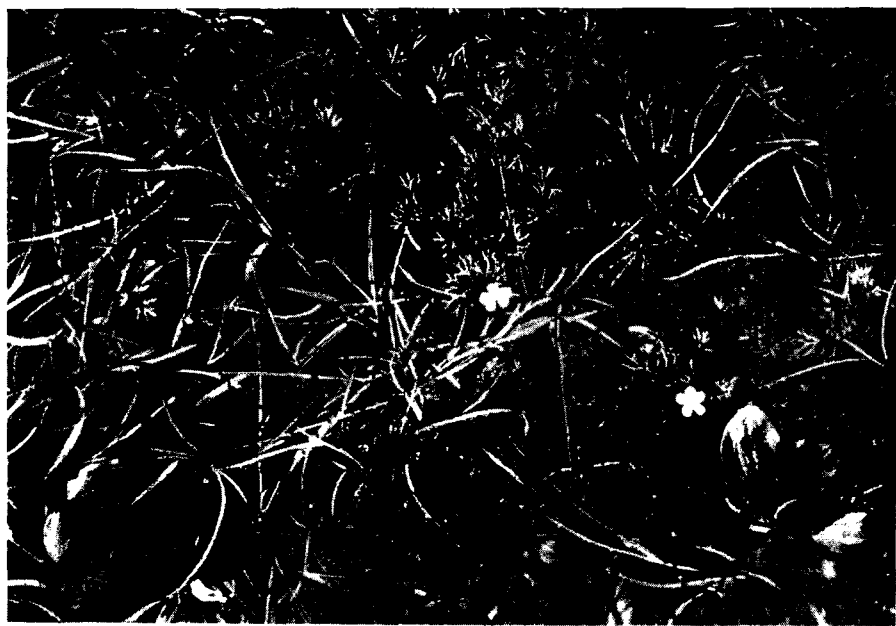
Пояс осок (*Carex rostrata* Stokes, *C. vesicaria* L.) при низком уровне, совершенно обсохший. Фото В. А. Экзерцева.



Заросшие мелководья при низком уровне. Фото В. А. Экзерцева.



Обсохший берег, заросший наземной формой *Potamogeton heterophyllus* Schreb. Фото В. А. Экзерцева.



Наземная форма *Ranunculus circinatus* Sibth. и *Potamogeton heterophyllus* Schreb. Фото В. А. Экзерцева.



Подтопленный лес в высокую воду. Моложский плес. Фото Б. К. Штегмана.



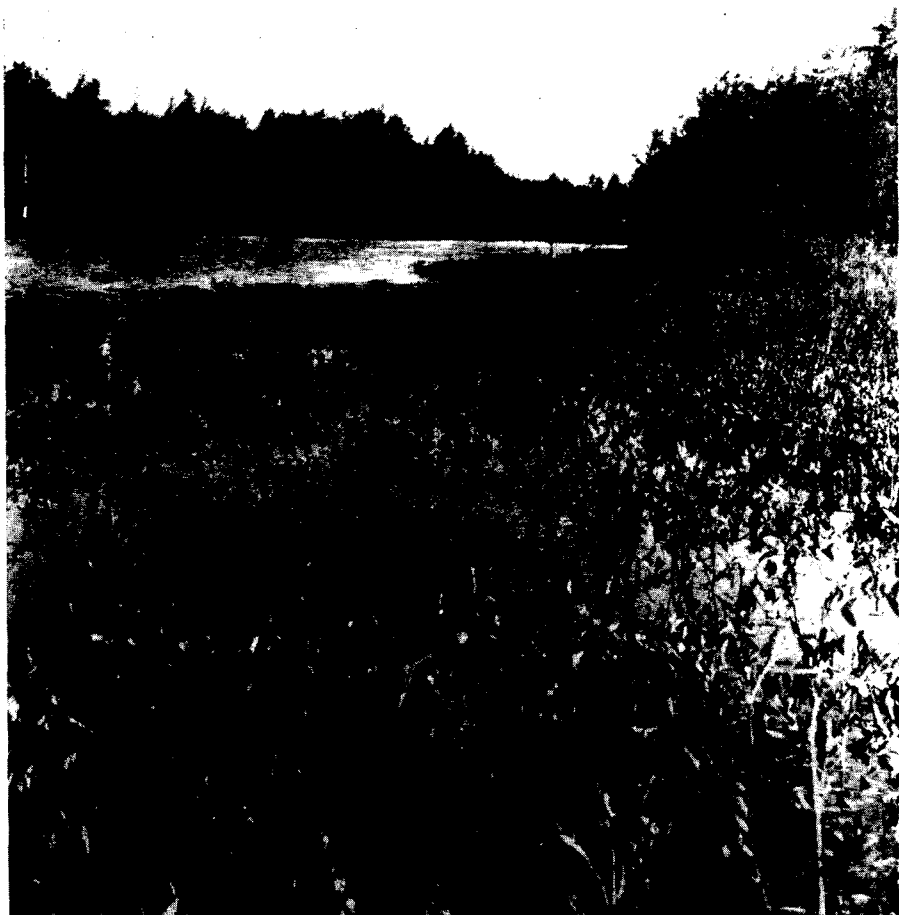
Затопленные островки в высокую воду. Район Дарвинского заповедника.
Фото Б. К. Штегмана.



Затопленный овраг в южной части водохранилища (в 6 км от берега). Фото В. А. Экзерцева.



Затопленное устье речки. Моложский плес. Фото В. А. Экзерцева.



Заросли стрелолиста (*Sagittaria sagittifolia* L.) в приустьевой части затопленной речки. Западный берег водохранилища. Фото В. А. Экзерцева.

ставшие участки осушной зоны превратились в песчаные пляжи, на которых наземная растительность при летовании и водная при затоплении развиваются значительно хуже. В процессе нивелировки дна водоема грунты получили значительное количество органики в виде взвесей, образовавшихся при размыве почвенных иловых и торфянистых покровов мелководной и перенесенных течением в глубь водоема (Зиминова и Курдин, 1968). Теперь наиболее бурный период этого процесса уже прошел, а автохтонная органика по-прежнему минерализуется в основном в толще воды, не достигая дна (Романенко и Романенко, 1969). Поэтому ожидать улучшения условий питания донных животных нет оснований.

ФАУНА ЗАРОСЛЕЙ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Заросли высших водных растений по видовому составу фауны, ее обилию и сезонной динамике чрезвычайно резко отличаются от всех других биотопов водохранилища. Их населяют многие формы, специфически приуроченные к условиям мелководного заросшего водоема. Это прежде всего фитофильные виды, тесно связанные с растениями биологически — использующие их как субстрат для передвижения, постройки домиков, откладки яиц или как пищу.

Много настоящих фитофильных видов имеется среди корненожек, инфузорий и коловраток, но при изучении фауны зарослей эти наиболее мелкие формы не исследовались. Из фитофилов других групп беспозвоночных в прибрежье водохранилища распространены гидры, олигохеты семейства *Naididae* (*Stylaria*, *Chaetogaster* и др.), пиявки (*Glossiphonia* и некоторые другие). Из кладоцер наиболее ясно выражены как фитофилы *Sida crystallina*, *Simocephalus vetulus* и *S. exspinosus*, хотя они часто встречаются и в планктоне, из хидорид — *Eurycercus lamellatus*, *Acroperus harpae*, *Peracantha truncata*, *Alonella excisa*, *A. exigua* и некоторые другие. Из копепоид к фитофилам следует отнести ряд циклопов, особенно *Euscyclops serrulatus* и другие виды этого рода, отчасти виды *Microcyclops*. Некоторые виды *Ostracoda* также обитают главным образом на макрофитах, таковы *Candona candida*, *C. rostrata*, *Dolerocypris fasciata* (Лужерова, 1968). Очень много фитофилов среди насекомых, особенно стрекоз, преимущественно *Zygoptera* (личинки *Erythromma*, *Coenagrion* и др.), поденок (главным образом личинки *Cloëon*), полужесткокрылых (преимущественно *Corixidae*), жуков (мелкие *Dytiscidae*, *Haliplidae*, *Hydrophilidae*). Много фитофильных форм и среди личинок хирономид родов *Endochironomus*, *Psectrocladius*, *Cricotopus*, *Corynoneura*, *Ablabesmyia*, *Pelopia* и др., а также ручейников, из которых чаще всего в прибрежных зарослях встречаются *Agraylea*, нередко *Agrypnia*, *Limnophilus* и очень крупные личинки *Phryganea* (Заречная, 1959). Из водяных клещей — виды *Limnesia*, *Piona*, *Arrhenurus* и др. (Соколов, 1955). Много типичных фитофилов имеется среди моллюсков, особенно подкласса легочных (*Pulmonata*). В прибрежье Рыбинского водохранилища они представлены катушками — *Planorbis planorbis*, *Anisus spirorbis*, *A. vortex*, *Gyraulus albus*, *Bathyomphalus contortus*, *Armiger crista*, а также прудовиками — *Radix ovata*, *R. pereger*, *Galba palustris*. Из переднежаберных моллюсков ясно выраженный фитофил только *Valvata pulchella*.

Таким образом, фауна прибрежных зарослей характеризуется разнообразием видов и групп, значительно большим, чем биоценозы дна и пелагиали. Тем не менее в Рыбинском водохранилище фауна временно затопляемого прибрежья заметно обеднена, если сравнивать ее с биоценозами зарослей макрофитов постоянных водоемов. В последних мы находим много настоящих или преимущественно фитофильных форм, отсутствующих или редких в прибрежье водохранилища, каковы многие личинки поденок (например,

Baëtis, *Siphonurus*), стрекоз *Anisoptera* (например, *Aeschna*, *Anax* и др.), водяные клопы *Ranatra*, *Nepa*, *Naucoris* и др., плавунцы *Dytiscus* и водолюбы *Hydrous*, катушки *Coretus corneus*, прудовики *Lymnaea stagnalis*. Это все преимущественно крупные формы. Но кроме фитофильного биоценоза в зоне прибрежных зарослей существует также населяющий толщу воды между растениями планктон и живущий на дне под ними бентос. Тот и другой в прибрежных зарослях достаточно специфичны и отличаются от планктона и бентоса других биотопов водохранилища.

Бентос зоны зарослей, т. е. фауна дна под макрофитами, отличается отсутствием многих обычных донных видов и даже групп, особенно олигохет из сем. *Tubificidae* и двусторчатых моллюсков. Даже мелкие сферииды встречаются лишь единичными экземплярами, а дрейссена только в виде мелких сеголетков. В бентосе резко преобладают личинки хирономид, а из микрофауны — придонные хидориды, макротрииды и некоторые циклопы (виды *Marcocyclops* и *Acanthocyclops*), а также остракоды *Cypripopsis vidua* и др. Из брюхоногих моллюсков преобладают *Valvata piscinalis*, *Bithynia tentaculata*, встречаются и живородки, но преимущественно свойственный малым и пересыхающим водоемам *Viviparus contectus*. Наряду с этим на дне среди зарослей всегда бывает большая или меньшая примесь фитофильных форм, попадающих на дно с растений — кладоцер, хирономид, легочных брюхоногих.

Зоопланктон зоны зарослей отличается отсутствием или редкостью пелагических форм. Некоторые пелагические виды — *Mesocyclops*, *Leptodora kindtii*, *Bosmina coregoni* заходят только в более глубоководные части зоны зарослей (с глубиной 1.0—1.5 м). В зарослях господствуют эвритопные формы: из коловраток виды *Asplanchna*, *Keratella*, *Polyarthra trigla*, из кладоцер *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*. Но наряду с ними появляется характерная группа видов, не связанных с зарослями, по образу жизни планктонных, но почти не распространяющихся вне мелких водоемов и мелководных зон: это *Polyphemus pediculus*, некоторые виды *Ceriodaphnia*, *Scapholeberis* (строго говоря, нейстонная форма малых водоемов), из копепод *Hemidiaptomus amblyodon*, некоторые виды *Acanthocyclops*. Как и в бентосе, в планктонных сборах вместе с настоящими планктонными формами почти всегда встречается немало фитофильных и факультативно-планктонных форм, и трудно сказать, в какой мере это самостоятельно всплывшие животные, искусственно взмученные или сбитые орудием лова во время сбора материалов. Наиболее часты и многочисленны среди них циклопы рода *Macrocyclops*, отчасти *Eucyclops*, дафнии *Simoscephalus* и различные хидориды (наиболее массовые фитофильные *Alonella*, *Euryceriscus*, *Acroperus*). В общем планктонный комплекс зоны зарослей очень разнообразен и пестр и, как и бентический, находится под сильным влиянием фитофильного. Это совершенно естественно на мелководье, где в узком пространстве сближены поверхность воды, грунт и растения.

Отсутствие в прибрежных зарослях многих видов можно объяснить временным осыханием и промерзанием этой зоны, к перенесению которых способны не все водные животные.

СЕЗОННЫЙ ХОД РАЗВИТИЯ ФАУНЫ ЗАРОСЛЕЙ

По сезонному ходу жизненных явлений прибрежные заросли также очень резко отличаются от других биотопов. Прежде всего в течение долгого периода обсыхания и промерзания, продолжающегося более полугода, активная жизнь гидрофауны совершенно замирает.

В многоводные годы, когда уровень достигает НПУ, жизнь в прибрежной зоне начинает развиваться вскоре после ее затопления. Однако первое время заросли водной растительности совершенно отсутствуют и на их

месте находятся лишь остатки прошлыхгодних (водных и успевших развиться до холодов наземных) и перезимовавшие зачатки новых растений.

В течение мая (и начала июня) — первого месяца пребывания прибрежья под водой — состав фауны и численность видов сильно зависят от состояния этой зоны в предшествовавшем году. При нормальном уровне воды во время его осеннего понижения планктон вообще уходит с отступающей водой, частично оставаясь, правда, в высыхающих позже понижениях рельефа. Фитофильная фауна вместе с растениями большей частью по их отмиранию опускается на дно. На горизонтах, обнажающихся в октябре—ноябре, фауна уже не подвергается действию осыхания, но вмерзает во влажный грунт, а несколько позднее — в лед. В обоих случаях она переходит в состояние пагона, который был исследован в Рыбинском водохранилище несколькими авторами (Мордухай-Болтовской и др., 1958; Фенюк, 1961; Луферов, 1965). Большую часть пагона составляют личинки хирономид. Очень хорошо перезимовывают крупные мотыли (*Chironomus plumosus*), а также личинки *Endochironomus*, *Glyptotendipes*. Последние, по В. Н. Грезе (1960), отличаются наибольшей холодостойкостью. Много в пагоне и легочных брюхоногих, особенно катушек (*Planorbidae*), встречаются личинки ручейников, пиявки и другие донные и фитофильные животные. При таянии льда и мерзлого грунта они возвращаются к активной жизни. У мотылей это происходит при оттаивании грунта в лаборатории в течение 20—30 минут. Правда, не все вмерзшие в лед животные при оттаивании оживают. По данным В. П. Луферова (1965), в районе Борка за зиму погибает 30—40% особей зимующих видов. Вообще процент отхода уменьшается при повышении влагоемкости грунта (Овчинников, 1949). В более мягких и сильнее заиленных грунтах бентос сохраняется лучше. Имеет большое значение и то, что личинки хирономид и моллюски зарываются в мягкий грунт, в основной массе на глубину 2—5 см. В илистых грунтах в течение зимы могут частично переживать и олигохеты (особенно лямбликулиды), зарывающиеся еще глубже. По мнению В. Ф. Фенюк (1961), сохранению бентоса способствует и покров из отмерших нитчаток или водных макрофитов; на обнаженных плотных грунтах большое количество бентоса уничтожается птицами.

Оживая после оттаивания, все перезимовавшие виды образуют ранней весной смешанный фитофильно-бентический комплекс. Скоро к нему присоединяются придонные, фитофильные и планктонные представители фауны. Это прежде всего циклопы, зимующие, как известно, в стадии старших копеподитов, которые оживают почти так же быстро, как мотыли из пагона, а затем кладоцеры (особенно хидориды), зимующие в эфиппиях, так что нарастание их численности происходит позднее (вышедший из эфиппия рачок должен сначала вырасти и созреть). Планктонная микрофауна, конечно, поступает на побережье вместе с заливающими его водами, но в это время (конец апреля—начало мая) планктон в водохранилище еще очень беден.

В годы, следующие после маловодных (например, 1953), когда незатопленные верхние горизонты совершенно высыхают и сплошь зарастают наземной растительностью, грунты прибрежной зоны, затопленные водой, сначала практически лишены водной фауны. Животные, пережившие зиму в пагоне, вообще не в состоянии вынести высыхание грунтов. Высыхание, сопровождающееся еще сильным летним нагреванием верхнего слоя почвы, оказывается гораздо более губительным для гидрофауны, чем вымерзание, вредное влияние которого смягчается снежным покровом (в районе Рыбинского водохранилища он часто превышает 0.5 м). На дне затопленного побережья мы находим в такие годы сначала формы, свойственные влажным местообитаниям и почвам; это личинки различных двукрылых (мух *Ephydridae*, *Sciomyzidae* и др., некоторых хирономид) и особенно оли-

гохеты семейств *Enchytraeidae* и *Lumbricidae*, живущие в почве. Последние под влиянием затопления выползают из земли и местами образуют значительные скопления (биомасса до 10 г/м^2). Вода приносит лишь единичных личинок хирономид, которые практически не играют роли в бентосе.

С течением времени виды почвенной фауны постепенно вымирают, но водные появляются в массе только после значительного повышения температуры, когда начинается лёт насекомых, особенно хирономид. В Рыбинском водохранилище это происходит чаще всего в конце мая (иногда в начале июня). На дне прибрежья появляются вышедшие в большом количестве из свежееотложенных яиц молодые личинки различных хирономид — мотылей, *Tanytarsus*, *Psectrocladius*, *Cricotopus* и др.

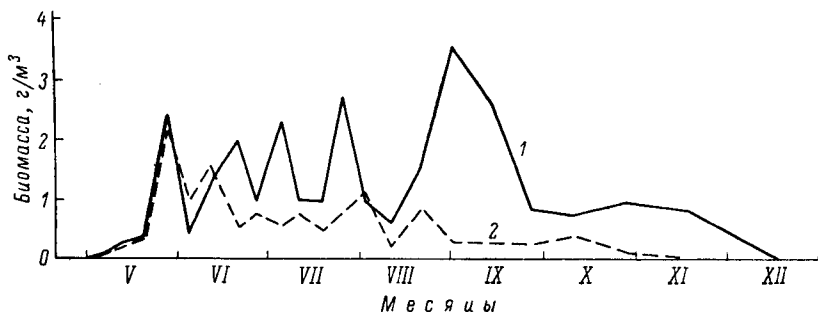


Рис. 75. Динамика средней биомассы зоопланктона в защищенном прибрежье в многоводные годы (1953 г.).

1 — мелководные районы (глубина до 1 м); 2 — более глубоководные районы (глубина 1.0—2.5 м).

Зоопланктон первое время по затоплении беден, но во второй половине мая начинает быстро развиваться. Появляются науплиальные и копеподитные стадии веслоногих и коловратки, среди которых первое место по численности занимает *Asplanchna*. В конце мая — начале июня за счет очень характерного для этого периода массового развития коловраток биомасса зоопланктона достигает в среднем $1\text{--}2 \text{ г/м}^3$, местами 3.3 г/м^3 (рис. 75).

В июне в фауне прибрежья наступают значительные изменения. В середине этого месяца уже хорошо развиваются заросли макрофитов. В них появляются богатая макро- и микрофауна. Зоопланктон среди зарослей в это время состоит преимущественно из рачков. Коловратки, в том числе аспланхна, отходят на второй план, биомасса временно уменьшается, но затем увеличивается вновь за счет развития кладоцер — типично-прибрежных *Polyphemus*, *Ceriodaphnia*, а местами *Bosmina longirostris* (рис. 75). На дне под зарослями в это время наблюдается уменьшение биомассы, вызванное в значительной мере переходом находившихся там фитофилов (рис. 77) на растения, где начинают формироваться фитофильные биоценозы. Среди зарослей в массе развиваются легочные брюхоногие, особенно катушки и некоторые прудовики. Складывается характерный биоценоз мелких катушек — хидорид с руководящими формами *Anisus vortex*, *Planorbis planorbis*, *Eurycercus lamellatus*, *Simocephalus vetulus*, *Sida crystallina*, причем первоначально в нем значительную роль играют хирономиды — *Cricotopus*, *Corynoneura*, *Endochironomus*.

В июле и августе зоопланктон в зоне зарослей становится еще богаче, чем в июне. Он состоит преимущественно из кладоцер *Polyphemus* и *Ceriodaphnia* с примесью фитофильных *Simocephalus* и хирономид и дает высокую биомассу — в среднем между 1 и 3 г/м^3 (местами до $6\text{--}8 \text{ г/м}^3$). Зоопланктон остается преимущественно рачковым, коловратки играют, как правило, второстепенную роль. В июне—июле в массе развиваются

и инфузории, особенно *Tintinnidium fluviatile*, который, в 1962 г. значительно превосходил по численности другие формы, но их биомасса, естественно, была невысокой (Мордухай-Болтовская, 1965а). Вообще численность и биомасса зоопланктона все время испытывают резкие колебания, кото-

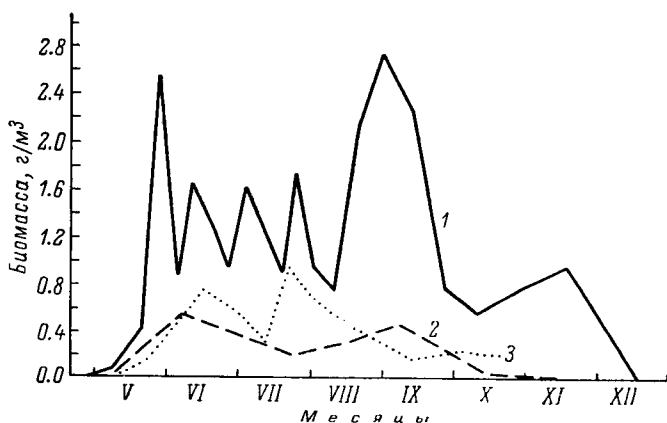


Рис. 76. Динамика средней биомассы зоопланктона в многоводные годы.

1 — в защищенном побережье в 1953 г.; 2, 3 — в открытом водохранилище в 1953 и 1961 гг.

рые выражаются острозубчатой кривой (рис. 75, 76), весьма характерной для планктона малых водоемов; они обусловлены ди- и полициклическостью массовых видов, в частности *Polyphemus* (Буторина, 1963). В августе в зоопланктоне зоны зарослей возрастает количество фитофильных

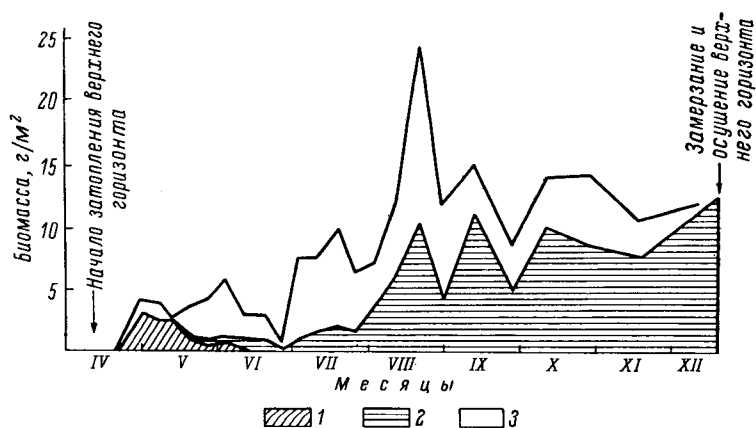


Рис. 77. Динамика средней биомассы бентоса в защищенном побережье в многоводный 1953 год с длительным стоянием высокого уровня.

1 — почвенная фауна; 2 — мотыль; 3 — остальной бентос.

форм кладоцер и факультативно-планктонных или придонных копепоид — *Macrocyclops albidus*, видов *Eucyclops*. Если высокий уровень держится долго, биомасса в это время может достигнуть максимума (в конце августа 1953 г. средняя биомасса была 3.61 г/м³).

Бентос зоны зарослей после временного обеднения, вызванного переходом фитофилов на растения, в июле вновь становится богаче. Появ-

ляются донные личинки *Tanytarsini* и вновь плотные поселения мотылей, но более крупных, относящихся, видимо, к другим видам, чем входившие в майско-июньские популяции. В августе они уже преобладают по биомассе. В значительном количестве развиваются брюхоногие моллюски — бентические *Valvata* и фитофильные катушки и прудовики, а в микробентосе — придонные рачки, главным образом кладоцеры и остракоды. В это же время в бентосе увеличивается роль фитофильных легочных моллюсков и хидорид, особенно видов *Pleuroxus*, *Peracantha*, *Eurycercus*, но олигохет по-прежнему мало. Биомасса донной фауны высокая, в среднем обычно колеблется между 10 и 20 г/м³ (рис. 77).

Фитофильный биоценоз в соответствии с продолжающимся разрастанием зарослей развивается интенсивно и достигает расцвета во второй половине июля и в августе. Биомасса фитофильной фауны сильно возрастает, главным образом за счет моллюсков. Количество последних достигает максимума в августе, после чего у большинства видов, имеющих одногодичный жизненный цикл, начинается отмирание старого поколения (Цихон-Луканина, 1965). Общая биомасса фауны зарослей в это время обычно колеблется в пределах 25—50 г/м³ (рис. 78, 79), в отдельных случаях достигая 100—120 г/м³. Заросли буквально кишат животными, среди которых наиболее многочисленны фитофильные кладоцеры (их численность составляет сотни тысяч на 1 м³, а местами достигает 200—400 тыс. при биомассе 12—16 г/м³). Средняя биомасса кладоцер в зарослях составляет 4—5 г/м³, в то время как в планктоне, собранном в воде между растениями, она втрое ниже. Отсюда видно, что фитофильные ветвистоусые в основном держатся на самих растениях, но не плавают. Кроме кладоцер в массе размножаются мелкие фитофильные олигохеты наидиды, численность которых достигает 40 тыс., биомасса 3 г/м³, а местами также остракоды, образующие иногда скопления в сотни тысяч экз./м³. В противоположность этому количество фитофильных хирономид в течение июля и августа уменьшается и к концу августа их значение становится второстепенным. Из других групп наиболее многочисленны циклопиды, особенно мелкие виды *Microcyclops* (Монаков, 1968).

Характер зарослей и место их расположения имеют значение для населяющей их фауны. Прежде всего при одинаковом составе зарослей замечается большая плотность населения на более мелководных участках. По данным Г. Л. Марголиной (1958), в августе 1956 г. биомасса животных среди разных растений — водяная гречиха, ежеголовник, манник, ситняг, стрелолист — была всегда выше (от 31.6 до 93.5 г/м³) на участках с глубиной менее 0.3 м, чем на более глубоких, где она составляла 7.1—30.9 г/м³. Это, очевидно, объясняется тем, что в более тонком слое воды растения образуют более густые заросли, в связи с чем и повышается концентрация фитофильной фауны.

Наблюдается различие плотности населения и в зарослях различных физиономических типов по В. Н. Беклемишеву (1949). По тем же наблюдениям Г. Л. Марголиной, наиболее богата фитофильная фауна в линейдах, т. е. в растениях с удлинёнными узкими листьями, но при этом только таких, у которых нет жестких стеблей и листья мягки. Это главным образом злаки лисохвост и полевица, выносящие длительное затопление и продолжающие вегетировать после осыхания дна: на них фитофильная фауна образует биомассу 46.8—77.9 г/м³. Из других линейд сравнительно богаты фауной осока и бекмания (биомасса 24—28.5 г/м³), в то время как заросли жестких растений без листьев в подводной части (тростник, водяной рис, ситняг) имеют наиболее бедное население (биомасса 2.3—6.6 г/м³).

Среднее положение занимают элодеиды, полностью погруженные в воду растения со стеблем, вдоль которого расположены листья (из них обследованы роголистник, разные виды рдестов и элодея), и амфибииды — водяная

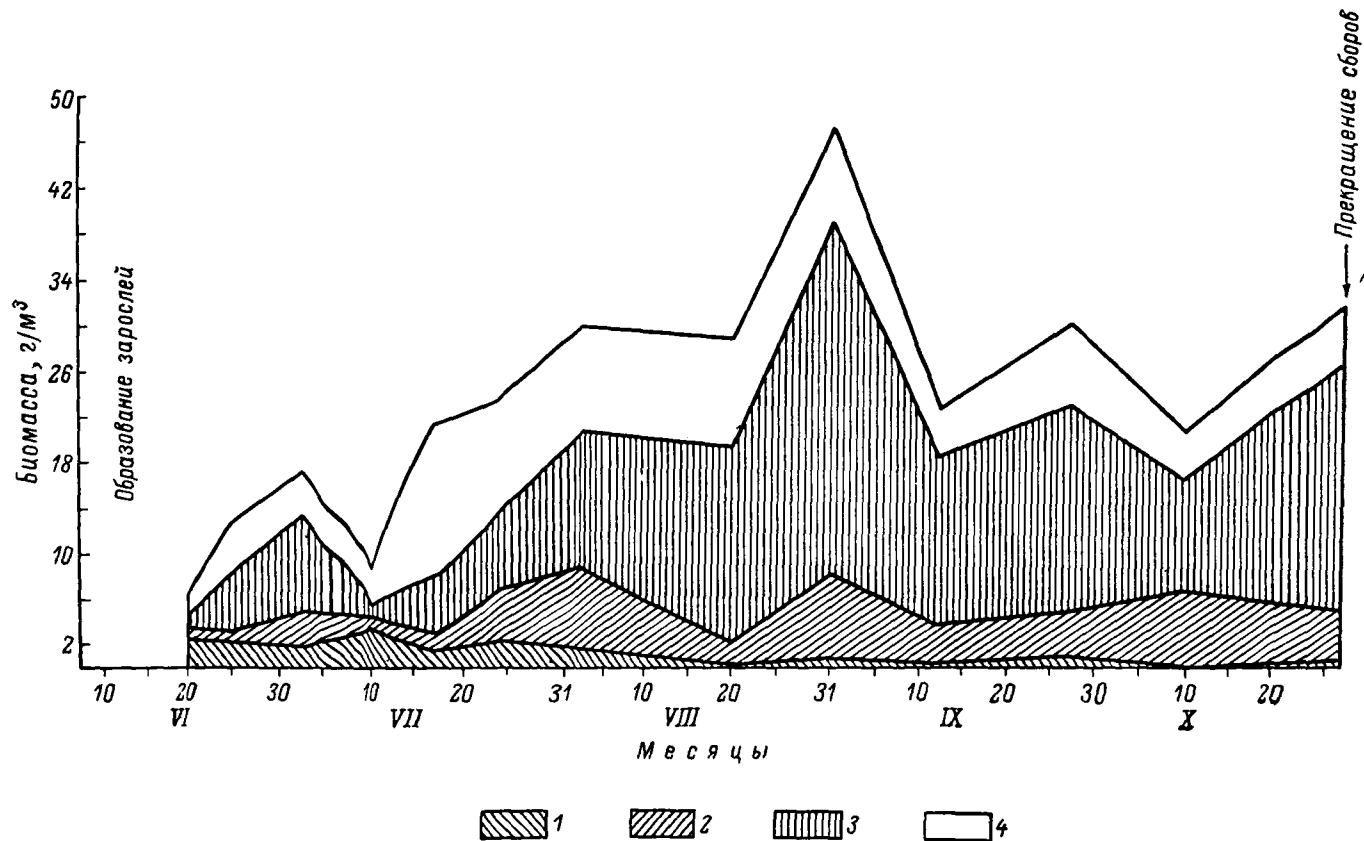


Рис. 78. Динамика средней биомассы фитофильной фауны в зоне зарослей в многоводном 1953 году.
1 — хирономиды; 2 — клadoцеры; 3 — катушки; 4 — остальные формы.

гречиха, ежеголовник, стрелолист (с широкими надводными, но иной формы подводными листьями). На них биомасса фитофилов колеблется между 13.7 и 33.5 г/м³.

Наибольшая биомасса фитофилов (101.7 г/м³) обнаружена на рдесте блестящем, относящемся к группе нимфеид (растений с плавающими листьями), но в Рыбинском водохранилище эта группа мало распространена. Хотя на растениях разных видов и типов плотность фитофильной фауны очень различна, состав ее сходен. Из моллюсков везде преобладают катушки *Anisus vortex*, кроме зарослей элодеи, где преобладает затворка *Valvata pulchella*, на других растениях очень немногочисленная. На нимфеидах, наиболее богатых фитофилами, и мягких линеидах, кроме полевицы, наблюдаются в массе олигохеты — наидиды, составляющие часто

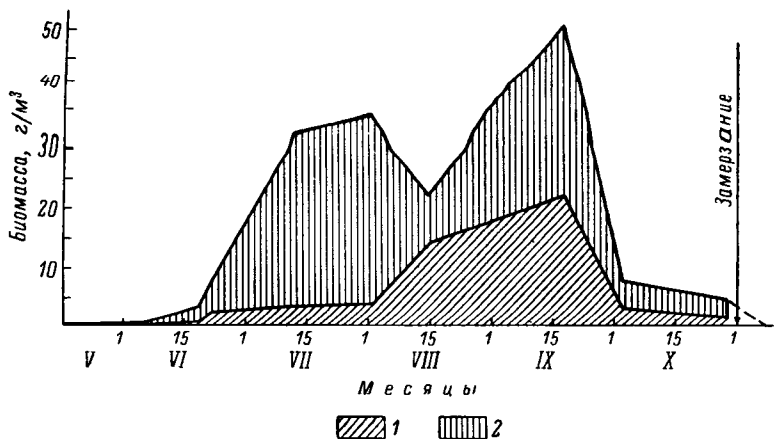


Рис. 79. Динамика средней биомассы фитофильной фауны в зоне зарослей в 1962 г.

1 — кладоцеры; 2 — остальные фитофилы.

более половины численности (но не биомассы). Наблюдается локализация личинок хирономид преимущественно на мягких линеидах и рдестах и их отсутствие на осоках. Некоторые виды хирономид обитают главным образом или даже исключительно на определенных видах растений. Таким образом, наибольшее богатство фитофильной фауны наблюдается не на гидрофитах — настоящих водных растениях, а на растениях земноводных и даже выносящих затопление луговых.

В течение августа в составе фауны зарослей происходят некоторые изменения. Появляются (уже с конца июля) отсутствовавшие ранее личинки стрекоз, поденок, сильно возрастает разнообразие и численность хидорид, личинок ручейников и жуков, хотя число форм и биомасса личинок хирономид убывают. В целом разнообразие фауны возрастает и происходит то, что наблюдается и в других водоемах, существующих более 2—3 месяцев: изменение весенне-летнего аспекта фауны, имеющего явственно временный характер, на летне-осенний, в котором проявляются черты фауны постоянного водоема.

При нормальном ходе уровня в Рыбинском водохранилище именно в период, когда фитофильная фауна достигает наибольшего развития и в ней появляются элементы фауны постоянных водоемов, в жизнь побережья вторгается резкий искусственный фактор: понижение уровня в результате его сработки и обнажение верхних горизонтов, на которых и локализуется основная часть зарослей макрофитов.

При обнажении дна часть подвижных форм уходит за отступающей водой, но основная масса животных остается на месте среди лежащих на дне густых зарослей. Последние в течение какого-то времени предохраняют грунт от высыхания, но рано или поздно оно, а за ним промерзание, наступают, и жизнь гидрофауны верхних горизонтов побережья замирает на 7—8 месяцев.

Описанная картина развития фауны заросшего побережья основана на наблюдениях 50-х годов, особенно на детальных исследованиях 1953 г. С тех пор площадь участков, занятых фитофильными биоценозами в водохранилище, уменьшилась. Однако прибрежные заросли в защищенных участках водоема остались, и характер наиболее распространенных зарослей изменился мало. Обследование зарастающего побережья в районе Борка в 1962 г. показало, что состав фитофильной фауны и ее сезонные изменения в основных чертах остались такими же, как в 1953, таковы же они и в настоящее время. Естественно, что водный режим данного и предыдущих годов сказывается на общей численности животного населения фитофильных биоценозов, на относительном обилии и биомассе их компонентов и на сроках происходящих в них сезонных изменений. Но имеющиеся материалы наблюдений недостаточны для сколько-нибудь полной характеристики этих зависимостей.

ИХТИОФАУНА

Ихтиофауна Рыбинского водохранилища формировалась из видов рыб, которые обитали в водоемах зоны затопления, а также за счет вселенцев, завезенных человеком или иммигрировавших из других водоемов системы водосбора.

Исследование ихтиофауны нового водоема началось в первые годы после сооружения плотины силами специалистов различных учреждений. Последние 18 лет основные ихтиологические работы на водохранилище производит Институт биологии внутренних вод АН СССР. Изучается биология рыб на разных этапах их жизненных циклов, структура и численность местных популяций, распределение, миграции и взаимоотношения рыб в биоценозах.

В методическом отношении работа строится по принципу регулярного обследования определенных и фиксированных биотопов путем облова их стандартным набором орудий лова (сети с шагом ячей от 14 до 70 мм, мелкочейные невода, мальковые и крупночейные разноглубинные тралы). Параллельно производится массовое мечение рыб в местах нереста, нагула и зимовки и исследуется поведение особей, несущих ультразвуковые передатчики или привязные поплавки. Полевые наблюдения сочетаются с лабораторными экспериментами.

В процессе формирования популяций рыб Рыбинского водохранилища достаточно четко различаются три этапа.

Первый этап характеризовался вспышкой численности фитофильных видов рыб, что было обусловлено появлением обширных мелководий со свежесозданной растительностью, защищенных затопленными лесами. Виды, имеющие сравнительно короткий жизненный цикл (плотва, щука, окунь), в эти годы стали использоваться промыслом и составили его основу. Ценные виды, каковы лещ, судак, налим, в промысле играли незначительную роль, так как их стада состояли преимущественно из неполовозрелых особей. В водохранилище проникли из оз. Белого снеток и ряпушка, снеток быстро достиг высокой численности. В защищенных затопленными лесами заливах нашли благоприятные условия обитания линь и карась, на которых базировался летний промысел.

На втором этапе увеличилась промысловая роль ценных видов рыб с продолжительным жизненным циклом (лещ, судак, налим), урожайные поколения которых появились в первые годы заполнения водохранилища, но половозрелости они достигли только в этот период. Несколько снизилась, но поддерживалась еще на довольно высоком уровне численность щуки, карася и линя. Освоили условия водохранилища и значительно многочисленнее стали синец и чехонь. В стаде снетка преобладали 2—3-летки и численность его резко колебалась по годам.

На третьем этапе быстро снижается численность большинства ценных видов рыб: леща, судака, щуки, налима. Почти совсем исчезли чехонь, линь и карась. Сохраняется пока высокая численность плотвы и сянца. Изменилась структура стада снетка: продолжительность жизни его увеличилась до 6 лет и колебания численности по годам стали менее резкими. Изменение особенностей водохранилища (разрушение затопленных лесов, увеличение площади песчаных грунтов, уменьшение зимних заморов) создало более благоприятные условия для сиговых рыб. Значительно увеличилась численность ряпушки, встречаются в уловах, хотя и единично, сиги и кубенская нельма, ввезенные в водохранилище в прошлые годы. Начал вновь заселять песчаные отмели водохранилища реофил елец.

Первый этап длился 7 лет (1941—1947 гг.) и закончился в момент наполнения водохранилища до проектной отметки. Второй этап был более длительным (1948—1959 гг.) и завершился после изменения условий воспроизводства рыб в результате сокращения нерестилищ фитофильных видов. В настоящее время ихтиофауна водохранилища находится на третьем этапе формирования, начавшемся в 1960 г. в результате продолжающейся перестройки ложа водоема и дальнейшего сокращения нерестовых площадей.

На каждом этапе параллельно с изменением условий воспроизводства рыб менялось численное соотношение их видов и характер распределения в водоеме.

Ихтиофауну Волги на участке, занятом теперь водохранилищем, подробно изучил А. А. Кулемин (1944). В первый год после заполнения водохранилища видовой состав рыб исследовали В. В. Васнецов (1950) и Л. И. Васильев (1950). Было установлено, что из 38 видов рыб, ранее встречавшихся в Верхней Волге, уже к 1948 г. осталось всего 27, но к ним прибавилось 2 вида (снеток и ряпушка), иммигрировавших из оз. Белого. Совершенно исчезли проходные рыбы: осетр, севрюга и белорыбца (Васильев, 1950; Васнецов, 1950; Антипова, 1961). Часть реофилов (подуст) в первые же годы выпала из прежнего состава ихтиофауны, другие (стерлядь, голавль) по мере ухудшения условий размножения — через несколько лет после заполнения. Численность у некоторых более эврибионтных видов (белоглазка, жерех) снизилась, и в настоящее время они встречаются единично только в верховьях речных плесов или в притоках. Массовыми стали рыбы лимнофильного комплекса.

После проведения в 50-е годы акклиматизационных работ в водохранилище прижились еще три вида рыб: кубенская нельма, рипус и кубенский сиг-нелмушка, а в последние годы (1969—1970) в водоем вселяется пелядь. Всего в водохранилище теперь насчитывается 33 вида рыб, относящихся к 10 семействам. Наиболее многочисленны карповые (14 видов).

Самыми массовыми в настоящее время остаются лещ, плотва и синец. Несмотря на падение их абсолютной численности, следующими по значению в промысле идут судак, щука, налим и окунь, а из рыб, не используемых промыслом, снеток, ерш, густера, уклея и ряпушка. Заметно возросло количество ельца и сома. Сильно уменьшилась популяция чехони и единично встречаются линь и карась. Дальнейшие изменения в последний

период идут в направлении увеличения численности планктофагов и моллюскоядной плотвы и снижения фитофилов-бентофагов (Гордеев, 1968).

На первом этапе формирования водохранилища (в период заполнения) имелись в избытке нерестилища для фитофильных рыб и удовлетворительные условия питания для бентофагов. Ухудшение условий размножения рыб началось на втором этапе и было обусловлено отмиранием затопленной наземной растительности и уменьшением площадей затопленных лесов. В этот период эффективному воспроизводству фитофилов способствовало чередование высоких и низких уровней наполнения водоема, обеспечивавшее частичное летование прибрежных мелководий.

На границе второго и третьего этапов резко усилился размыв грунтов водохранилища в результате повторения подряд нескольких маловодных лет и разрушения затопленных лесов. Началось сильное снижение численности фитофилов-бентофагов (лещ) и типичных обитателей литорали, как хищников (щука), так и мирных рыб (лινь, карась, язь).

На третьем этапе сильно уменьшается площадь заросшего побережья — мест нереста фитофильных рыб и убежищ молоди налима. Улучшаются условия обитания сиговых и других рыб, не связанных биологически с литоралью и участками прибрежной водной растительности.

Особи разных видов рыб распределены в водохранилище столь же неравномерно, как и в естественных водоемах, что определяется пятнистостью распределения занятых ими стадий. Участки с повышенной и относительно стабильной плотностью рыбного населения чередуются с резко обедненными районами. Между теми и другими существуют разнообразные переходы. В отличие от естественных, давно существующих водоемов водохранилище, особенно на первых этапах формирования, характеризуется большой динамичностью условий на всех без исключения стадиях. Это откладывает характерный отпечаток и на распределение рыб, которое также необходимо рассматривать в соответствии с этапами формирования нового водоема и его населения. Оценить эти изменения можно, сопоставляя схемы распределения рыб в три основных периода: 1947—48 гг. (окончание заполнения водоема), 1953—1955 гг. (массовое созревание первых урожайных поколений рыб) и 1965—1967 гг. (окончательное разрушение затопленных лесов, стабилизация процесса размыва ложа водохранилища).

Лещ. До образования Рыбинского водохранилища имел промысловое значение в реках Мологе, Шексне и Волге и составлял до 40% в уловах (Кулемин, 1944). Формирование стад леща в водохранилище началось сразу после зарегулирования стока рек. Первые урожайные поколения появились в 1942 и 1946 гг. (Васильев, 1955; Остроумов, 1957). К 1947 г. в новом водоеме уже имелась довольно многочисленная популяция леща, вылов его в этом году составил 4.4 тыс.ц, или 17.6% от общего улова. Характерной для взрослых особей была приуроченность их основных скоплений к средним и нижним участкам речных плесов (рис. 80, а). Наибольшие уловы давала прирусловая пойма. Однако значительные скопления рыбы образовались летом и в прибрежной полосе, где их облавливали неводами. Озерная часть водохранилища практически не была заселена лещом. По величине занятой площади самой крупной была группировка леща в северной части Шекснинского плеса, а наибольшую плотность имела южная волжская группировка. Отсутствие леща в Главном плесе объяснялось прежде всего исключительной бедностью его донного кормового населения (Овчинников, 1950). Имели, видимо, также значение недостаточная для активного расселения численность группировок (Антипова, 1961), наличие в озерной части труднопроходимых преград из массивов затопленного леса и сильное волнение. Все это определило четкую пространственную обособленность группировок особей разных плесов. В 1953—1955 гг. 60% уловов

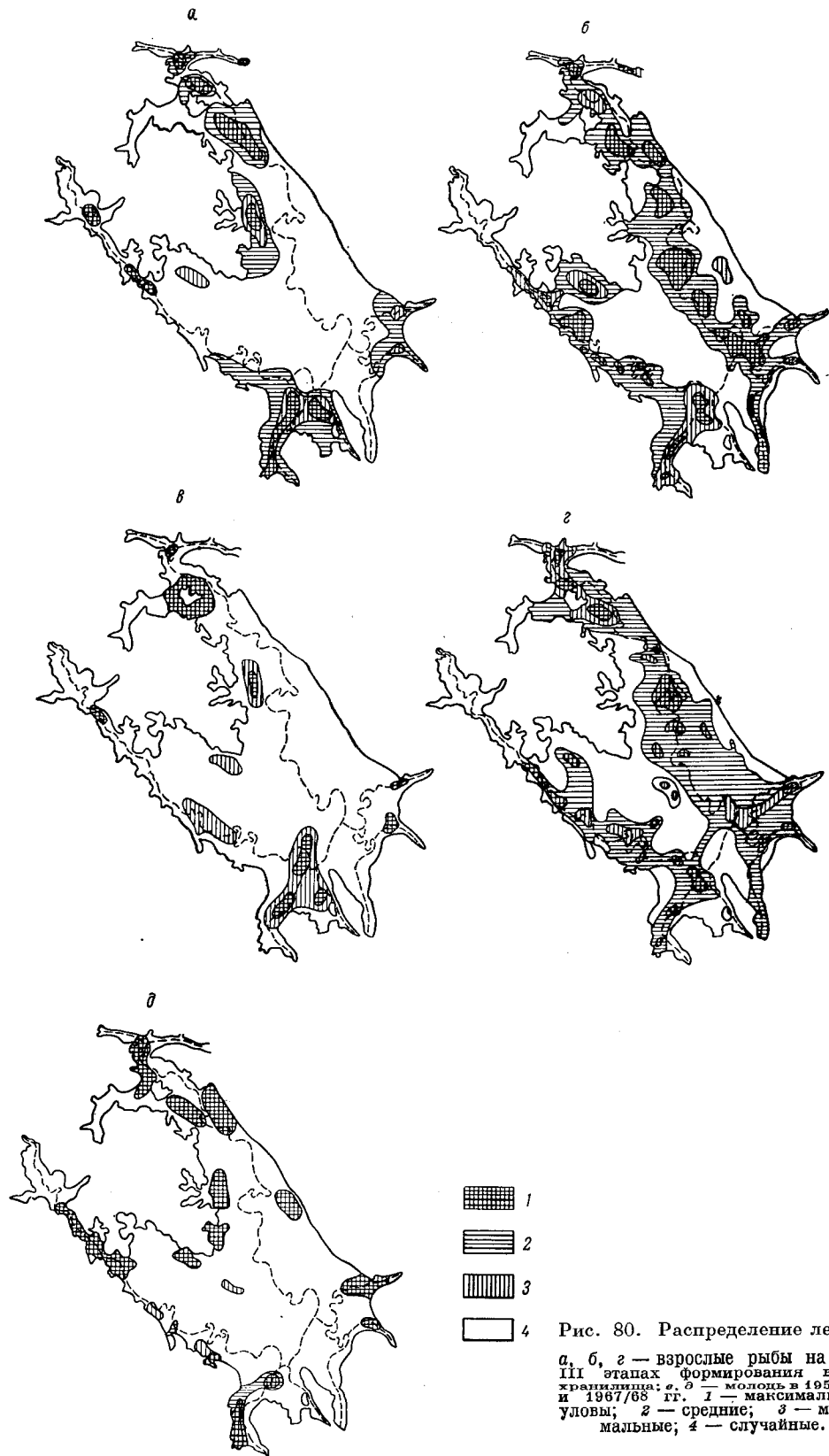


Рис. 80. Распределение леща.

а, б, г — взрослые рыбы на I—III этапах формирования водохранилища; д — молодь в 1953/54 и 1967/68 гг. 1 — максимальные уловы; 2 — средние; 3 — минимальные; 4 — случайные.

леща составили особи первых урожайных поколений (Остроумов, 1955), но численность старших возрастов еще оставалась сравнительно высокой. В последний период вследствие чрезмерной интенсивности промысла и ухудшения условий воспроизводства наблюдается омоложение стад.

В 1953—1954 гг. после пополнения взрослой части популяции особями урожайного поколения 1946 г. общая картина распределения леща в водохранилище резко изменилась (рис. 80, б). Образовались значительные по площади скопления в Главном плесе, расположившиеся вдоль старых русел рек на участках с развитой поймой или там, где эти русла образовали изгибы и принимали притоки. По сравнению с 1947 г. ареал популяции леща увеличился почти в 2 раза. В частности, распределение молоди леща в 1953—1954 гг. (рис. 80, в) указывает на то, что нерест происходил как в речных плесах, так и в прибрежье Главного плеса. Обилие молоди наблюдалось в южной половине водоема.

Распределение леща в 1965—1967 гг., т. е. через 10—12 лет после предыдущего обследования, указывает на еще большее расширение ареала популяции (рис. 80, г) и освоение ею всех участков илонакопления в Главном плесе, в том числе и удаленных от старых русел крупных рек. Одновременно происходит большая концентрация особей в скоплениях и увеличение числа мелких скоплений. Резкие изменения количества и качества нерестилищ фитофильных рыб, происшедшие за годы, предшествовавшие последним, привели к сокращению численности целого ряда местных группировок леща, начавших формироваться в собственно озерной части водохранилища вдоль ее западного и восточного побережий. Полностью исчезли локальные стада, размножавшиеся ранее вдоль южного побережья.

В 1967—1968 гг. лещ размножался только на хорошо защищенных участках заливов и в устьях впадающих в водохранилище рек. Наибольшее значение для воспроизводства популяции приобрели средние части прибрежий Моложского, Шекснинского и Волжского плесов. Молодь леща, особенно в первый год жизни, строго локализовалась в районе нерестилищ (рис. 80, д).

Перемещения в поисках пищи, образование скоплений в местах, богатых бентосом, рассеянный поиск и нагул в одиночку или небольшими группами на малокормных участках определяют характер летнего распределения леща в водохранилище.

Анализ траловых и сетных уловов леща, ежегодно производимых в водохранилище исследовательскими орудиями лова, позволяет наметить районы его массовых скоплений во время нагула и оценить утойчивость этих скоплений. По многолетним данным вычислены процентные соотношения уловов леща стандартными порядками ставных сетей с ячейей от 14 до 70 мм на различного типа участках водохранилища в период июнь—сентябрь (табл. 126). Можно видеть, что основная масса леща во время

Т а б л и ц а 126

Уловы леща на различных участках водохранилища

Характер улова	Ложа рек	Затопленная пойма и открытое прибрежье	Защищенное прибрежье
Уловы, % от общего вылова	32	7	27
в том числе:			
зрелых	86	54	62
незрелых	14	46	38
Встречаемость в сетных порядках, %	89.4	29.3	67.8

нагула ловится на бывших руслах рек и в прибрежной мелководной зоне, защищенной от волнения. Количество рыб на пойме в это время значительно ниже. На русловых участках нагуливается преимущественно крупный половозрелый лещ, тогда как на других заметную роль играют молодые незрелые особи в возрасте не старше 6—7 лет (начало созревания).

Наиболее высок прилов неполовозрелых рыб на пойменных участках, причем здесь в сравнительной отдаленности от берега нагуливаются особи не моложе 2—3 лет, а 1—2-годовалая молодь придерживается побережья. Уловы леща на руслах остаются сравнительно высокими до глубокой осени, и скопления его здесь можно считать устойчивыми. На пойме скопления отсутствуют, лещ здесь ловится единичными экземплярами и лишь изредка попадаются небольшие проходящие стаи, видимо, меняющие места нагула. Продолжительность пребывания жирующего леща на прибрежных мелководьях и величина его скоплений здесь определяются степенью защищенности участка от ветра. Зависит она также от высоты уровня в данном году и от характера его летней сработки: в маловодные годы и при быстром падении уровня летом площади мелководий, богатые кормовыми беспозвоночными, сокращаются и используются меньшим числом рыб.

Уловы леща на прибрежных участках бывают более высокими при нагонном ветре средней силы (3—5 баллов) и достаточной продолжительности или при штилевой погоде, установившейся после сильного волнения, и слабом ветре с берега, не вызывающем сгона воды. При сильных продолжительных ветрах, вызывающих сгон воды или ее интенсивное перемешивание и взмучивание, величина уловов резко падает.

Анализ траловых уловов леща, нагуливающегося на бывших руслах рек, показывает, что здесь находятся рыбы различного размера (от 100 до 480 мм), относящиеся к разным возрастным группам, достигшие половой зрелости и незрелые. Соотношение последних в уловах заметно меняется в течение года (табл. 127).

Т а б л и ц а 127

Уловы леща на руслах (в экз. за 30 мин. траления) в 1953—1958 гг.

Категория рыб	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь
Незрелые размером 100—200 мм	8	3	2	2	33	80	12
Зрелые размером 290—480 мм	12	18	12	24	35	44	1
Улов в целом	20	21	14	26	68	124	13

В июле основная масса леща временно покидает русло и держится разреженно на прилегающих участках поймы, где питается детритом, олигохетами и моллюсками. В августе количество крупных особей на руслах вновь увеличивается, а в сентябре появляется мелкий лещ, причем количество того и другого продолжает увеличиваться и в октябре достигает максимума с преобладанием в уловах мелкого леща. Массовый подход последнего на русла вызывается заметным улучшением здесь условий питания в результате осеннего повышения численности и биомассы мотыля и олигохет. Увеличение количества леща на руслах в октябре может быть связано также с падением уровня и обсыханием части мелководий, а кроме того, с понижением температуры воды у побережья. По данным Т. Н. Курдиной (1958), на русле у дна температура воды в это время на 3—5° выше, чем в побережье. Таким образом, перемещение дает лещу возможность несколько продлить нагульный период.

В конце октября—ноябре, после резкого понижения температуры воды перед ледоставом, лещ прекращает питаться и покидает русла. Лишь небольшая часть мелких особей еще задерживается на русле и, видимо, зимует на его склонах и на прилегающих участках поймы.

Ареал стада не остается постоянным, а испытывает значительные сезонные и многолетние колебания. Наиболее компактно группировка бывает размещена весной — в мае, когда на нерестилища приходят производители и здесь же в более прогретой литорали концентрируется начавшая нагул молодь. В начале лета после ухода мигрантов образуются два ядра скоплений особей стада, которые сохраняют свою топографию до глубокой

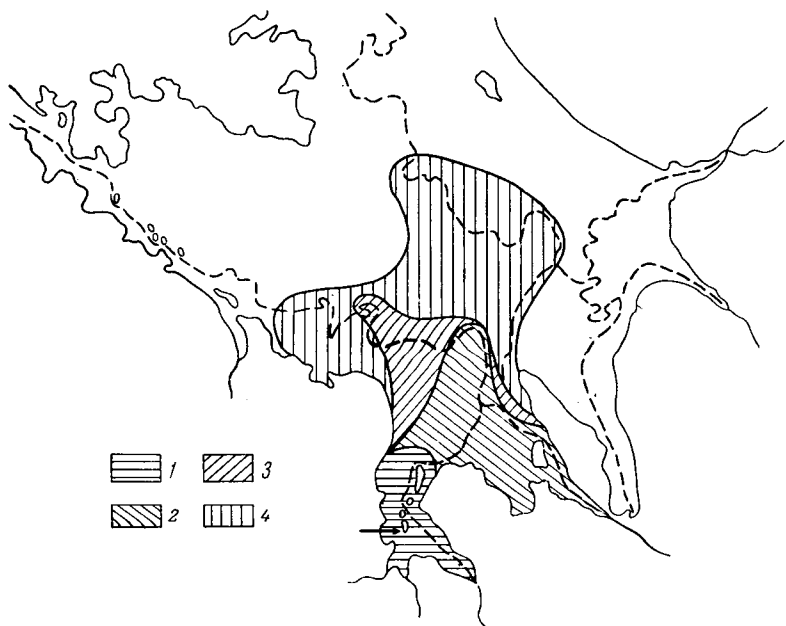


Рис. 81. Многолетние изменения ареала местной популяции леща.

1 — 1957, 1965, 1967 гг.; 2 — 1958, 1962 гг.; 3 — 1960, 1964, 1966 гг.; 4 — 1959, 1963 гг. Стрелка — нерестилища.

осени. В декабре—январе ареал достигает максимального размера, а в феврале—апреле он вновь сокращается в результате начинающегося движения рыб в район их нерестилищ.

Протяженность зимних миграционных путей и ареал стада леща (рис. 81) увеличиваются в одни годы, очень невелики в другие и находятся в определенной зависимости от высоты уровня в начале зимы и величины его последующей сработки (табл. 128). Чем ниже осенний уровень и чем больше его падение зимой, тем дальше в глубь водоема скатывается рыба.

Данные массового мечения леща (Поддубный, 1959, 1960б, 1966б) показали, что в июне—июле (рис. 82, а) после икрометания и по мере прогрева водных масс низовьев речных плесов начинается откочевка части особей в глубь водоема для нагула. Наиболее активно этот процесс происходит на русловых участках в верховьях Шекнинского и Волжского плесов. Столь же регулярен выход части отнерестившихся рыб и среднеразмерной молоди из притоков в их устьевые участки и прилегающие районы Главного плеса. Вместе с тем большинство взрослых рыб и молоди в июне—июле еще остается на нагул в районе нерестилищ. Скатившиеся в устьевые участки рыбы не проникают далеко в глубь Главного плеса. Основные скопления

Зимние миграции особей стада леща и соотношение уровней воды

	1960	1961	1962	1963	1964	1965	1966	1967
Протяженность миграции (км от нерестилищ до максимально удаленной точки зимовки)	50	40	45	100	60	20	60	25
Отметки уровня на 1 января	100.0	99.6	100.0	98.7	98.4	100.6	99.9	100.0
Сработка уровня к марту, м	2.4	0.3	1.8	2.0	0.8	0.6	2.5	0.8

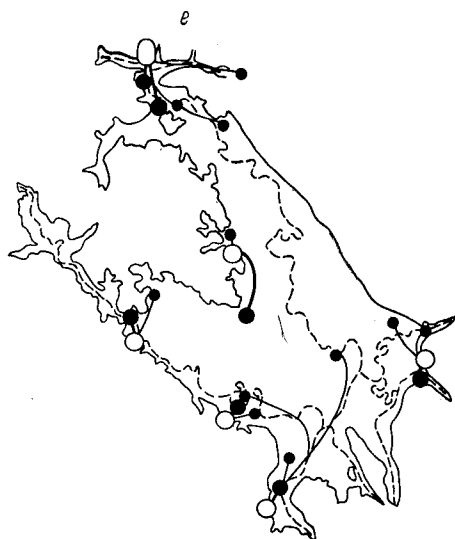
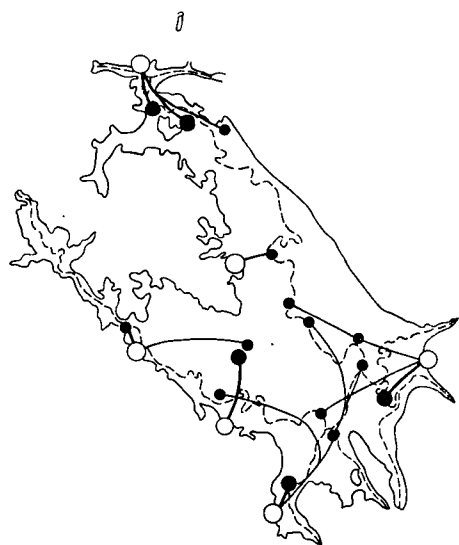
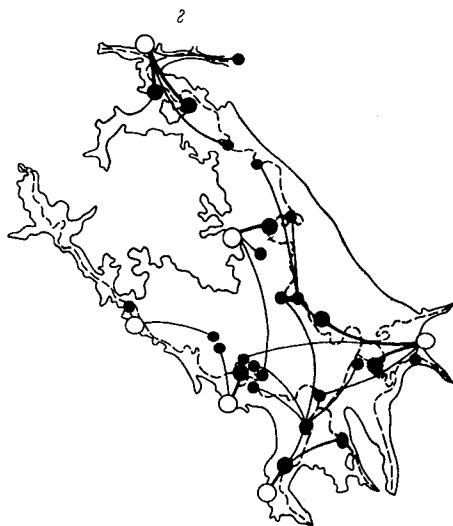
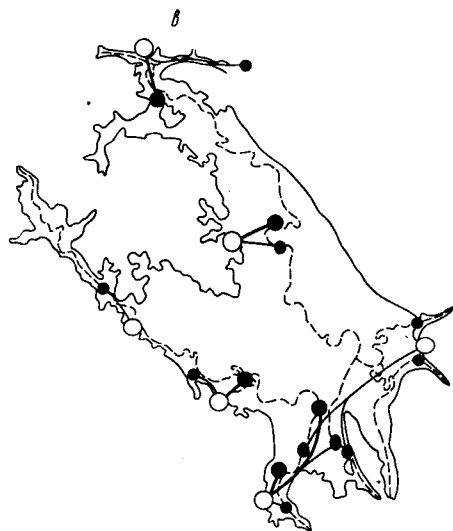
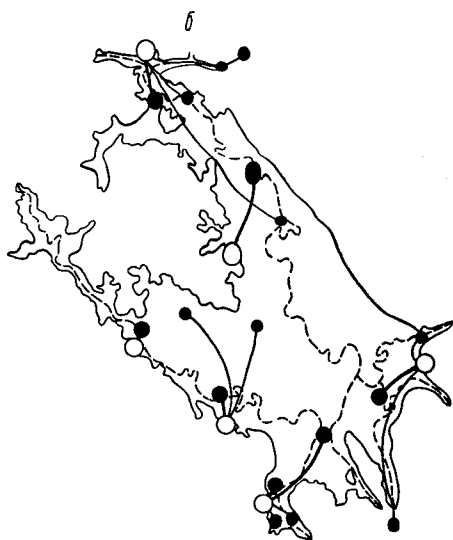
леща Волжского плеса локализуются в районе прежнего слияния Волги и Мологи, а в Шекснинском плесе в районе выше устья р. Суды и выхода из Коротовского залива. Рыба западного побережья группируется на прирусловой пойме Мологи, а восточного — в районах торфяных сплавин и также вдоль стариц старого русла Шексны. У леща юго-восточного сектора водохранилища четко проявляется тенденция к скату в нижний бьеф Рыбинской ГЭС.

Если в предыдущие месяцы нагульные скопления только начинают формироваться и активность поисковых пищевых перемещений рыб еще довольно высока, то в августе—сентябре (рис. 82, б) местоположение этих скоплений определяется достаточно четко. Устойчивые крупные скопления леща обнаруживаются в верховьях и низовьях речных плесов и в Главном плесе на участках с развитой системой затопленных озер и стариц рек. Несколько выше в Шекснинский плес поднимаются особи, размножавшиеся в районе Центрального мыса и у восточного побережья Главного плеса. На кромке массива торфяных сплавин Центрального мыса оказывается часть рыб, находившихся весной в прибрежной зоне северо-западного и западного берегов. Четко дифференцируется на две группировки популяция Шекснинского плеса. В юго-восточном секторе водохранилища продолжается скат рыб в нижний бьеф Рыбинской ГЭС. Резкое похолодание в октябре—ноябре, осенняя сработка уровня воды с частичным осушением прибрежной полосы, повышение проточности речных плесов и притоков и ледостав вызывают вторую волну ската особей, нагуливавшихся в речных плесах, в Главный плес (рис. 82, в). Нагульные скопления в Главном плесе распадаются, рыба выходит с кормовых участков русел и стариц на близлежащую пойму. Здесь в это время она малоактивна и ставными орудиями не улавливается. В речных плесах и притоках, ставными сетями в указанный период ловят леща, спускающегося в предустьевые участки. Скатываются в Главный плес рыбы, поднимающиеся из него в июле—сентябре вверх по Шексне, и, напротив, поднимаются вверх и концентрируются в устье р. Суды и на прилегающих к нему участках леща, нагуливавшиеся в районе Коротовского залива.

В январе—феврале (рис. 82, г), т. е. в зимний подледный период, по мере дальнейшего падения уровня и наступления в результате работы ГЭС импульсного режима проточности водохранилища начавшийся в октябре—ноябре скат рыбы из плесов и притоков резко активизируется, достигает максимума в январе и заканчивается в феврале. Масса особей леща ока-

Рис. 82. Сезонное распределение меченого леща.

а — июнь—июль; б — август—сентябрь; в — октябрь—ноябрь; г — январь—февраль; д — март; е — апрель—май. Белые кружки — места выпуска; черные кружки — районы вторичной поимки разных по числу особей групп рыб.



зывается смещенной в Главный плес, где образует отдельные очаговые зимовальные скопления. Одновременно не менее значительная часть популяции, включающая не только молодь, но и взрослых рыб, продолжает находиться в плесах и притоках, образуя здесь на пригодных для этого участках поймы и русла скопления. Эти скопления легко обнаруживаются при подледном неводном лове.

Зимовальные скопления леща в Главном плесе и в предустьевых участках речных образуются на прирусловой пойме преимущественно в тех же местах, где летом и осенью ловились нагуливающиеся особи. Наиболее далеко от нерестилищ «своего» района проникают в подледный период рыбы Волжского плеса и юго-восточного сектора Главного плеса. Очень ограничен выход леща из Шекснинского плеса. Скопления зимующих рыб в Главном плесе состоят из групп особей, пришедших сюда из разных районов, а также из рыб, нерестилища которых расположены в притоках Главного плеса. Последние, как это можно проследить во все сезоны года, перемещаются на значительно меньшие расстояния. В начале марта в большинстве районов Главного плеса еще сохраняется зимнее распределение рыб (рис. 82, *д*). В конце месяца и особенно в момент поступления талых вод зимующий лещ резко активизируется и начинает преднерестовые перемещения в речные плесы и притоки. Раньше других совершают эти перемещения рыбы, зимовавшие в низовьях речных плесов.

В апреле—мае перед вскрытием водохранилища и вскоре после его освобождения от льда подавляющее большинство особей леща, меченых в прошлом году, как половозрелых, так и неполовозрелых, оказывается в районе тех нерестилищ, где они были выпущены (рис. 82, *е*). За 14-летний период мечения не было зарегистрировано ни одного случая поимки взрослых рыб данного участка на другом нерестилище. Судивительным постоянством все производители, меченные весной в той или иной части прибрежной полосы речного плеса или в устье притока, возвращаются весной следующего года именно в этот приток или на этот участок побережья.

Таким образом, для популяции леща характерно наличие территориальных группировок, обособленных в период икрометания от соседних группировок, но имеющих общие с ними места нагула и зимовок. Каждую группировку составляют оседлые рыбы, не уходящие далеко от нерестилищ, и мигрирующие. Четко выражена их миграционная активность только в период преднерестовой миграции ранней весной или (у части рыб) во время предзимовальной миграции осенью.

Группа мигрантов ежегодно пополняется молодыми рыбами, еще не созревшими и обитавшими ранее оседло. У рыбинского леща это 5—6-годовалые особи. В этом возрасте у них происходит смена этапов развития, сопровождающаяся изменениями в обмене и пищевых потребностях (Житенева, 1962). Однако стремление включиться в группу мигрирующих рыб проявляется далеко не у всего поколения. Нагульная миграция представляет собой до известной степени пассивный скат, во время которого направленное по течению движение чередуется с длительными остановками на местах скопления пищи. Численное соотношение оседлых и мигрирующих рыб довольно сильно варьирует в разных группировках и, видимо, не является постоянным ни для одной из них, а зависит от урожайности отдельных поколений и от условий, в которых они формировались.

Синец. До образования водохранилища в уловах встречался постоянно, но не достигал высокой численности (Кулемин, 1944). В 1947 г. синец имел относительно большую плотность скоплений в низовьях Волжского плеса, на кромке затопленных лесов в юго-восточном секторе водохранилища и на северо-западе, вдоль северного побережья распыленной части Моложского плеса (рис. 83, *а*). В Шекснинском плесе он отсутствовал.

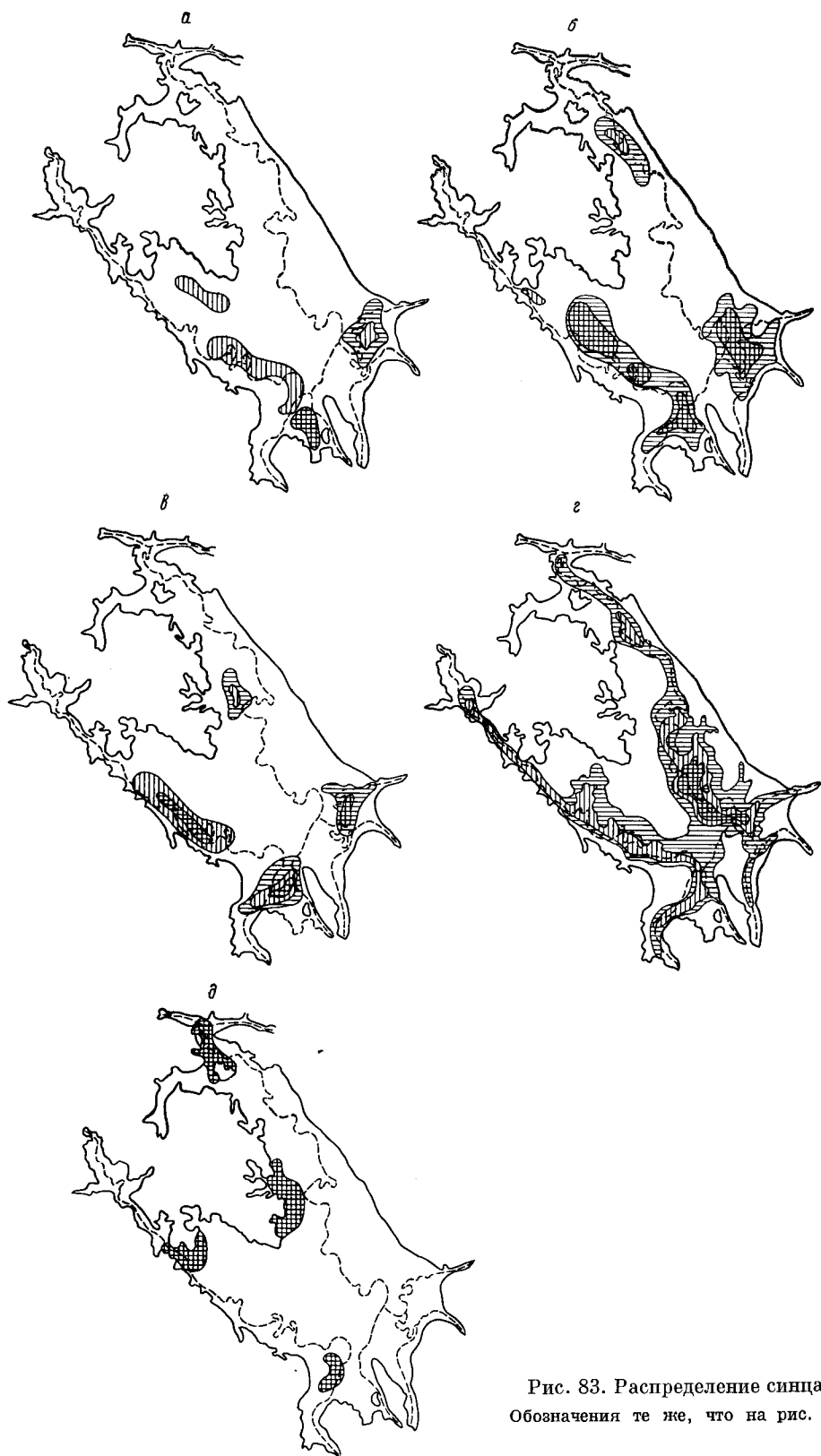


Рис. 83. Распределение синца.
Обозначения те же, что на рис. 80.

К 1953—1955 гг. синец начал активно расселяться в Главном плесе, образовав обширные скопления в юго-восточной части и на выходе из Моложского плеса в северо-западном секторе водоема (рис. 83, б). Появился он и в Шекснинском плесе. Основные скопления молоди синца в течение второй половины лета и осенью обнаруживались в эти годы только в низовьях Волжского и Моложского плесов и лишь единично сеголетки ловились в Главном (рис. 83, в). К 1965—1967 гг. синец полностью освоил Главный плес, его численность резко увеличилась и он стал наиболее часто встречаемой в пелагиали рыбы (рис. 83, г). Наибольшие его скопления в западной части водохранилища остались на бывшем русле и в пойме Мологи, что было отмечено уже 10 лет назад. Участки повышенной численности синца в восточном секторе водохранилища оказались теперь значительно дальше от берегов. Полностью освоил синец всю северную часть водохранилища, проникнув в верховья Шекснинского плеса. Скопления молоди синца, по данным съемок 1967 и 1968 гг., в отличие от предыдущего периода резко разобщены территориально (рис. 83, д). Уменьшилось число участков повышенной численности молоди, совершенно исчезли они в Главном плесе водохранилища. Это обусловлено отмеченным выше резким сокращением нерестовых площадей фитофильных рыб. Наибольшие по плотности скопления молоди обнаруживаются теперь в нижней части Моложского плеса, в устьях крупных заливов северного побережья и средней части Шекснинского плеса, т. е. там, где в настоящее время сосредоточены основные нерестилища. Заметно снизилось для воспроизводства этого вида значение прибрежных мелководий западного побережья водохранилища, обеспечивавших в предыдущее десятилетие наряду с Волжским плесом основное поступление молоди.

Промысловой численности синца в Рыбинском водохранилище достиг на 8—9-м году существования водоема. Уловы его начали резко возрастать с 1953 г. и сохраняются на высоком уровне и в настоящее время. Возрастная структура популяции синца, жизненный цикл которого короче, чем у леща, с появлением урожайных или неурожайных поколений меняется очень резко. В последние годы, как и в начальный период формирования популяции, численность синца в основном определяется одним урожайным поколением, тогда как в период бурного роста его численности таких поколений бывало по несколько. В Рыбинском водохранилище максимальная абсолютная численность особей синца, достигших промыслового размера, колеблется в разных нагульных скоплениях в пределах 78—260 экз./га. Общая численность промыслового запаса, учтенная по нагульным скоплениям, составила летом 1966 г. 6922 тыс. шт. (Поддубный и Гордеев, 1968).

В отличие от леща, ведущего придонный образ жизни, синец большую часть года обитает в толще воды. Его производители после нереста быстро покидают литораль и выходят в озерную часть водоема, где и находятся до следующей нерестовой миграции. Молодь синца тоже более активна. Она быстрее покидает заросшие участки побережья (Ильина, 1968) и, образуя стаи, выходит в пелагиаль над открытой литоралью и сублиторалью. Исследования на экологических полигонах (Поддубный и Гордеев, 1966; Поддубный и др., 1968) показали, что основу большинства скоплений взрослых особей летом и зимой составляют самки, а изменения численности в основном вызываются подходом и уходом незрелых особей и самцов. Рассматривая перемещения трех нерестовых группировок синца в Рыбинском водохранилище (рис. 84, а), можно убедиться, что и у этого вида, несмотря на стайный пелагический образ жизни, четко проявляется локализация особей в определенной части акватории, а величины осваиваемых площадей в значительной мере определяют гидрофизическими особенностями участков водоема, прилегающих к нерестовому. Если в мае все половозрелые особи находятся близ своих нерестилищ или непосредственно

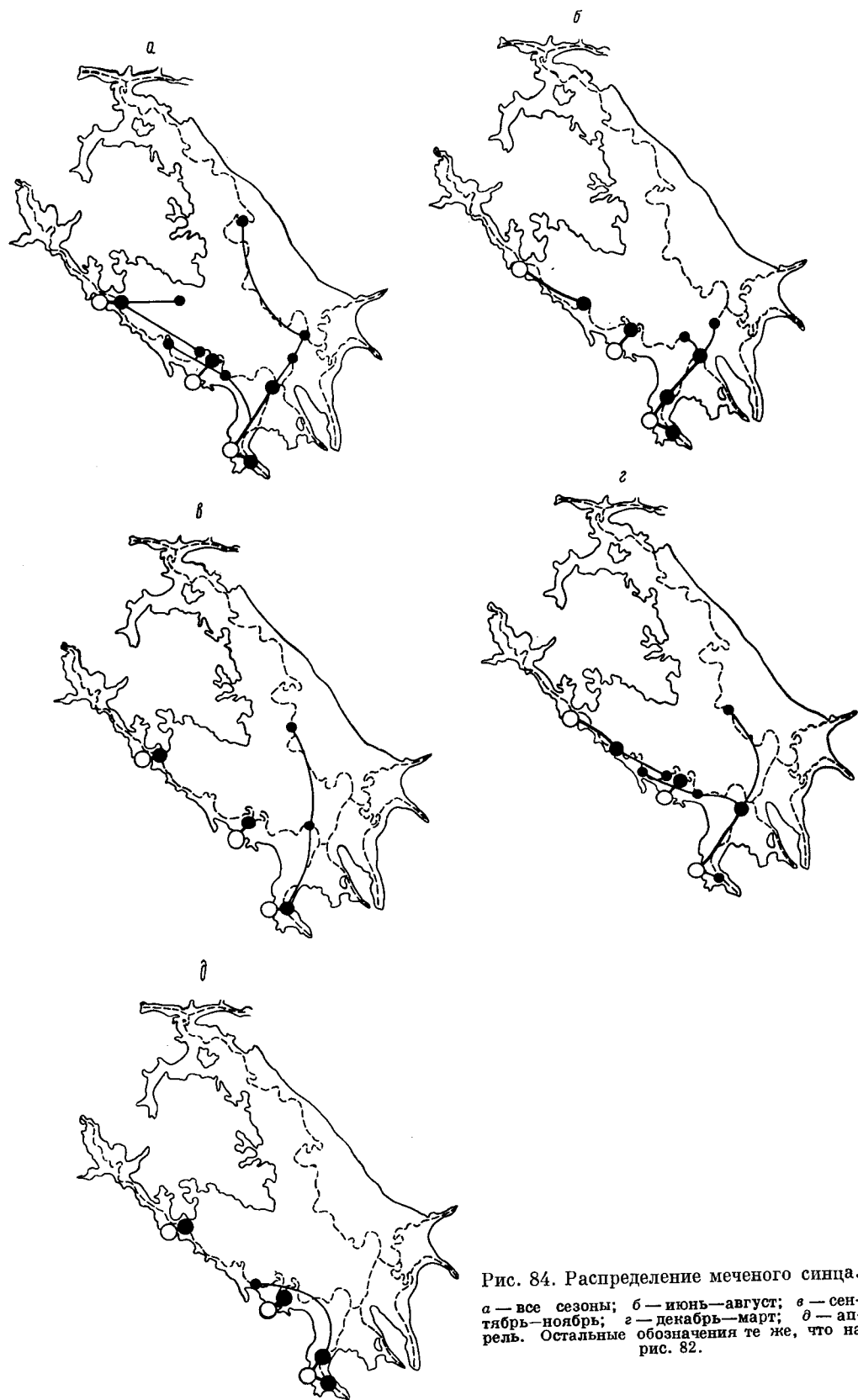


Рис. 84. Распределение меченого сига.

а — все сезоны; б — июнь—август; в — сентябрь—ноябрь; г — декабрь—март; д — апрель. Остальные обозначения те же, что на рис. 82.

на них, то в июне—августе (рис. 84, б) рыбы группируются в двух районах — в низовьях притоков близ нерестилищ (меньшая часть) и в озерных зонах аккумуляции кормовых объектов над бывшими руслами рек. Отдельные особи скатываются в нижний бьеф. В сентябре—ноябре (рис. 84, в) часть рыб, закончивших нагул, поднимается против течения в речные плесы или подходит к берегу. Движение против течения в этот период очень характерно для группировок синца в различных плесах водохранилища (Поддубный и др., 1968) и оно может иметь последствием заход рыб в чужой участок. Зимой (в декабре—марте) часть рыб, зашедших в плесы, по мере падения уровня, видимо, вновь скатывается в Главный плес, а в нем отходит на глубокие участки, наиболее благоприятные для зимовки (рис. 84, г). Скатываются и рыбы, зашедшие в чужие плесы с тем, чтобы в апреле (рис. 84, д) начать нерестовую миграцию в свои притоки. Эта миграция может происходить не только вдоль бывших русел рек, но и по мелководью.

Миграционные циклы синца различны у особей, нагуливавшихся в нижней части речных плесов и далеко выпешших в Главный плес, и имеют несколько иной характер, чем у леща, который не совершает массовых кратковременных осенних подъемов против течения в плесы и притоки с последующим, видимо вынужденным, скатом под льдом.

Основными периодами развития популяции синца Рыбинского водохранилища за истекшую четверть века нужно считать следующие: период роста численности нерестовой популяции, период расселения особей урожайных поколений из речных плесов в Главный и освоения ими новых нерестовых и нагульных ареалов, период слияния местных группировок в результате выпадения некоторых нерестилищ и перемещения основных нерестовых скоплений в северо-западный и северный секторы водохранилища.

Плотва. До создания водохранилища плотва была широко распространена в бассейне Верхней Волги и имела высокую численность. Различают две ее формы (Кулемин, 1944). Одна из них, наиболее многочисленная, обитала в озерах и старицах Молого-Шекснинской низменности. Питалась она в основном водорослями (макрофиты и зеленые нитчатые водоросли). Вторая населяла реки Волгу и Мологу. Основным ее кормом были моллюски.

Популяция плотвы, населяющая Рыбинское водохранилище, сформировалась и достигла высокой численности на 4—5 году существования водоема. В это время, т. е. в 1945—1946 гг., в уловах плотвы преобладали половозрелые особи, появившиеся уже в водохранилище и принимавшие участие в размножении (Васильев, 1955).

Из схемы распределения уловов плотвы в 1947 г. (рис. 85, а) очевидно, что на первом этапе формирования водохранилища основным местом обитания ее являлась прибрежная мелководная зона и прилегающие к ней участки затопленной поймы. Устойчивые скопления плотвы обнаруживались в это время только в устьях мелких рек, в зоне торфяных массивов и в прибрежных затопленных лесах. В открытых участках водохранилища плотва отсутствовала совершенно. Такое положение сохранялось вплоть до 1953—1954 гг., а уже в следующие 2 года плотва встречалась в Главном плесе в значительном количестве, быстро освоив весь его юго-западный сектор (рис. 85, б). Несколько расширилось распространение взрослых особей и в районе торфяных островов. Увеличилась численность молоди плотвы. Она начала в массе встречаться не только в прибрежье, но и в низовьях речных плесов и в озерной части водохранилища перед устьями притоков (рис. 85, в). К 1967 г. плотва освоила все основные биотопы дрейсены в Главном и речных плесах (рис. 85, г). Еще больше возросла численность молоди плотвы и увеличился ее вынос в Главный плес (рис. 85, д).

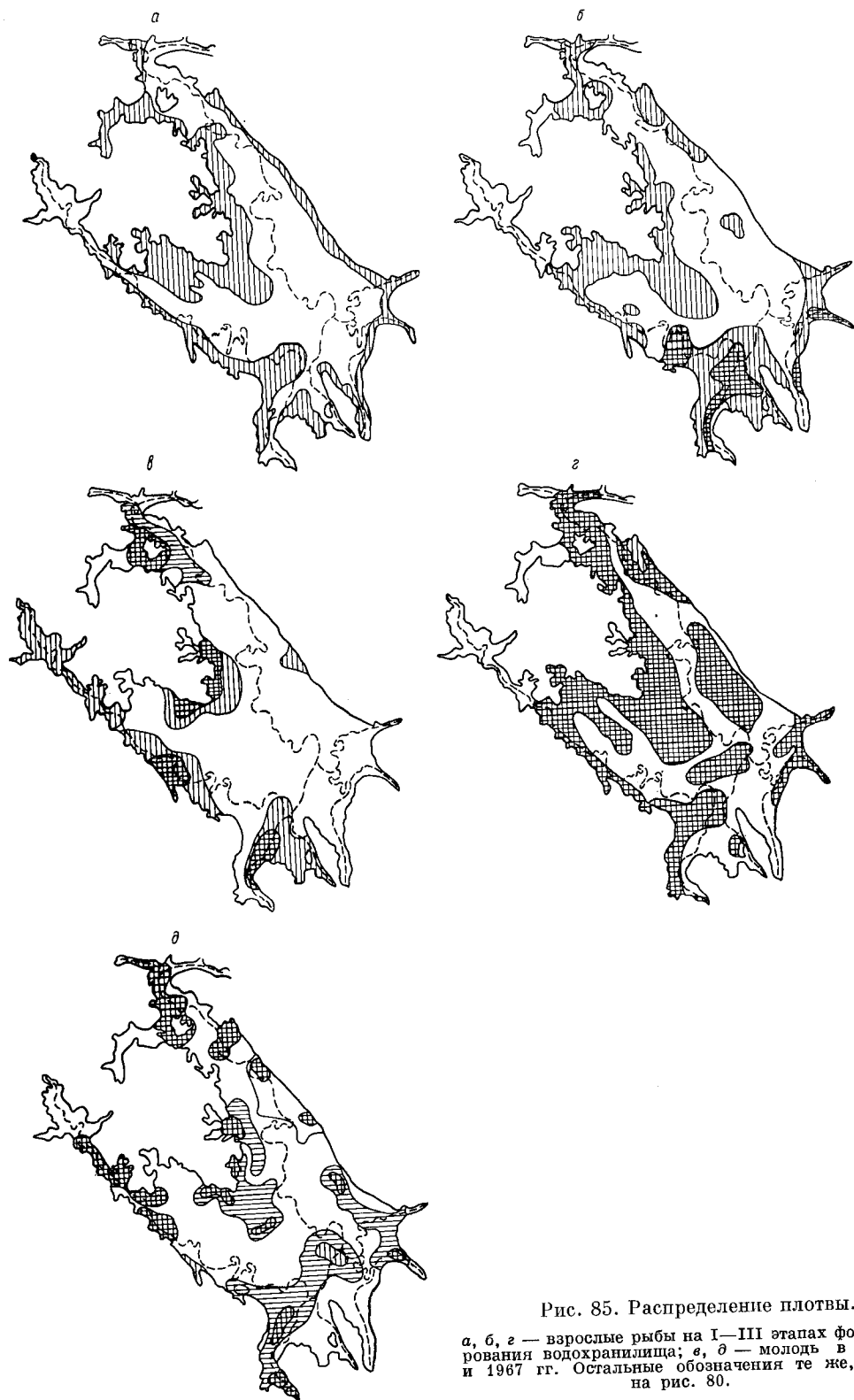


Рис. 85. Распределение плотвы.

a, б, в — взрослые рыбы на I—III этапах формирования водохранилища; *г, д* — молодь в 1954 и 1967 гг. Остальные обозначения те же, что на рис. 80.

На основании анализа уловов плотвы в различных участках водохранилища схема ее перемещений представляется следующим образом. Весной (май) все половозрелые особи популяции устремляются в прибрежную зону для икрометания. Вскоре после нереста (начало июня) часть их выходит в открытые плесы и, начав нагул, постепенно проникает все дальше в глубь водохранилища. Нагульные скопления плотвы сохраняются в Главном плесе до глубокой осени. Встречается она здесь и в подледный период, но основная масса моллюскоядных рыб зимует на участках затопленных водохранилищем пойм рек ближе к прибрежной полосе, куда и устремляется с началом весеннего половодья. Взрослые растительноядные особи и большая часть потомства обитают в прибрежной зоне или в притоках. Перемещения их ограничены.

Чехонь. Имея широкое распространение в Верхней Волге и удельный вес в речном промысле до 10—15% общего вылова рыбы (Кулемин, 1944), чехонь в первые годы после заполнения Рыбинского водохранилища обладала достаточным для массового размножения резервом производителей. Поэтому численность ее популяции в водохранилище сразу же начала повышаться (Васильев, 1955). Основными местообитаниями чехони в первое время оставались сохранившиеся более высокую проточность участки речных плесов. Но уже в 1947 г. она стала образовывать промысловые скопления в нижней части речных плесов (рис. 86, а), а к 1953—1954 гг. широко распространилась в озерную часть водохранилища, образовав скопления в юго-восточном секторе водоема, на выходе из Моложского плеса и в ряде участков на границах затопленных лесов в прирусловых районах Главного плеса (рис. 86, б). К этому времени относится начало освоения чехони промыслом (Поддубный, 1955, 1958а, 1958б). Заметно возросли темп ее весового роста, упитанность, продолжительность жизни. Изучение распределения ранней молодежи наряду с полевыми экспериментами по инкубации икры чехони позволило установить наличие в популяции двух экологических форм — озерной и речной (Поддубный, 1958б).

Существенную роль в питании молодой чехони играют насекомые. В первые годы в районах затопленных мертвых лесов насекомых было больше, чем на открытых участках, и это привлекало к ним нагуливающуюся молодь (рис. 86, в). После разрушения лесов картина распределения популяции чехони в водохранилище изменилась (рис. 86, г). Часть озерных скоплений распалась, уменьшилась численность молодежи. Одновременно увеличилась плотность населения производителей чехони в верховьях речных плесов, вызванная проникновением сюда взрослых особей, в предыдущие годы размножавшихся и нагуливавшихся в Главном плесе. Основу рациона чехони стали составлять планктон и молодь рыб (Иванова, 1961).

Исчезновение затопленных лесов привело к заметному усилению размыва ложа водоема с последующим осаждением взвешенных частиц в зонах возвратно-поступательных и циркуляционных перемещений водных масс (Зиминова и Курдин, 1968), где происходил нерест озерной популяции чехони. Видимо, увеличение гибели икры от заиления, имевшей место даже в наиболее благоприятный период (Поддубный, 1958б), привело к снижению эффективности воспроизводства этой популяции в 1957—1963 гг. (годы наиболее интенсивного размыва), что позднее определило и падение ее численности. Однако возможно рассматривать это падение как явление временное, поскольку процесс трансформации взвесей уже стабилизируется и в ближайшем будущем условия размножения чехони в Главном плесе должны вновь улучшиться.

Основную часть уловов чехони в 50-х годах составляли ее поколения, родившиеся в исключительно благоприятных условиях 1946 и смежных с ним лет. В последние годы урожайные поколения у этого вида не зарегистрированы.

Судак. В период до сооружения водохранилища наиболее часто встречался в районе впадения в Волгу Шексны и Мологи, где обитала довольно многочисленная популяция уклей, служившей ему основной пищей (Кулемин, 1944). После зарегулирования стока Волги (1941 г.) численность судака начала быстро увеличиваться. Уже в 1947 г. на долю речных поколе-

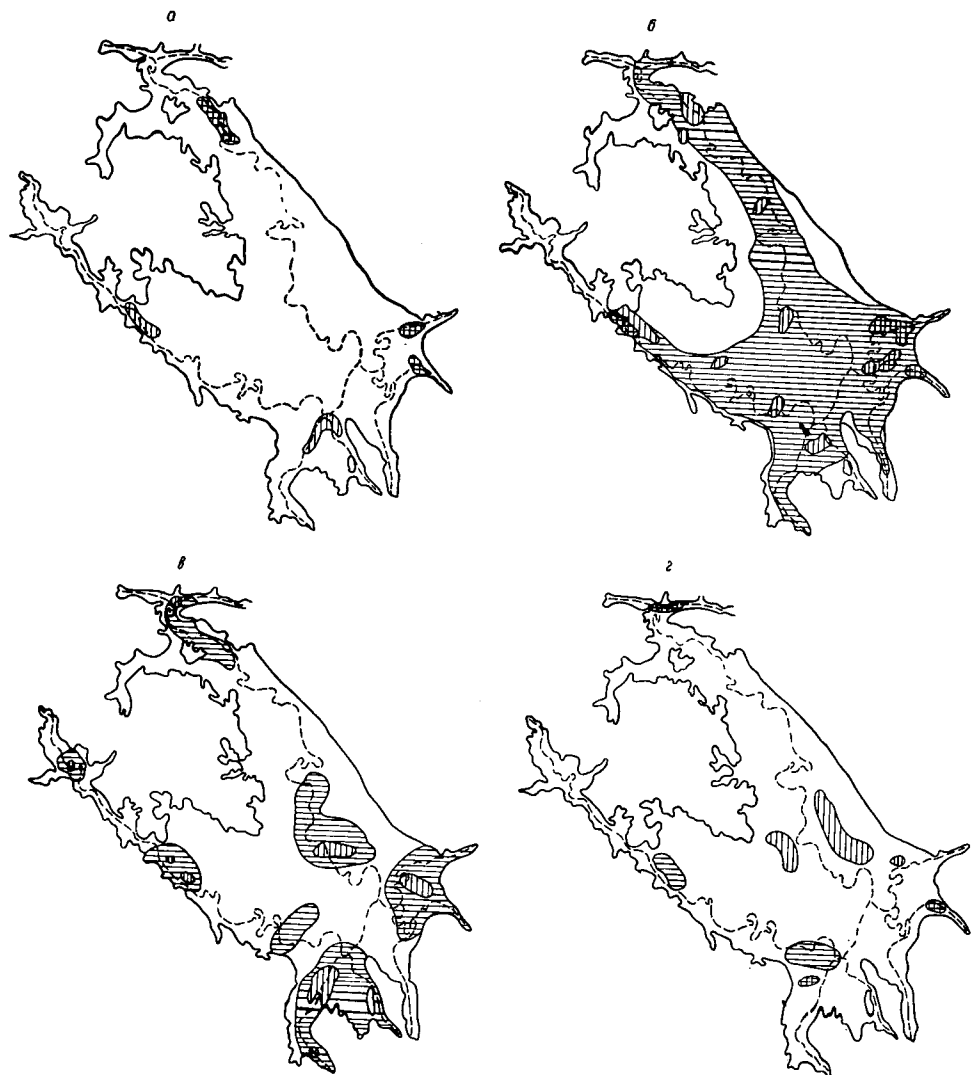


Рис. 86. Распределение чехони.

а, б, г — взрослые рыбы на I—III этапах формирования водохранилища; в — нерестилища и молодь в 1953/54 г. Остальные обозначения те же, что на рис. 80.

ний в уловах этого вида приходилось не более 1%, а основными по численности были особи 1942 года рождения. Резко увеличилась численность популяции после появления исключительно урожайного поколения 1946 года (Барсуков, 1959). На первом этапе формирования водохранилища небольшие по занятой площади скопления взрослого судака были приурочены к бывшим руслам в нижних участках речных плесов (рис. 87, а), а молодь его, в основном 1946 года рождения (Васильев, 1955), в огромном количестве ловилась в прибрежье и на пойме всей южной части водохра-

нилища. Очевидно, она выносились из речных плесов и притоков, тогда как нерестилища Главного плеса, за исключением сравнительно небольшого участка северного побережья на границе с Шекснинским плесом, судаком, видимо, освоены не были.

В 1953—1954 гг. после расселения и массового созревания особей урожайного поколения 1946 года судак освоил практически все биотопы открытых участков водохранилища (рис. 87, б), образовав устойчивые скопления вдоль бывших русел рек. Наибольшие по величине уловы его ежегодно отмечались на выходе из Волжского и Моложского плесов и вдоль восточного побережья водохранилища на тех участках, где русла имели многочисленные повороты и изгибы и принимали в себя притоки. Началось интенсивное воспроизводство судака на нерестилищах Главного плеса, где субстратом для икры ему служили размытые крошки торфяных сплавин и корни мертвых деревьев и кустарников. Нерест проходил, видимо, на различной глубине — от 1.5—2 до 10 м, так как личинки судака встречались в разных биотопах и по времени еще не могли быть принесены сюда из других районов (рис. 87, в).

Наибольшие скопления молоди судака обнаруживались в юго-восточной и восточной частях водохранилища. По численности они превышали прежние, ежегодно отмечавшиеся в предустьевых участках Волжского и Моложского плесов (рис. 87, г).

В последние годы у судака, как и у чехони, наблюдается сокращение ареала при сохранившейся, но не возрастающей плотности особей в скоплениях. Это свидетельствует о снижении численности промысловой части популяции. Все летние скопления судака в 1967 г. локализовались только на участках бывших русел рек и в низовьях речных плесов (рис. 87, д). В результате разрушения озерных нерестилищ сильно снизился темп воспроизводства местных популяций судака. В 1967—1968 гг., как и в первом десятилетии существования водохранилища, основное поступление молоди стали вновь обеспечивать речные плесы (рис. 87, е), где судак, поднимаясь вверх по течению и заходя в мелкие притоки и защищенные от ветра заливы, откладывает икру на типичные для него субстраты (размытые корневища тростника и других прикрепленных растений). Численность молоди в Главном плесе снизилась против 1947—1954 гг. не менее чем в 5—10 раз.

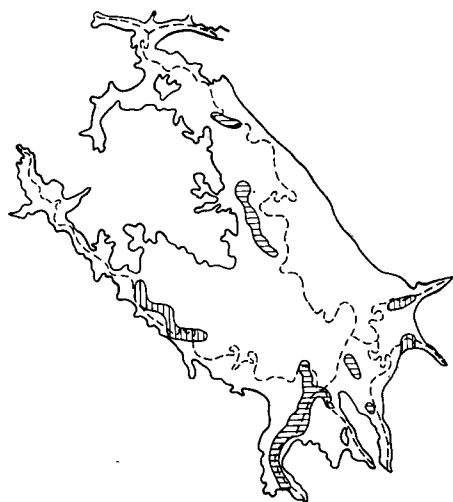
Массовое мечение судака в водохранилище производилось в устьях двух притоков, один из которых (р. Сутка) впадает в Волжский плес, а другой (р. Согожа) — в юго-восточный сектор Главного плеса. Таким образом, метились особи, заходящие в эти притоки на нерест, т. е. речная, типичная форма судака. После икрометания в верховьях и среднем течении притоков производители скатываются в низовья и в течение большей части лета здесь нагуливаются (рис. 88, а). Выход рыбы из Волжского плеса значительно меньше, чем из р. Согожи. Для нагуливающегося судака, как и для рассмотренных выше видов, характерен довольно пассивный скат в пределах одного водного потока вместе с влекомыми им планктоном и молодой рыб. Часть особей, попадая при скате в поток воды, идущей к плотине, сбрасывается в нижний бьеф. Перемещается судак во время нагула и в речном и в Главном плесе близ старых русел.

Осенью часть особей, нагуливавшихся в Главном плесе, мигрирует в притоки, перемещаясь против течения, которое в это время после первых сработок уровня проявляется вдоль бывших русел довольно четко и улав-

Рис. 87. Распределение судака.

а, б, в — взрослые рыбы на I—III этапах формирования водохранилища; г, е — личинки и молодь в 1953/54 г.; е — молодь в 1967/68 г. Остальные обозначения те же, что на рис. 80.

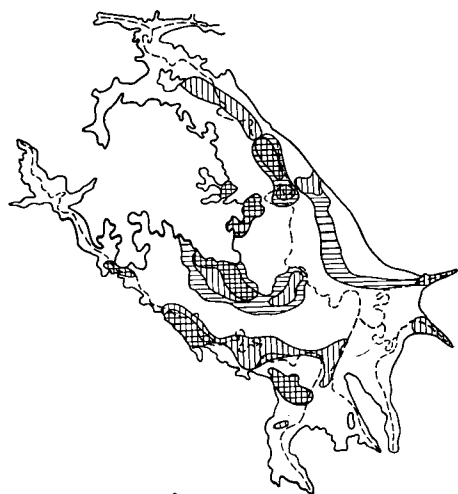
a



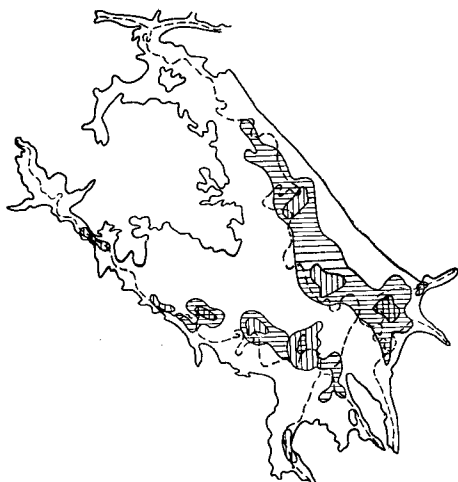
b



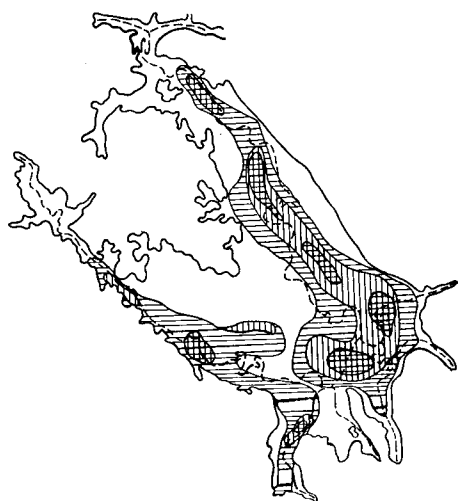
b



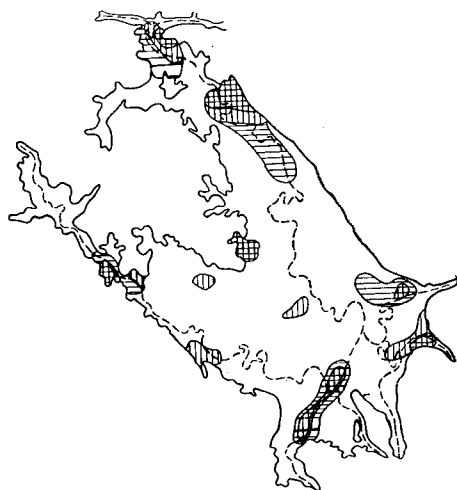
2



a



c



ливается приборами даже за пределами речных плесов. Как это было отмечено и для синца, при осеннем подъеме судаки могут заходить в чужие притоки (рис. 88, б). Задерживается в реках судак дольше, чем синец — до конца декабря—января. Дольше, видимо, продолжается и осенний подъем рыб, идущих против течения вдоль русел в озерной части, и они

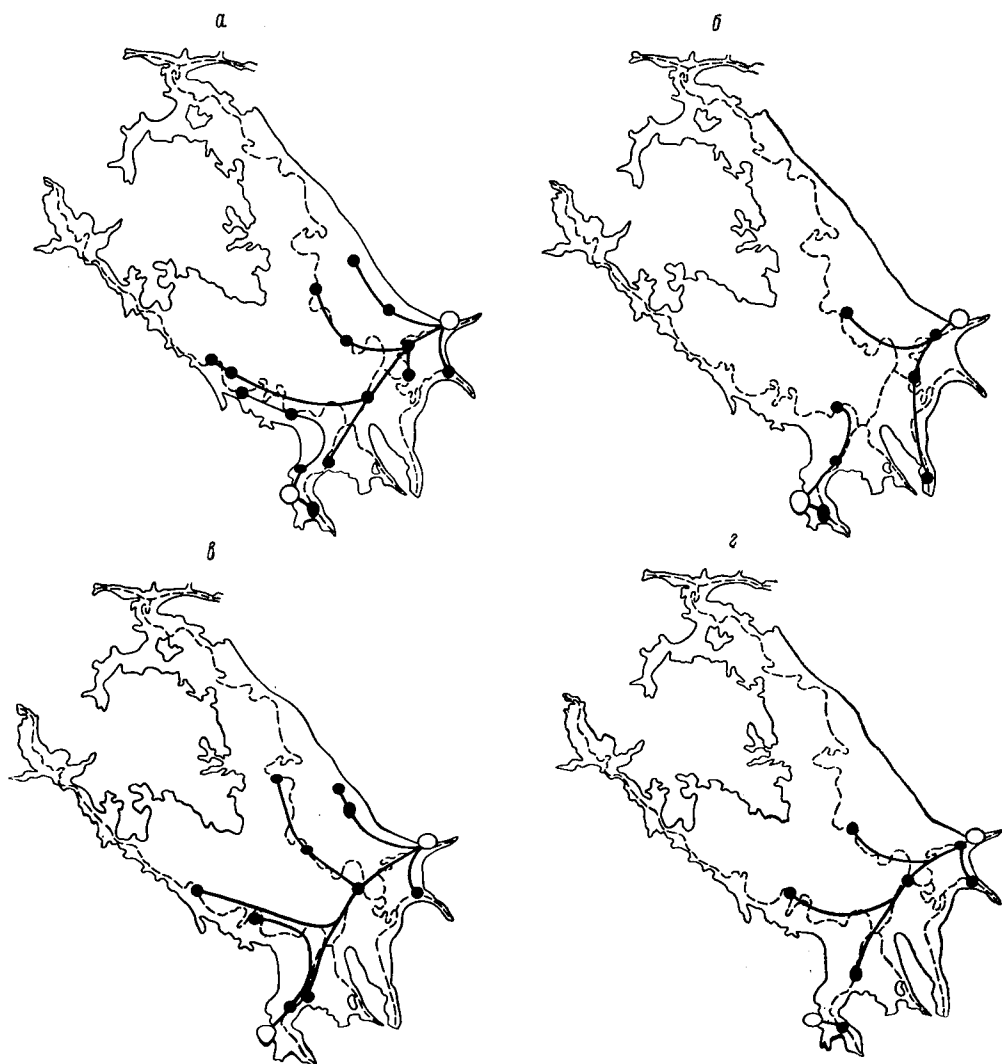


Рис. 88. Распределение меченого судака.

а — все сезоны; б — лето; в — осень; г — зима. Остальные обозначения те же, что на рис. 82.

поднимаются выше, чем синец. В отличие от синца судак зимой питается, хотя и не так интенсивно, как летом (Иванова, 1965). Местами его зимней охоты являются участки сублиторали на границе с литоралью (в начале зимы) и ближе к батии (в конце зимы), где, как уже указывалось, концентрируются зимующие снеток, окунь, ерш и ряпушка, служащие судаку пищей. В течение зимнего нагула вследствие ухудшения газового режима в плесах и притоках наблюдается постепенное смещение судака в южную

часть водохранилища, происходящее как вдоль бывших русел, так и вдоль береговой полосы (рис. 88, а). Весной особи из разных группировок вновь оказываются на своих нерестилищах. Для судака в Рыбинском водохранилище характерна большая, чем у других рыб, протяженность миграционных путей, обусловленная большей длительностью активного периода. При этом простая схема перемещений вдоль русел или береговой линии наряду с чередованием типов движения скат—подъем исключает потерю рыбами ориентации и позволяет каждой группировке особей осваивать большой нагульный ареал. Миграционные циклы судака в Рыбинском водохранилище такие же, как и у синца.

Щука. До образования Рыбинского водохранилища имела существенное промысловое значение во всех без исключения водоемах зоны затопления (Кулемин, 1944). Запасы ее промыслом недоиспользовались, точное представление об их величине отсутствовало (Васильев, 1955). Уже в первый год существования водохранилища уловы щуки относительно вылова других видов сильно возросли — до 21% против 10% до существования водохранилища (Васнецов, 1950). Это было следствием выхода массы рыб из водоемов зоны затопления и концентрации ее в речных плесах и в прибрежье открытой части образовавшегося водохранилища. Подобное явление имело место в большинстве равнинных водохранилищ (Себенцов и др., 1940; Wundsch, 1949; Доманевский, 1958; Лукин, 1958, 1960; Кожевников, 1961, 1965; Яковлева, 1962; Владимиров и др., 1963, и др.). Одновременно в период заполнения водохранилища появились первые высокоурожайные поколения молоди. В 1947 г. щука обитала во всей прибрежной полосе литорали Главного плеса, в низовьях речных плесов и в устьях притоков (рис. 89, а). Наибольшие скопления разновозрастных особей отмечались на мелководьях, защищенных стеной затопленного леса. Уловы щуки в это время составляли около 30% от общего вылова рыбы в водохранилище (Васильев, 1955). Занимаемые ею площади в это время были наибольшими за весь период существования водоема. К 1953 — 1954 гг. в связи с начавшимся сокращением площади защищенного прибрежья распространение щуки заметно сократилось (рис. 89, б), но уловы ее оставались еще довольно высокими. Молодь встречалась в сравнительно большом количестве практически на всех участках защищенного прибрежья с сохранившейся зоной растительности (рис. 89, в). Однако темп воспроизводства щуки в целом в этот период уже был значительно ниже, чем в годы заполнения водохранилища. Основная причина этого — неспособность молоди щуки, как стенобионта литорали, активно реагировать на осенне-зимние изменения уровня.

В последние годы, после исчезновения затопленных лесов и значительной нивелировки дна прибрежной осушной зоны, количество водоемов-«ловушек», изолируемых при спаде воды, сократилось, одновременно произошло резкое сокращение нерестилищ щуки и мест нагула ее молоди. К 1967 г. основным местообитанием ее стали защищенные от волнения речные плесы и мелкие заливы озерной части водохранилища (рис. 89, в). Плотность скоплений значительно снизилась. Распределение молоди по данным съемки 1968 г., произведенной Л. К. Ильиной, показывает, что эффективный нерест щуки возможен в настоящее время только на очень ограниченных участках (рис. 89, д). Это привело к новому сокращению численности стада щуки, ценнейшего биомелиоратора.

Одной из интересных деталей поведения щуки после сокращения ее охотничьих укрытий, необходимых ей как хищнику-засадчику, стала концентрация взрослых особей на еще не заиленных склонах углублений дна сублиторали и батнали. Перемещаясь вдоль склонов старых русел, крупная щука теперь значительно дальше выходит в Главный плес водохранилища (рис. 89, е).



Рис. 89. Распределение щуки.

a, *б*, *в* — взрослые рыбы на I—III этапах формирования водохранилища; *г*, *д* — молодь в 1953/54 и 1967/68 гг. Остальные обозначения те же, что на рис. 80.

При изучении биологии щуки в Рыбинском водохранилище было обнаружено, что нерест ее при наличии субстрата для икры, как правило, проходит успешно (Захарова, 1955), икра нормально развивается даже при значительных колебаниях температуры (Володин, 1960). Щука растет довольно быстро, что указывает на достаточную обеспеченность ее пищей. Стадо имеет нормальную возрастную структуру, в уловах преобладают половозрелые особи (Пермитин, 1959). Все это показывает, что снижение численности щуки на втором этапе формирования водоема нельзя относить полностью за счет чрезмерной интенсивности промысла или неблагоприятных условий размножения и развития на ранних стадиях. По-видимому, гибель молоди в остаточных водоемах осушной зоны явилась в этот период одним из важных отрицательных факторов численности отдельных поколений щуки в водохранилище. Площадь осушной зоны и, следовательно, количество остаточных водоемов зависят от режима сработки уровня. Высокоурожайные или средние по численности поколения щуки, окуня и плотвы в Рыбинском водохранилище появились на первом и втором этапах формирования водоема преимущественно в годы сравнительно малой сработки уровня и небольшого его зимнего падения (табл. 129). Особенно показателен в этом отношении 1952 год. Очень маловодный сравнительно с другими, он отличался значительным подъемом уровня водохранилища осенью после сильных дождей.

Т а б л и ц а 129

Относительная численность молоди щуки, окуня и плотвы и режим сработки уровня водохранилища

	Год									
	1944	1945	1946	1947	1948	1949	1950	1951	1952	1953
Годовая амплитуда колебаний уровня, м	3.7	2.7	3.2	3.3	2.0	3.3	2.5	5.2	1.9	3.2
Амплитуда колебаний уровня с ноября по май, м	1.6	2.7	2.1	1.8	0.9	2.1	1.8	3.3	1.9	2.9
Площадь осушной зоны в ноябре, км ²	640	73	280	527	400	389	231	615	78	—
Возрастной состав рыб, % от общей численности вида в уловах:										
щука	1.1	1.5	3.7	11.3	21.2	19.9	19.3	10.6	11.7	0.7
окунь	3.0	12.5	18.8	22.5	15.2	8.6	7.4	1.8	4.0	0.2
плотва	13.8	12.8	9.3	4.6	5.6	4.1	8.7	6.6	7.0	3.5

Отшнурованных водоемов практически не было, и численность поколений щуки, окуня и плотвы, несмотря на крайне неблагоприятные условия нереста (низкая температура, необеспеченность нерестилищами), оказалась высокой. Следует отметить, что для рыб, молодь которых быстро покидает прибрежные мелководья, 1952 год был неурожайным (Остроумов, 1961).

На третьем этапе формирования водохранилища основным фактором снижения численности популяций щуки оказывается необеспеченность нерестилищами.

Налим. Численность и промысловое значение налима в Волге и ее притоках до образования Рыбинского водохранилища были невелики (Кулемин, 1944). Не являлся он существенным промысловым объектом и в первые годы после зарегулирования стока (Васильев, 1950).

Будучи по происхождению холодноводным видом, налим летом ведет малоактивный образ жизни, отстаиваясь под корягами, камнями, на

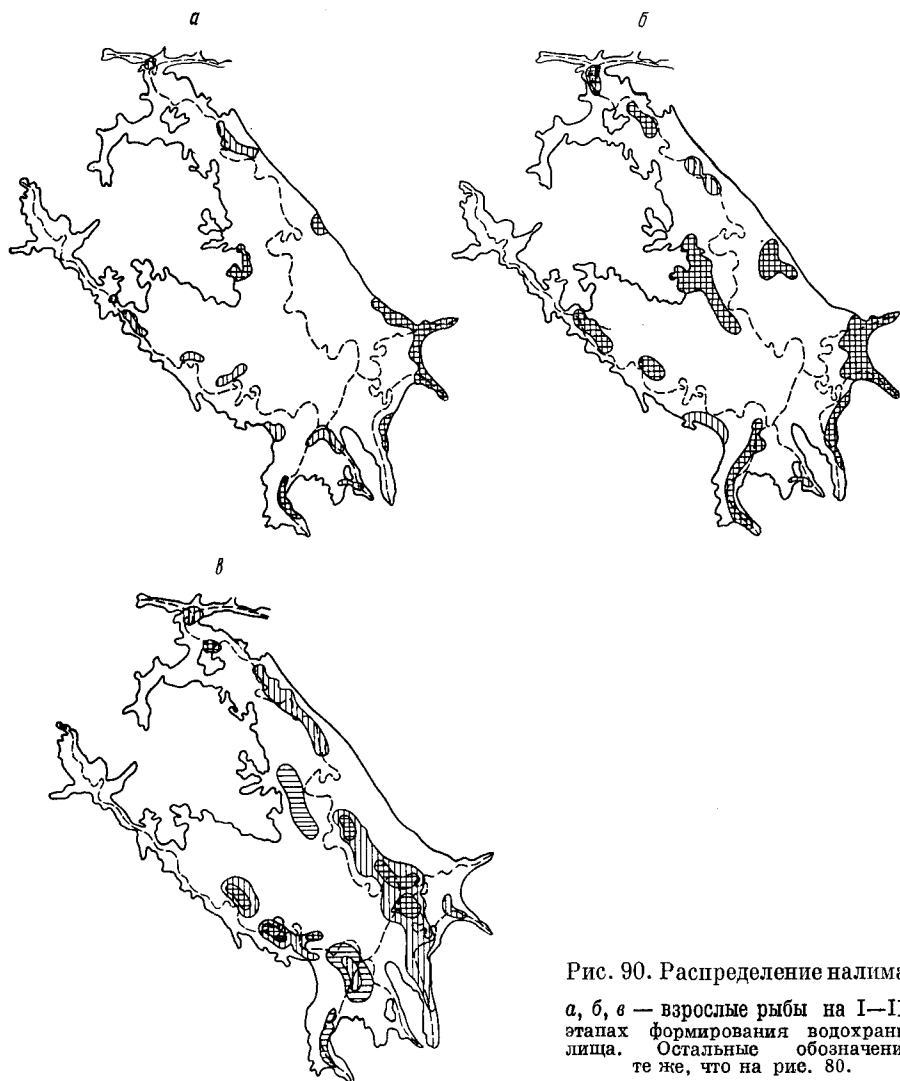


Рис. 90. Распределение налима.

а, б, в — взрослые рыбы на I—III этапах формирования водохранилища. Остальные обозначения те же, что на рис. 80.

склонах старых русел, где имеется выход более холодных грунтовых вод (Бакастов, 1960), и в прочих углублениях дна. Зимой он, наоборот, совершает активные перемещения, интенсивно питается и размножается. Рассматривая зимнее распределение налима в отдельные периоды, можно отметить следующее. В 1947 г. несколько более высокие уловы налима отмечались в нижних участках всех речных плесов и, как другие рыбы, он еще не освоил Главный плес водохранилища (рис. 90, а). Основные его нерестилища располагались в средней части речных плесов. Ими являлись песчаные или каменисто-галечные участки русла и поймы (Сергеев, 1959). Отлавливался налим преимущественно во время переста

ставными орудиями лова. Численность популяции, начав увеличиваться уже в конце первого пятилетия существования водохранилища, значительно возросла к 1952—1953 гг. В 1953/54 г. площадь обитания налима заметно увеличилась, он стал дальше проникать в открытую часть водоема, но очаговость его распределения, отмеченная в 1947 г., продолжала сохраняться (рис. 90, б). По-прежнему массовое размножение и связанное с ним повышение уловов наблюдалось в речных плесах и притоках водохранилища. Изменение образа жизни и распределения налима началось после 1959 г., явившегося кульминационным для процесса исчезновения затопленных лесов и размыва мелководных участков дна Главного плеса. В течение 2—4 лет (1961—1964) налимом почти полностью покинут речные плесы, сильно сократил протяженность нерестовых миграций и перешел к оседлому образу жизни в Главном плесе. В настоящее время взрослый налим образует скопления практически на всех участках углублений дна Главного плеса, размножается близ них на образовавшихся после смыва верхнего слоя грунта песчаных пляжах бывшей прирусловой террасы, летует на склонах русел, нагуливается здесь же и на прилегающих участках сублиторали (рис. 90, в). Основные скопления налима держатся вдоль бывшего русла Шексны, в котором еще и теперь встречаются наибольшие глубины (Фортунов, 1959) и сохраняется в течение значительной части года более низкая температура воды у дна (Бакастов, 1968).

Таким образом, численность ежегодных пополнений популяции налима стабилизировалась, все поколения последних лет в какой-то мере урожайны, но численность популяции стала значительно более низкой, чем была в особо благоприятные годы.

Снеток. Проник в Рыбинское водохранилище из оз. Белого Вологодской области по р. Шексне. Снеток — озерная форма, производная от проходной корюшки, скатывался, видимо, в Волгу и до образования водохранилищ (Кучин, 1902; Арнольд, 1925), но натурализация его в речных условиях была невозможна. Заметный рост численности снетка в Рыбинском водохранилище, установленный по его встречаемости в неводных уловах, начался на третий год существования нового водоема, т. е. в 1944 г. (Васильев, 1950), а в конце 40-х годов снеток уже ловился в значительном количестве. Отсутствие в первые годы сетного и тралового пелагического лова исключает возможность оценки распределения нового вида вскоре после его окончательного поселения. Во всяком случае, снеток быстро вышел за границы шекснинского потока воды, проник во все речные плесы и, начав почти одновременно осваивать расположенные в них нерестилища, уже в 40-е годы давал локальные выбросы молоди во все основные секторы Главного плеса. Детальное исследование популяции рыбинского снетка началось в 1952—1953 гг. Распределение личинок снетка в мае (1953 г.), т. е. вскоре после рождения (Щетинина, 1954) и в самом начале периода ската с нерестилищ (Лапин, 1955), позволяет определить местоположение основных нерестилищ снетка: ими являлись (рис. 91, а) притоки нижних и средних участков речных плесов (наибольшая плотность молоди) и мелкие реки, впадающие в Главный плес. Вполне возможно, однако, что уже в этот период часть популяции снетка освоила более глубоководные нерестилища Главного плеса, так как еще в 1952 г. Л. А. Щетинина находила его икру на глубине 5—6 м. Наиболее вероятно, что эта молодь родилась где-то вблизи от места обнаружения на озерном нерестилище. Взрослый снеток, видимо, значительно изменяет во время нагула участки своих скоплений под воздействием ветровых течений, не стремясь или будучи неспособным противостоять им (рис. 91, б).

За последнее десятилетие популяция рыбинского снетка вступила в новую фазу. Это выражается в заметном увеличении продолжительности

его жизни и в уменьшении амплитуды ежегодных флуктуаций численности вследствие значительного увеличения числа производителей (Иванова и др., 1969). В предыдущем десятилетии в составе популяции этого вида преобладали одно-двухгодовалые рыбы размером от 50 до 90 мм. В настоящее же время возраст и размеры заметно увеличились (табл. 130).

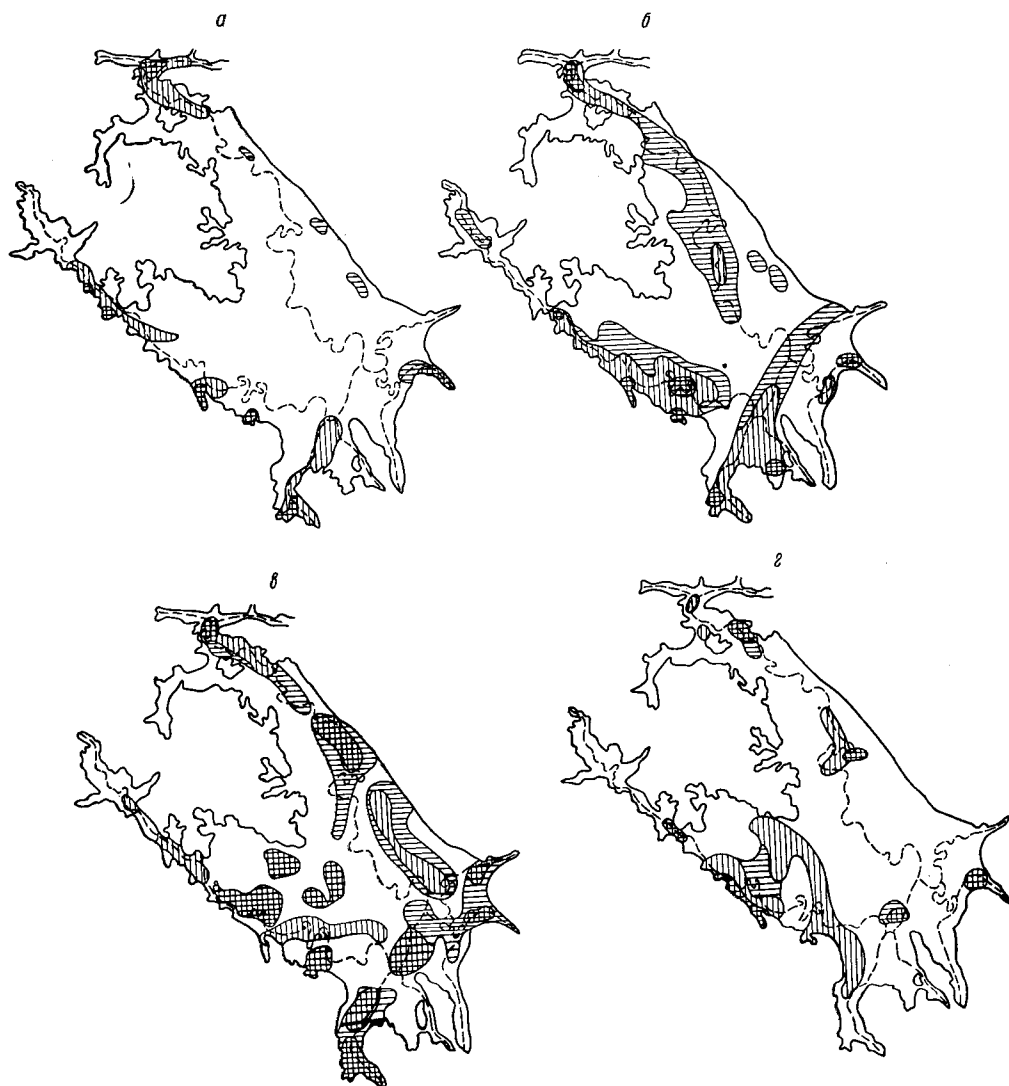


Рис. 91. Распределение сетки.

х — нерестилища и личинки в 1953 г.; б, в — взрослые рыбы на II—III этапах формирования водохранилища; г — ветровой дрейф личинок в 1954 г. Остальные обозначения те же, что на рис. 80.

Появившиеся в составе популяции старшевозрастные рыбы отличаются более высоким темпом роста. Уже в 1959 г. в водохранилище была зарегистрирована поимка гигантских сетков длиной 158—165 мм и весом 37—50 г. Крупные сетки в годы обилия собственной молоди питаются ею (Половкова, 1969).

Распределение сетки в последние годы по сравнению с предыдущим десятилетием изменилось несущественно. Однако плотность его популя-

Размер и возраст снетка в 1953 и 1965 гг.

Год	Количество исследованных рыб	Длина тела, мм						Всего
		30—50	50—70	70—90	90—110	110—130	130—150	
1953	экз.	—	85	102	25	—	—	212
	%	—	40.1	48.1	11.8	—	—	100
1965	экз.	52	253	188	149	32	1	675
	%	7.6	37.6	27.8	22.2	4.7	0.1	100
Возраст (годы)								
		1	2	3	4	5	6	
1953	экз.	81	72	26	4	—	—	183
	%	44.3	39.4	14.2	2.1	—	—	100
1965	экз.	47	210	65	68	9	1	400
	%	11.7	52.5	16.3	17.0	2.3	0.2	100

ции и площади, занимаемые нагульными скоплениями, увеличились заметно (рис. 91, е). Большую роль в последнее время, видимо, приобрели озерные нерестилища снетка.

Личинки снетка пассивно сносятся водой из притоков в водохранилище. Скорость выноса различна в разных реках и в разные годы (Иванова и др., 1969) и определяется преимущественно сроками нереста, уровнем и динамикой потоков воды в реке и в участках водоема, куда эта река впадает. Если в речных плесах в период ската личинок в большинстве случаев еще преобладают стоковые течения (Крешке, 1958), то в Главном плесе господствуют ветровые. Можно допустить, что в результате взаимодействия этих течений на разных участках водохранилища образуются зоны аккумуляции рыб. В эти зоны и попадают личинки снетка. Подобный перенос личинок удалось проследить в 1954 г. (рис. 91, з). При господствовавших в первую половину периода ската (20 мая—5 июня) ветрах южного и юго-восточного направления выходящая из рек западного побережья и Волжского плеса молодь сносилась на север, образуя скопления в районе Центрального мыса. Эти же ветры вызвали перенос личинок, родившихся в реках восточного побережья, в низовьях Шексинского плеса, приостановив одновременно скат вниз личинок с расположенных в нем нерестилищ. Во вторую половину периода ската (с 9 по 19 июня) основными ветрами над водохранилищем были северный и северо-западный. Образовавшимися сгонными течениями скопления молоди снетка начали перемещаться в направлении, обратном предыдущему. В северо-западной части водохранилища они совершили, таким образом, циркуляцию и оказались у западного побережья, несколько выше исходного участка. Личинки, вышедшие из реки позднее, не успели совершить весь цикл передвижения, начав после изменения ветра обратное перемещение в сторону устья родной реки.

Окунь. До образования водохранилища имел исключительно широкое распространение в водоемах зоны затопления и, будучи весьма эврибионтным, заселял даже сильно дистрофированные торфяные озера Молого-Шексинского междуречья, где другие виды рыб отсутствовали совершенно (Кулемин, 1944). Быстрое нарастание численности окуля в новых и более благоприятных для существования этого вида условиях началось сразу же после зарегулирования Волги. В первые годы существования Рыбинского водохранилища он практически встречался во всех биотопах, кроме ба-

тиали (Васильев, 1950; Васнецов, 1950). Окунь очень нетребователен и в отношении нерестового субстрата (Захарова, 1955) и в водохранилище до последнего времени, несмотря на уменьшение площади защищенного побережья и затопленных лесов, обеспечен нерестилищами.

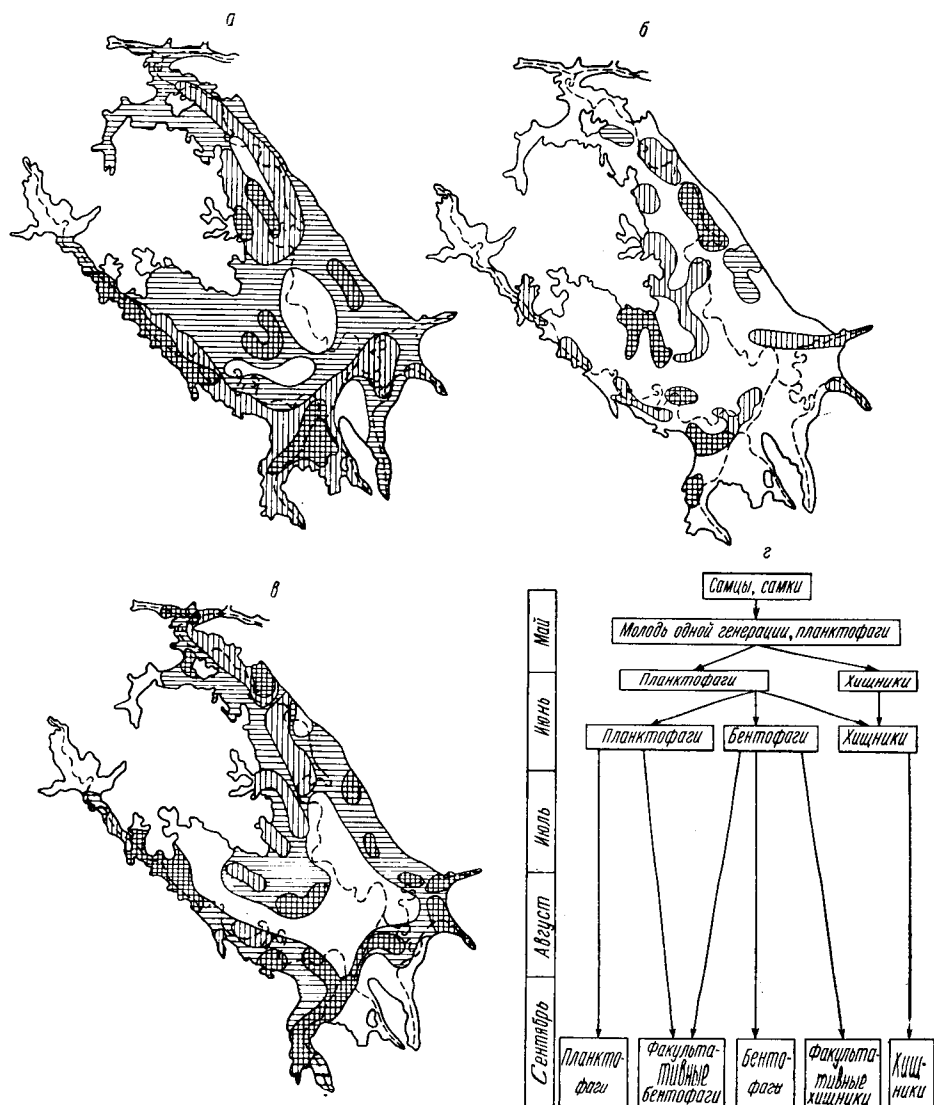


Рис. 92. Распределение окуня.

а — молодь в 1953 г.; б — личинки в 1953 г.; в — молодь в 1968 г.; з — биологические группы молоди. Остальные обозначения те же, что на рис. 80.

В июле 1953 г., за исключением двух районов в Главном плесе, молодь окуня встречалась повсеместно (рис. 92, а). В прибрежной полосе она ловилась неводами как среди зарослей, так и на песчаных пляжах, а в открытых участках — пелагическими тралами у поверхности и по всей толще воды (Чиркова, 1955). Основными районами ее скопления были нижние участки речных плесов, побережья торфяных островов, побережья и прирусловая пойма западного сектора водохранилища.

Распределение личинок окуня раннего возраста в 1953 г. (рис. 92, б) показывает, что они выносятся в открытую часть водоема течениями практически из всех притоков и заливов прибрежной зоны. Наилучшие нерестилища расположены в нижних участках речных плесов и в районах торфяных сплавин Центрального мыса на северном побережье водохранилища. Однако, кроме прибрежных нерестилищ, по мнению Л. К. Захаровой (1958), особенно до исчезновения затопленных лесов, окунь использовал для откладки икры и погребенный на глубине растительный мусор. В 1967—1968 гг. в распределении молоди окуня при сохраняющейся высокой ее численности (уловы до 2000 сеголеток за 5 мин. траления) произошли некоторые изменения. Основные скопления ее в озерной части водохранилища оказались на бывших руслах рек и в устьях притоков (рис. 92, в). Расселение молоди окуня по водохранилищу зависит от направления преобладающих ветров в начале лета и в разные годы бывает различным.

Окунь в водохранилище является преимущественно объектом спортивного рыболовства, промысловые уловы его сравнительно невелики и при преобладающем на водоеме сетном лове, малоэффективном для этого вида, не отражают фактической динамики его численности. Спортивный лов, изымающий из водоема в последние годы, по ориентировочным, подсчетам, от 3 до 5 тыс. ц окуня ежегодно, указывает, что численность популяции еще остается на высоком уровне, хотя, видимо, и сократилась против прежней.

По характеру питания и по поведению (Ильина, 1969) в популяции окуня четко дифференцируется две группы: прибрежная и глубинная. Значительная часть молоди, мелкие самки и основная масса самцов постоянно обитают в литорали и в пограничной с ней зоне сублиторали. Удаленную от берега сублитораль заселяют преимущественно крупные самки окуня, приходящие в прибрежье только для икрометания.

Судьба молоди, ежегодно выносимой из речных плесов в Главный, неизвестна.

Ряпушка. Как и снеток, проникла в Рыбинское водохранилище из оз. Белого по р. Шексне и впервые отмечена в промысловых неводных уловах в 1943 г. (Васильев, 1950).

Численность ее популяции заметно увеличилась к началу 50-х годов. Продолжительность жизни ряпушки 3—4 года, сеголетки и годовики составляют в стадах до 43% всех особей, двухлетки — 50% (Васильев, 1950; Носков, 1956). Самки ряпушки созревают в возрасте 1+ при длине тела 140—180 мм, самцы — на первом году жизни при длине 120—130 мм.

Рыбинская ряпушка планктофаг, но наряду с зоопланктоном в ее пищевой рацион входят насекомые и водоросли. При обилии планктонного корма темп ее роста, как линейный, так и весовой, в новом водоеме ускорился (Васильев, 1952). Размножается ряпушка осенью, для нереста использует песчаные грунты. В 1963—1968 гг. в конце декабря—январе ее развивающаяся икра в значительном количестве встречалась на размытых песках на глубинах 1.5—2.0 м от нижней кромки льда (Володин, 1966).

Молодь ряпушки концентрируется в четырех районах водохранилища: вдоль западного побережья, в южной части Шекснинского плеса, в южной и юго-восточной частях Главного плеса. Здесь на песках сублиторали расположены нерестилища, и молодь первое время далеко от них не уходит. Летом взрослые особи ряпушки встречаются повсеместно, но предпочитают глубокие участки водоема с более холодной водой. В период икрометания вся ряпушка сосредоточена в нижнем ярусе литорали и в верхнем сублиторали.

Промыслом вид не используется и представление об относительной численности его популяций можно получить только по данным исследовательского лова разноглубинным мальковым тралом (табл. 131).

Т а б л и ц а 131

Уловы ряпушки в 1968 г. (в шт. за 10 мин. траления)

Район лова (плес)	Июнь		Август	
	макс.	ср.	макс.	ср.
Волжский	12	2.2	22	5.1
Шекснинский	36	4.3	770	109.5
Моложский	2	0.2	205	34.0
Главный (центр)	29	4.0	121	2.9
Главный (южная часть)	10	1.3	13	2.0

Наибольшие уловы ряпушки в начале осени дают пограничные районы между Шекснинским и Моложским плесами и Главным, а также часть Главного плеса (бывшее Молого-Шекснинское междуречье). Скопления, образующиеся здесь, имеют промысловую плотность.

Уклея. Обитатель слабопроточных озер и рек с замедленным течением. Была широко распространена в Верхней Волге и населяла прирусловые пойменные озера. А. А. Кулемин (1944) считал, что уклея имеет широкие возможности для расселения в Рыбинском водохранилище. Этот прогноз оправдался. Неводные уловы уклеи уже в 1952—1955 гг. достигли 448 ц (Лузанская, 1965). После сокращения неводного лова она промыслом практически не используется. Однако численность ее непрерывно возрастает, о чем свидетельствует высокая встречаемость уклеи в уловах мелкоячейных сетей. В водохранилище уклея предпочитает защищенные от волнобоя участки литорали и сублиторали. До разрушения прибрежных затопленных лесов была широко распространена в литорали Главного плеса. В настоящее время основные скопления ее образуются в речных плесах, устьях притоков и в заливах. Самки уклеи встречаются в возрасте 9+, а самцы менее долговечны (5+). В нерестовом стаде, как правило, преобладают производители в возрасте полных 5 лет. Созревает уклея в Рыбинском водохранилище в возрасте 3 лет. Старые особи достигают веса 130 г при длине 190 мм.

Нерестилища уклеи расположены в литорали на участках, засоренных древесным мусором или покрытых редкой водной растительностью. Нерест в конце мая—начале июня. Ежегодные колебания численности незначительны. Нерестовые скопления очень плотные (до 1500 экз. на сеть с шагом ячеи 18 мм, высотой 1.5 м и длиной 20 м).

Язь. Численность в водохранилище невелика, промыслового значения почти не имеет и в уловах не всегда учитывается. Встречается по всему водохранилищу, но населяет преимущественно литораль и предустьевые участки рек. Нерест происходит весной при температуре воды 7—12°. В этот период язь подходит в прибрежную зону и поднимается по рекам, образуя местами значительные, но кратковременные скопления. В отношении субстрата он вообще нетребователен, икру откладывает на жесткую растительность, размытые корни деревьев, хворост и любой другой субстрат. Нерестилища могут располагаться как в стоячих водах, так и на течении. Молодь на первом году жизни держится в прибрежной зоне. Наибольшие ее скопления отмечены в низовьях речных плесов и в устьях мелких рек. В уловах молоди в целом по водохранилищу язь

составляет в разные годы от 2 до 4.4% Численность поколений язя, как и других фитофильных рыб, значительно ниже в годы низкого весеннего уровня. Нерест ранний (конец апреля—начало мая). При резких колебаниях уровня в период наполнения водохранилища гибнет не только икра, но и производители (Захарова, 1955).

Наибольший возраст язя, по данным опытных уловов, 9 лет, максимальный размер 357 мм при весе 1042 г. Созревать самцы и самки начинают на пятом году жизни.

В связи с сокращением участков литорали, защищенных от волнобоя, условия воспроизводства язя ухудшаются и без того низкая численность его популяций падает еще более.

Густера. Подобно уклей и плотве была широко распространена в бассейне Верхней Волги, но ее популяция не достигала высокой численности. В водохранилище встречаются экземпляры в возрасте 16 лет, имеющие при длине тела 28 см вес 540 г (Беккер, 1958). Половая зрелость наступает сравнительно рано — на четвертом году жизни. Нерест происходит в начале лета и производители, как правило, обеспечены субстратом. Отрицательно на воспроизводство популяции густеры влияют резкие изменения температуры воды во время нереста, приводящие к резорбции икры. В результате, несмотря на относительно благоприятные условия обитания, численность густеры в отдельные годы значительно снижается.

В нерестовом стаде преобладают старшие возрастные группы. Популяция облавливается слабо. Густера ведет оседлый образ жизни (Поддубный, 1959) и заселяет главным образом литораль и сублитораль водоема. Много ее также в среднем и нижнем течении притоков водохранилища.

Ерш. Широко расселился в водохранилище, быстро достиг высокой численности и уже в 1945 г. составил 23.7% общего улова рыбы (Васильев, 1950, 1955). После сокращения неводного лова промысел ерша почти прекратился, а его численность сохраняется на высоком уровне. В опытных уловах встречаются особи в возрасте до 8 лет. Биология вида изучена слабо. Известно, что ерш размножается, как и уклей, в литорали на защищенных от сильного волнения участках, но на большей глубине. Нерест происходит во второй половине мая. Икра выметывается в несколько порций. Самки в массе созревают на втором году жизни, а самцы даже на первом.

Сеголетки и взрослые особи заселяют все основные биотопы водохранилища, но наибольшие скопления образуются в сублиторали и батии, где за 30-минутное траление нередко отлавливается до 1000 экз.

Состав пищи ерша тот же, что и у леща (Подаруева, 1960). В свою очередь он служит кормом для массовых хищников: налима, судака, щуки и окуня (Иванова, 1965).

Линь и карась. На втором этапе формирования ихтиофауны являлись промысловыми объектами и их вылов в отдельные годы достигал 3% от общего для водохранилища. Они были широко распространены во всей прибрежной зоне водохранилища, защищенной от волнения затопленными лесами, островами и торфяными сплавами. После сокращения площади защищенного побережья запасы линя и карася начали уменьшаться, а в 1959 г. при резкой зимней сработке уровня большая часть популяций этих видов погибла. В настоящее время линь и карась встречаются крайне редко и только в заливах мелких рек и на защищенной от волнения пойме речных плесов.

Елец. До зарегулирования стока Волги встречался повсеместно. После создания водохранилища численность его резко снизилась и на протяжении 15—20 лет он существовал в виде малочисленных и полностью изолированных групп в мелких притоках. После образования песчаных пляжей вдоль западного побережья Главного плеса елец начал активно заселять их и численность его новых стад заметно увеличивается.

Белоглазка. По данным А. А. Кулемина (1944), была одной из широко распространенных промысловых рыб Волги и ее притоков. В летних и осенних неводных уловах ее количество составляло до 15%. В настоящее время встречается только в верховьях Шекснинского, Моложского и Воляжского плесов, а численность ее стад невелика и увеличения запасов не наблюдается.

Сом. Ранее встречался в верхней Волге и в водохранилище единичными экземплярами, в последние годы начал заметно наращивать численность.

Половозрелые особи весом до 20—30 кг ежегодно отлавливаются тралом в верховьях речных плесов. В Главном плесе попадаются преимущественно незрелые рыбы. Промысловые уловы сома в 1965—1968 гг. увеличились с нескольких килограммов до 150 ц. Наиболее часты случаи поимки крупных сомов и молоди в сублиторали и батии Шекснинского плеса.

Нельма, берш, стерлядь. В последние годы участились случаи поимки в водохранилище нельмы, завезенной сюда в 50-х годах из Кубенского озера Вологодской области. Вселенцы обитают главным образом в сублиторали Шекснинского и Главного плесов ближе к северо-восточному побережью водоема. Сильно сократился ареал берша. Ранее единичные особи его ловились на всей пришекснинской пойме от Череповца до плотины, а в настоящее время встречаются лишь в верховьях Шекснинского плеса. Только в верховьях Воляжского и Шекснинского плесов ловится еще молодь стерляди, из чего видно, что ничтожное по объему воспроизводство этого вида имеет место и спустя 29 лет после зарегулирования стока Волги. Крупная стерлядь весом до 2.5 кг изредка встречается в Главном плесе, куда она, видимо, выходит для нагула.

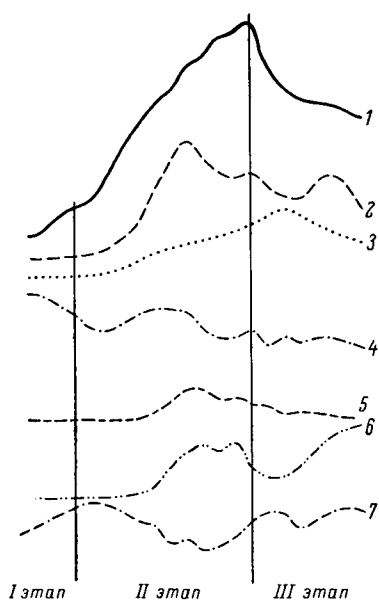


Рис. 93. Динамика промыслового запаса основных видов рыб Рыбинского водохранилища на I—III этапах его формирования.

1 — лещ; 2 — судак; 3 — налим; 4 — щука; 5 — чехонь; 6 — синец; 7 — плотва.

Таким образом, в Рыбинском водохранилище, находящемся еще на стадии формирования, условия и темпы воспроизводства отдельных видов рыб продолжают изменяться (хотя период наиболее бурных изменений ихтиофауны уже завершился на первом этапе его формирования) и этим определяются многолетние флуктуации численности рыб (рис. 93). Изменения же численности смежных поколений определяются суммарным воздействием внешних факторов, из которых основными следует считать уровень, температуру воды и кормность водоема.

Существенное влияние на структуру и численность популяций рыб, особенно в последние годы, оказывают интенсивный промысловый лов и непрерывно развивающееся любительское рыболовство. В значительной степени способствует сохранению видового состава и численности популяций относительно слабая загрязненность водоема промышленными и бытовыми стоками.

Изучение паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища во всех его основных участках было начато В. П. Столяровым в 1942 г., т. е. вскоре после создания этого водоема, продолжалось по 1948 г. и охватило 12 видов рыб (ряпушка, снеток, щука, елец, голавль, язь, плотва, жерех, укляя, лещ, белоглазка и синец). В результате этих исследований установлены некоторые закономерности, характерные для фауны паразитов во вновь созданных водоемах на первых фазах ее формирования (Столяров, 1952, 1954а, 1954б, 1959). Позднее, в 1956—1958 гг. были проведены аналогичные исследования с целью выявления изменений фауны паразитов, происшедших с 1948 г. (Изюмова, 1959а). Кроме ранее исследованных видов рыб изучались густера, чехонь, налим, ерш и судак. В результате в водохранилище было зарегистрировано 146 видов паразитов рыб. Из них простейших — 25, моногенетических сосальщиков — 54, ленточных червей — 14, дигенетических сосальщиков — 25, круглых червей — 13, скребней — 5, пиявок — 2, моллюсков — 1, ракообразных — 7.

В состав паразитофауны водохранилища вошли те же виды, что паразитировали в рыбах и беспозвоночных до его образования. Однако эта фауна все же имеет некоторые характерные особенности, притом сложившиеся не сразу.

Паразиты, развивающиеся без промежуточных хозяев, каковы простейшие, моногенетические сосальщики, паразитические ракообразные, довольно быстро размножились в относительно замкнутом водоеме со слабой проточностью и приобрели доминирующее значение уже в первый год его существования. Простейшие, главным образом миксоспоридии и инфузории, были представлены немногими видами, и лишь позднее число их постепенно стало увеличиваться. Так, в 1942 г. было зарегистрировано 10 видов миксоспоридий, через 3 года, в 1945 г., их было найдено 14. С 1947 по 1948 г. список этих видов не изменился, но отмечена возросшая интенсивность заражения ими рыб. В последующие годы их список был доведен до 22 видов. Некоторые виды, например *Myxobolus sandrae* и *Heneguya oviperda*, поражавшие в первые годы большое число малоценных рыб, перешли на промысловые виды и развились в огромном количестве. Значительно расширился круг хозяев паразитических инфузورий *Trichodina* и *Ichthyophthyrus*.

Моногенетические сосальщики, как и простейшие, нашли в водохранилище благоприятные условия существования. Так, с 1942 по 1948 г. число видов рода *Dactylogyrus* увеличилось с 12 до 20. Виды других родов — *Tetraonchus*, *Ancyrocephalus*, *Gyrodactylus* — в первые годы поражали небольшое количество рыб и в незначительной степени. Однако уже в течение 2—3 лет быстро увеличивались процент заражения и количество паразитов на рыбах. Моногенетические сосальщики стали одной из наиболее богатых видами групп паразитов в водоеме и их насчитывается 54 вида. Увеличение численности дактилогирусов на жабрах карповых рыб вызывает серьезную опасность для молоди, так как при благоприятных температурных условиях они могут вызвать вспышки дактилогироза.

Паразитические ракообразные представлены 7 видами, но наиболее благоприятные условия здесь нашел *Ergasilus sieboldi*. В 1942 г. он встречался только на щуке, а в 1945—1948 гг. был обнаружен на 4 видах рыб. Позднее, будучи слабо специфичным, он перешел почти на все виды рыб. Некоторую опасность создает в водоеме *Argulus foliaceus*, который нападает главным образом на рыбу в сетях и на молодь. Наличие этих паразитов в водоеме следует учитывать при строительстве нерестово-выростных хозяйств, так как они могут вызывать гибель молоди рыбы.

Значительная зараженность рыб паразитами с прямым циклом развития объясняется, видимо, тем, что при хороших условиях размножения и при отсутствии сноса планктонных стадий паразитов увеличивается численность паразитов и лучше обеспечивается их контакт с хозяевами.

У паразитов, развивающихся со сменой хозяев, в первые годы существования водохранилища произошло резкое падение численности и обеднение видового состава в силу разрыва связей между промежуточными и окончательными хозяевами. Это прежде всего касается дигенетических сосальщиков. В 1942 г. их было зарегистрировано 10 видов, а в 1945 удалось обнаружить только два. Это объясняется, по-видимому, тем, что промежуточные хозяева многих дигенетических сосальщиков — моллюски — распространяются медленно и только через несколько лет заселяют залитую сушу — основную часть площади водохранилища, в то время как рыбы, их окончательные хозяева, очень быстро расселяются по водоему. В последующие годы (1947—1948 гг.) почти все ранее обнаруженные виды паразитов были найдены вновь. Восстановление фауны дигенетических сосальщиков и их промежуточных хозяев (моллюсков и планктонных ракообразных) тесно связано между собой и ныне трематод насчитывается в водохранилище 25 видов, причем некоторые встречаются в массе, например, *Cotylurus pileatus*, личинки которого паразитируют в полости тела и в гонадах ерша, *Diplostomum spathaceum*, *Phyllodistomum angulatum*, *Bunodera luciopercae*.

Численность ленточных червей, проходящих часть жизненного цикла в планктонных ракообразных, быстро расселившихся по водоему, хотя и снизилась в первые годы существования водохранилища, но не столь резко, как численность дигенетических сосальщиков. В 1942 г. было обнаружено 6 видов ленточных червей, в 1945—1947 гг. — 5, в 1948—7, а в настоящее время их зарегистрировано — 14. Следует отметить, что в 1948 г. не были обнаружены в рыбах отмеченные ранее личинки *Diphyllbothrium latum*. Позднее они в большом количестве стали встречаться в щуке, налиме, в меньшем количестве — в судаке, окуне, ерше. С увеличением численности рыбоядных птиц, возросло заражение рыб лигулидами. У налима в массе появился *Eubothrium rugosum*. Приблизительно так же, но с некоторым отставанием от общего формирования фауны беспозвоночных, формируется и фауна круглых червей, развивающихся тоже со сменой хозяев.

Формирование фауны беспозвоночных происходит в течение первых 6—8 лет существования водохранилища. Однако по указанным выше причинам формирование паразитофауны протекает несколько медленнее. Можно считать, что уже к 1957—1958 гг. сложилась паразитофауна рыб водохранилища с характерным комплексом преобладающих видов. Реофильные виды оказались вытесненными видами, связанными с медленнотекучими или даже застойными водами и с их фауной, т. е. характерными для озер. Эти паразиты вызывают следующие опасные заболевания рыб и человека.

Миксоспоридиоз. Вызывается главным образом двумя видами — *Myxobolus sandrae* и *Henneguya oviperda*. Первый встречается на жабрах и жаберных крышках, роговице глаз, челюстях судака, особенно зимой и ранней весной. Количество цист бывает так велико, что они гроздьями покрывают всю поверхность жаберных лепестков, что, безусловно, нарушает дыхание рыбы. *H. oviperda* поражает гонады до 50% щук. Крупные цисты паразитов, по форме напоминающие икринки, часто заполняют почти всю гонаду самок, вызывая частичную или полную кастрацию рыб.

Триенофороз. Вызывается ленточным червем *Triaenophorus nobulosus*, который осенью, зимой и весной встречается почти у 100% щук. Его вторым промежуточным хозяином является окунь, также почти на 100%

зараженный плероцеркоидами паразитов, локализующимися главным образом в печени. Особенно поражается молодь окуня. Учитывая, что значительная часть ее скатывается через плотину в Волгу и в средневожжские водохранилища, можно полагать, что она служит дополнительным источником триенофороза для рыб нижележащих водоемов, где это заболевание не получило еще широкого распространения.

Дифиллоботриоз. Личинки *Diphyllobothrium latum* в 1942 г. были найдены только у щуки, налима и окуня, количество их было невелико и число зараженных рыб незначительно. В 1954 и 1955 гг. обследование хищных рыб показало, что личинками широкого лентеца щука заражена на 73.3%, окунь — на 65.7%, налим — на 37%, судак — на 2.1%. Паразиты локализируются главным образом в мускулатуре, мезентерии и в стенках желудка. Санитарно-эпидемиологические станции Ярославской и Вологодской областей отмечают случаи заражения людей широким лентецом в зоне водохранилища. Рост населения в прилегающих к нему населенных пунктах способствует распространению паразитов.

Лигулез. Плероцеркоиды *Ligula intestinalis* и *Digramma interrupta* часто встречаются в полости тела леща, густеры, белоглазки, плотвы, уклей, язя и чехони. Рыбы, зараженные лигулами, как правило, оказываются кастрированными. При наличии нескольких экземпляров червей брюшная полость рыб вздувается, плавательный пузырь и гонады резорбируются. Рыба плавает на поверхности воды и становится добычей водоплавающих птиц, главным образом чаек, в которых паразиты заканчивают цикл развития.

Тетракотилез. Личинки *Cotylurus pileatus* поражают 100% ершей водохранилища. Количество паразитов в одной рыбе, как правило, превышает 1000 экз. Локализация их весьма разнообразна. Они располагаются главным образом в яичниках, занимая пространство между икринками, а также внутри икринок, которые принимались прежде за недоразвившиеся личинки рыб. Так, в яичнике одного ерша было найдено 3081 нормальная икринка и 1879 «мелких», в которых при анализе оказались личинки *Tetracotyle*. Поражают также печень, почки, перитонеальный эпителий и мозг, часто образуют грозди вокруг сердца. В гонадах самцов, как правило, количество паразитов значительно меньше, чем в яичниках самок.

Диплостоматоз. Личинки *Diplostomum spathaceum*, *Diplostomulum clavatum* и *Tylodelphys podicipina* паразитируют в глазах многих рыб. Они поражают хрусталик и стекловидное тело и когда их много, вызывают катаракту глаз. Даже при небольшом заражении молодь рыб погибает в результате большой токсичности этих паразитов (Мусселиус-Богоявленская, 1957). Личиночные формы, вызывающие лигулез, тетракотилез и диплостоматоз, достигают половой зрелости в рыбоядных птицах (Шигин, 1957, 1961).

Обследования рыб в различных плесах водоема показали разнородность их паразитофауны. Наибольшая численность паразитов и разнообразие их форм, а также максимальное количество видов пораженных рыб приходится на Волжский плес, минимальное — на Моложский и Шекснинский. Самая низкая концентрация паразитов наблюдается в Главном плесе (табл. 132). Данные по распределению паразитов в водохранилище вполне согласуются с материалами по распределению рыб и их кормовых объектов.

Волжский плес наиболее богат рыбой в связи с наличием здесь больших и хороших нерестилищ, больших нагульных площадей и хорошей кормности этого участка водохранилища. Наибольшая биомасса бентоса приходится также на этот плес. В результате скопления на данном участке большого количества рыбы и беспозвоночных животных здесь создаются

Распределение паразитов в различных плесах водохранилища

Группы паразитов	Волжский		Моложский		Шекснинский		Главный	
	количе- ство видов паразитов	зара- жено видов рыб	количе- ство видов паразитов	зара- жено видов рыб	количе- ство видов паразитов	зара- жено видов рыб	количе- ство видов паразитов	зара- жено видов рыб
Myxosporidia	13	8	9	8	8	6	5	4
Microsporidia	1	1	0	0	1	1	1	1
Infusoria	4	7	0	0	0	0	0	0
Trematoda	17	10	15	10	12	8	12	8
Monogenea	16	9	11	9	12	8	13	7
Cestoidea	11	10	9	8	9	8	7	6
Nematoda	7	9	6	10	7	9	6	9
Acanthocephala	3	9	3	6	3	5	2	4
Hirudinea	1	4	1	1	0	0	1	1
Mollusca	1	7	1	1	0	0	1	1
Crustacea	3	8	4	5	4	6	3	4

наилучшие условия для контакта между паразитами и их хозяевами. Главный плес, как самый малокормный, наиболее контрастирует с Волжским. Поэтому и численность паразитов в нем наименьшая.

Характер зараженности рыб паразитами подтверждает наличие локальных популяций рыб в водоеме. Это видно главным образом по личиночным формам, в течение ряда лет находящимся в рыбах. Паразиты служат своего рода естественными метками, по которым можно судить о перемещениях рыб в водоеме. Так, личинки и половозрелые формы *Viscerhalus polymorphus* встречаются только в русловой части Шекснинского и Моложского плесов. Личинки обнаружены только у синца, а половозрелые особи у судака. В остальных частях водохранилища паразит практически отсутствует. Это свидетельствует о том, что рыбы Шексны и Мологи не заходят на остальную акваторию водохранилища. Аналогичный пример можно привести и для личинок широкого лентеца, которые встречаются главным образом в рыбах Волжского и Шекснинского плесов в связи с наибольшей заселенностью их берегов. В Главном плесе при наличии значительного дифиллоботриоза в водоеме личинки паразитов не обнаружены.

Сезонные изменения⁸ паразитофауны рыб прослежены (Изюмова, 1958, 1959а, 1960) в Волжском плесе на девяти видах рыб (щука, синец, густера, плотва, лещ, чехонь, судак, окунь, ерш).

Споры миксоспоридий чаще всего появляются у рыб поздней осенью. Они держатся в течение зимы и весны, а летом встречаются крайне редко. В вегетативной стадии паразиты встречаются, как правило, летом. Такая закономерность характерна почти для всех, встреченных в водохранилище видов миксоспоридий, как жаберных, так и полостных. Исключение составляет *Myxidium lieberkühni*, споры которого и летом остаются в значительном количестве в мочевом пузыре. В ряде случаев споры паразитов сохраняются в мышцах и на жабрах. Однако, несмотря на эти отклонения, общая сезонная закономерность развития миксоспоридий в водоеме сохраняется. Инфузории встречаются на рыбах преимущественно летом.

⁸ Мы рассматриваем зиму как период от начала ледостава до конца таяния льда, т. е. 4.5—5 месяцев (конец ноября—март, часто и апрель), весну — конец апреля, май, часто до середины июня (в зависимости от температуры воздуха и воды), лето — июнь—сентябрь, осень — октябрь и до начала ледостава.

Моногенетических сосальщиков по сезонному распределению можно разделить на три группы. К первой относятся виды, встречающиеся на рыбах преимущественно весной и летом (*Dactylogyrus auriculatus*, *D. alatus*, *D. falcatus*, *D. fallax*, *D. nanus*, *D. wunderi*). Осенью и зимой, они, как правило, не обнаруживаются. На зиму остаются лишь яйца и единичные черви, которые весной при наступлении необходимой для их развития температуры дают начало новой генерации. Вторую группу составляют паразиты, встречающиеся на рыбах в течение всего года (*Dactylogyrus chranilowi*, *D. amphibothrium*, *D. hemiamphibothrium*, *D. simplicimalleata*, *D. crucifer*; *Ancyrocephalus paradoxus* у судака и *Tetraonchus monenteron* у щуки). В эту группу входят моногенетические паразитирующие на рыбах, далеких друг от друга не только по систематическому положению, но также и по биологии. Они характеризуются узкой специфичностью по отношению к хозяевам; поражают большое число рыб, и иногда встречаются в массе на их жабрах. Исключение составляет *D. crucifer*, но в Рыбинском водохранилище он встречается только на плотве. Как правило, в течение всего года наблюдается значительное заражение рыб паразитами. Такая численность паразитов может достигаться либо большой продолжительностью жизни червей, либо способностью размножаться круглогодично. Это предположение подтверждается наблюдениями за развитием *D. simplicimalleata* и *D. chranilowi*. Яйца *D. simplicimalleata* при температуре 5—6° развиваются в течение 16—21 дней. Несмотря на то что 15% яиц при этой температуре подвергается распаду, остальные дают нормальных личинок. У *D. chranilowi* развитие яиц при температуре 7—9° продолжается 18 дней. Это свидетельствует о возможности размножения червей в зимний период. Продолжительность жизни червей *D. chranilowi* может достигать 90 дней (Изюмова, 1958, 1969). Совсем другая картина, как уже отмечалось, наблюдается у форм мало специфичных. В третью группу входят виды рода *Diplozoon*, которые встречаются на рыбах в различные сезоны года. В 1948—1954 гг. всех паразитов этого рода относили к одному виду — *D. paradoxum*. Но уже тогда было установлено, что у леща наибольшее заражение наблюдается весной и летом, у плотвы — летом, осенью и зимой, а у густеры — осенью, зимой и весной. Позднее было показано (Быховский и Нагибина, 1959), что существует 5 видов этого рода.

Появление различных ленточных червей в рыбах тесно связано с их питанием. Почти во всех случаях, независимо от того, попадает ли паразит в рыбу через планктонные организмы, через олигохет или через мелкую рыбу, заражение происходит летом. Паразиты держатся в рыбах в течение зимы, а к весне рыбы частично или полностью освобождаются от них. Это относится к *Triaenophorus nodulosus*, *Caryophyllaeus laticeps* и к видам родов *Proteocephalus* и *Eubothrium*.

Дигенетические сосальщики появляются в рыбах в различные сезоны года. В тех случаях, когда цикл паразитов одногодичный (*Sphaerostoma bramae*, *Bunodera luciopercae*, *Azygia lucii*), заражение рыб начинается обычно осенью. В течение зимы происходит созревание паразитов, а летом — освобождение рыб от них. В мочевом пузыре судака круглый год встречаются одновременно половозрелые и личиночные формы *Phyllodistomum angulatum*. Видимо, заражение рыбы происходит в течение всего года, а цикл развития паразитов длится больше года. Обнаружено 8 видов личинок дигенетических паразитов, окончательными хозяевами которых являются птицы: *Diplostomum spathaceum*, *D. clavatum*, *Tetracotyle percae-fluviatilis*, *Cotylurus pileatus*, *Tylodelphys podicipina*, *Paracoenogonimus ovatus*, *Neodiplostomum pseudattenuatum*, *Posthodiplostomum cuticola*. Наибольшее количество (5 видов) встречается у плотвы и ерша, по 4 вида у синца и густеры, по 3 — у чехони, окуня, судака и щуки. Меньше всего их у леща (2).

Не всегда удается проследить сезонность их появления и исчезновения в рыбах.

Круглые черви и скребни, как правило, появляются в рыбах осенью, держатся зимой, а весной и особенно в начале лета наблюдается снижение зараженности. Такое сезонное распределение свойственно не только кишечным паразитам, но и поражающим другие органы. Глохидии на рыбах появляются осенью, держатся на них в течение зимы, а летом покидают их, продолжая свое развитие в водоеме. Паразитические ракообразные представлены в водохранилище 7 видами, но широкое распространение получили лишь *Ergasilus sieboldi*, *Achtheres percarum* и *Argulus foliaceus*. Цикл развития рачков, по-видимому, одногодичный. Они встречаются на рыбах, как правило, круглый год. Однако, зараженность рыб *E. sieboldi* и *A. percarum* увеличивается осенью, тогда как *A. foliaceus* держится на рыбах преимущественно летом.

Т а б л и ц а 133

Зараженность рыб водохранилища отдельными группами паразитов

Вид	Число вскрытых рыб	Группы паразитов									Всего
		простейшие	монogeneи	лентцы	трематоды	нематоды	скребни	пиявки	моллюски	раки	
Ряпушка	16	—	—	1	1	1	—	—	—	—	3
Щука	140	5	2	3	8	5	3	1	1	2	30
Плотва	173	6	10	3	7	2	2	1	1	4	36
Язь	21	2	3	3	2	2	1	1	1	2	17
Линь	20	2	1	2	2	2	2	1	1	2	15
Густера	126	2	8	4	7	4	1	1	1	2	30
Лещ	111	4	6	2	4	2	2	1	1	2	24
Синец	120	1	1	3	6	1	1	1	1	2	17
Чехонь	79	1	1	1	5	3	1	1	—	1	14
Карась	19	2	3	—	—	—	—	1	—	1	7
Сом	16	—	2	2	2	1	—	—	—	—	7
Налим	29	2	—	4	8	5	3	1	1	—	24
Судак	91	2	1	3	6	5	1	1	1	3	23
Окунь	105	3	2	3	8	4	2	1	1	3	27
Ерш	155	4	3	6	9	6	2	1	1	2	34

Как видно из табл. 133, наибольший набор паразитов имеют бентофаги (плотва, густера, лещ, окунь, ерш), а также активные хищники (щука и судак). Последние обогащаются паразитами уже во вторую ступень, поедая рыб-бентофагов.

Сезонные наблюдения позволили установить, что роль рыбоядных птиц в распространении паразитов в водохранилище не так уж мала. В рыбах встречаются личинки дигенетических сосальщиков, ленточных и круглых червей, которые достигают половой зрелости в птицах. По всей вероятности, хозяева наибольшего количества видов этих паразитов — плотва, ерш и густера, обитающие в прибрежье, — наиболее доступны для рыбоядных птиц и служат основным звеном в завершении циклов птичьих паразитов. Вероятно, сюда следует отнести и окуня, хотя он имеет меньший набор личинок.

ГЛАВА 5

ПРОМЫСЕЛ РЫБЫ И СОСТОЯНИЕ ЕЕ ЗАПАСОВ

Рыбопромысловая эксплуатация Рыбинского водохранилища началась в первые годы после его заполнения. Лов рыбы производился рыболовецкими колхозами и некоторыми другими заготовителями. В 1947 г. был создан Рыбинский рыбтрест, которому были подчинены ранее существовавшие рыбозаводы: Рыбинский, Пошехоно-Володарский, Брейтовский, Череповецкий и Весьегонский. Подчиненность этих, а также некоторых других рыбозаводов областным рыбтрестам претерпевала на протяжении последующих лет различные изменения. В 1948 г. были организованы рыбацко-колхозсоюзы, которые просуществовали до 1956 г. В этот период они руководили работой рыболовецких колхозов. Для обеспечения рыболовецких колхозов судами и рыболовецкой техникой (в том числе орудиями лова) в 1953 г. создается моторно-рыболовная станция (МРС), которая просуществовала до 1957 г. Вся техника, принадлежавшая МРС, была продана рыбацко-колхозам. После ликвидации рыбацко-колхозов и МРС весь контроль за рыбопромысловой деятельностью колхозов перешел к рыбтрестам.

В настоящее время на водохранилище имеется 4 рыбозавода и 1 рыбокомбинат: в Ярославской области — Приволжский (бывший Рыбинский), Брейтовский, Пошехоно-Володарский (Рыбинского рыбтреста), в Калининской — Весьегонский (Калининского рыбтреста) и в Вологодской — Череповецкий рыбокомбинат. Каждая организация ведет лов только в пределах своей области.

Лов рыбы производят рыболовецкие колхозы, рыботороварные фермы, сельскохозяйственные артели и государственные организации. Прием рыбы-сырца и дальнейшую ее обработку ведут рыбозаводы через сеть рыбоприемных пунктов.

Рыбопромысловое освоение водохранилища началось с юго-западного района, где было больше удобных для добычи рыбы участков. В 1943 г. возник промысел в Весьегонском расширении Моложского плеса и в верхней части Шекснинского. Более медленно осваивались северо-восточное побережье и нижние участки Шекснинского плеса, сильно засоренные древесными остатками. В этой части водохранилища долгое время существовал крючковый лов и добывалась главным образом хищная рыба; более развит был промысел в устьях рек Согожи и Ухры.

В промысловом освоении водохранилища можно различить два этапа. Для первого характерны освоение побережья и применение для лова рыбы неводов. В уловах преобладал мелкий частик (плотва, окунь, ерш, густера, уклея), а также щука и молодь ценных промысловых видов (в основном леща). На этом этапе отсутствовала даже простейшая механизация. Лов производился с обычных гребных лодок, а кое-где использовались для выездов в отдаленные от берега участки парусные лодки. Интенсивность промысла была незначительная. До 1947 г. существовал запрет на вылов судака. Из-за недостатка работников рыбоохраны мероприятий по регулированию промысла и охране рыбных запасов не про-

водилось. Продукция рыбозаводов реализовалась преимущественно в соленом виде.

На втором этапе освоения водохранилища, началом которого надо считать 1950—1952 гг., резко снизилась роль неводного лова и возросло использование жаберных ставных сетей различной конструкции. В дальнейшем они стали основными орудиями лова. В результате изменился состав промысловых уловов. Ныне промысел ориентируется на вылов наиболее ценных видов. Резко снижается вылов мелкого окуня и плотвы, ерша, густеры и других видов, относимых промысловой статистикой к мелочи III группы. Для изготовления орудий лова широко используются синтетические материалы: капроновые сети и дели, хлориновые веревки и пенопласт. На лову гребные лодки заменяются моторными. Моторные суда используются для сопровождения рыбаков к местам лова, приемки там рыбы и транспортировки ее к местам обработки. В последнее время транспортировка рыбы производится с помощью рефрижераторных судов. С середины 50-х годов моторный флот используется для добычи рыбы. Самоходные суда — малые рыболовные тральщики и траловые рыболовные боты — применялись для тралового лова. Необходимо отметить, что впервые для этого способа лова были сделаны попытки использовать моторыбницы мощностью 50 и 80 л. с. и даже колесный буксирный пароход. Для лова рыбы строились равноподборные тралы с широкой по входу мотней из легкой капроновой дели. Организовался лов близнецовым тралом с двух моторных ботов по 40 л. с. В 1954 г. для этого способа лова было предназначено 6 пар мотоботов, но лов производился нерегулярно и промысловый эффект его был очень мал. После ликвидации МРС внедрение новых способов добычи рыбы прекратилось. Сравнительно долго, однако, сохранялся траловый лов в Шекснинском плесе, а в настоящее время (в порядке производственного эксперимента) производится лов тралом с электроподборой на переоборудованном для этой цели промыслово-транспортном судне.

За 24 года (1945—1968) основными заготовителями добыто 784 200 ц рыбы при среднем годовом улове 32 675 ц. С учетом неполностью зарегистрированных уловов первых лет (1941—1944) и внеплановых заготовок (уловы рыбаков, любительский лов, гибель рыбы в орудиях лова, браконьерский лов и пр.) за время существования водохранилища было добыто не менее 1 000 000 ц рыбы (средний годовой вылов 35 700 ц). По прогнозу, разработанному группой сотрудников ВНИОРХ в 1938—1940 гг. под руководством М. И. Тихого и П. В. Тюрина, ежегодная рыбопромысловая продукция Рыбинского водохранилища при сформировавшейся ихтиофауне и после проведения ряда рыбоводно-мелиоративных работ должна была достичь 100 000 ц. При отказе от рыбоводно-мелиоративных работ и экстенсивной форме хозяйства вылов рыбы на 15-м году после начала заполнения водохранилища определяется этими же авторами в размере 75 000 ц и должен был на 1/3 (25 000 ц) состоять из ценных промысловых рыб (Антипова, 1961).

Заполнение водохранилища совпало с началом Великой Отечественной войны, и объем подготовительных работ, направленных на создание культурного рыбного хозяйства, был сведен к минимуму. В послевоенные годы с целью акклиматизации были выпущены в водохранилище сазан, некоторые сиговые и кубенская нельма, но промыслового эффекта эти работы не дали. Только в 1961 г. по инициативе Института биологии внутренних вод АН СССР на водохранилище впервые был введен весенний 40-дневный запрет на лов рыбы, а несколько позднее лимитирование вылова (леща, судака и щуки).

В 1954—1958 гг. уловы крупного частика (лещ, судак, щука, налим, жерех) достигали 30 000 ц и составили около 70% от его общего улова.

Синца, крупной плотвы, чехони и окуня в среднем за этот период вылавливалось около 9000 ц в год, или немногим более 20% общего улова. Уловы малоценных видов (густера, ерш, укля, мелкий окунь, плотва и др.) едва превышали 3000 ц (около 8% общего улова). Учитывая, что промысловые запасы малоценных рыб значительно превышали их вылов, можно считать, что в 1954—1958 гг. общая рыбопродуктивность водохранилища была близка к запроектированной (75 000 ц). За время существования водохранилища видовой состав, величина уловов и промыслового запаса претерпели значительные изменения (табл. 134).

Характерная особенность состава промысловых уловов — высокий удельный вес крупного частика. Начиная с 1950 г. (табл. 135) эти виды рыб никогда не составляли менее 50% общего улова (максимум в 1958 г. — 75%). Позднее относительное значение в уловах крупного частика начинает медленно падать, но в настоящее время он все еще составляет более половины всего вылова. В начале формирования ихтиофауны первое место в уловах занимали короткоцикловые скороспелые рыбы, главным образом плотва, окунь, ерш, густера, относимые рыбопромысловой статистикой к категории «мелочь» (Васильев, 1955). Из крупного частика в эти годы основным объектом промысла была щука, составлявшая почти 1/3 всего промыслового улова и основу потребительского лова (Пермитин, 1959). Начиная с 1948—1949 гг., по мере снижения роли неводо- и перехода промысла на крупноочечный сетный лов, уловы «мелочи» уменьшаются и из водоема изымается преимущественно крупный частик. Категорию мелкого частика представляют в эти годы крупные особи синца, чехони, плотвы, окуня и других рыб.

Вторая характерная особенность состава промысловых уловов — высокий и сравнительно стабильный процент хищных рыб. В среднем на долю крупных хищников (судак, щука, налим, жерех) приходится не менее 1/3 общего улова. Максимальный вылов хищников наблюдался в 1955 г., а затем их численность стала снижаться. Если ранее основу уловов хищников составляла щука, то начиная с 1954 г. первое место занимает судак. В последние годы уловы судака, щуки и налима составили 24—26%. Бентофаги, несмотря на снижение численности леща, по-прежнему остаются основными объектами промысла, давая более половины всей рыбной продукции водохранилища. Наблюдается некоторое увеличение вылова планктофагов, главным образом за счет синца, однако удельный вес планктофагов в промысле значительно ниже возможного, так как в настоящее время почти не облавливаются многочисленные популяции снетка, ряпушки и уклей.

На водохранилище наиболее развит подледный лов рыбы ставными сетями. За период с 1962 по 1968 г. он дал в среднем 60% годового вылова рыбы, а в отдельные годы даже 72% (табл. 136). Зимние уловы состоят главным образом из крупночастиковых рыб. Рыба, пойманная зимой, имеет высокое качество и реализуется в свежемороженом виде. При подледном лове меньше потерь, и экономически он более выгоден, чем лов по открытой воде. В летнее время при частых штормах, когда по несколько дней рыбаки не могут выйти в водохранилище, гибнет большое количество обтянутой сетями рыбы или сильно снижаются ее товарные качества. Часть сетей уносится ветром и теряется, но они продолжают длительное время улавливать рыбу, нанося ничем не оправданный урон запасу промысловых рыб. Наибольшие уловы имеет Рыбинский рыбтрест, который облавливает Волжский и Главный плесы водохранилища. Уловы рыбы по этому тресту (табл. 137) составляют более 60% общего для водохранилища. Менее других организаций добывает рыбы Весьегонский рыбзавод.

Промысловые уловы рыбы (в ц)

Вид рыбы	Год											
	1945	1946	1947	1948	1949	1950	1951	1952	1953	1954	1955	1956
Лещ	2109	3395	4393	4675	5447	5590	9522.0	11112.7	10198.0	13702.0	13542.0	15700.0
Судак		41.5	75	427	400	559	931	2816.7	3380.2	7260.0	8535.0	7343.5
Щука	6970	6045	7330	5216	4219	4150	4681	6493.4	4513.6	6631.0	6051.0	4611.0
Итого лимитируемых видов	9079	9481.5	11798	10318	10066	10299	15134	20422.8	18091.8	27593.0	28128	27654.5
Налим	355	725	301	305	374	602	877.1	1593.4	1906.3	2240.0	2168.0	3097.0
Жерех	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	52.5	295.6	231.0	103.7	44.0
Синец	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	206.1	408.6	1935.0	4361.6	3236.5
Чехонь	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	23.9	157.7	309.3	1214.0	2363.0	2566.0
Плотва	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5634.8	1700.6	5960.0	1534.0	3100.0
Окунь	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	818.0	385.8	1359.0	795.0	509.2
Мелочь I гр. и II гр.	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4282	1100.4	698.2	1989.0	647.9	414.3
Мелочь III гр.	8954	6335	8414	14060	11268	5439	3883	76.0	258.8	353.0	0.0	0.0
Снеток	0.0	0.0	0.0	35	160	1290	2500	1475.0	3119.0	164.0	1.2	5.7
Ряпушка	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.3	0.0	0.0	0.0	0.0
Неразобранные по видам	3812	4158.5	4587	5782	4832	3870	0.0	0.0	0.0	0.0	2195.0	1944.0
Общий улов	22200	20700	25100	30500	26700	21500	26700	31538	27174	43038	42297.4	42571.2

Т а б л и ц а 134 (продолжение)

Вид рыбы	Год										
	1957	1958	1959	1960	1961	1962	1963	1964	1965	1966	1967
Лещ	14563.0	17837.0	16558.0	16093.1	10042.4	11545.2	13664.6	9846.3	10748.5	12007.4	8959.2
Судак	4105.0	5846.0	5370.8	5217.3	3531.4	3217.5	4587.9	5991.0	5994.5	3635.0	2675.2
Щука	3102.0	3816.0	4742.1	4865.5	3236.9	3688.7	3832.8	3761.7	4038.1	2738.0	1973.6
Итого лимитируемых видов	21770.0	27499.0	26670.9	26175.9	16811.7	18451.4	22085.3	19599.0	20781.1	18380.4	13608.0
Налим	2774.0	3256.0	3547.0	4510.5	5100.2	4428.1	3395.7	3343.7	3049.2	2314.7	1958.5
Жерех	111.0	36.0	43.0	33.2	26.1	15.0	41.6	13.3	20.2	18.6	19.8
Синец	3289.0	2839.0	1856.4	1271.0	1176.3	1823.3	3325.9	4151.0	4880.4	4560.4	4584.6
Чехонь	1248.0	452.0	275.5	9.5	189.6	636.8	652.2	15.1	10.8	4.6	13.4
Плотва	3509.0	2840.0	4503.4	6328.3	4583.0	4309.5	3151.9	6692.0	5632.8	4045.4	5486.1
Окунь	518.0	530.0	952.3	565.6	788.6	766.4	506.2	633.0	824.0	378.1	379.1
Мелочь I гр. и II гр.	349.0	799.0	1363.9	917.6	—	1158.1	3293.5	275.3	1658.7	1198.6	391.9
Мелочь III гр.	0.0	0.0	0.0	0.0	1051.0	815.3	1133.9	836.0	585.3	596.3	667.2
Снеток	1531.0	1446.0	470.0	151.3	29.0	751.9	677.0	495.0	819.5	458.5	388.7
Ряпушка	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	7.6	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0
Неразобранные по видам	2008.0	1259.0	845.0	1996.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	8.0	0.0
Общий улов	37107.0	40956	40527.4	41959.2	29754.4	33163.4	38263.2	36053.4	38262.0	31953.6	27499.3

Вылов рыбы в водохранилище (в ‰)

Вид рыбы	Год																						
	1945	1946	1947	1948	1949	1950	1951	1952	1953	1954	1955	1956	1957	1958	1959	1960	1961	1962	1963	1964	1965	1966	1967
Крупный частик в том числе:	42.5	49.3	48.2	44.8	39.4	50.7	59.6	69.9	74.6	69.7	71.8	72.3	66.5	76.0	74.8	73.0	73.7	69.0	66.7	63.5	62.2	64.7	56.6
лещ	9.5	16.4	17.6	15.3	20.7	26.0	35.6	35.1	37.5	31.8	32.0	36.8	39.3	43.5	41.0	38.2	33.8	34.8	35.7	27.3	28.1	37.6	32.6
судак	0.0	0.2	0.3	1.4	1.5	2.6	3.5	9.0	12.4	16.8	20.2	17.3	11.0	14.3	13.2	12.4	11.9	9.7	12.0	16.6	15.7	11.6	9.7
щука	31.4	29.2	29.2	17.1	15.8	19.3	17.5	20.6	16.6	15.4	14.3	10.8	8.4	9.4	11.8	11.6	10.8	11.1	10.0	10.4	10.5	8.5	7.2
налим	1.6	3.5	1.1	1.0	1.4	2.8	3.0	5.1	7.0	5.2	5.1	7.3	7.5	8.7	8.7	10.7	17.1	13.4	8.9	9.2	7.9	7.2	7.1
жерех	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	1.1	0.5	0.2	0.1	0.3	0.1	0.1	0.1	0.1	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0
Мелкий частик в том числе:	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	19.5	24.0	14.8	27.8	22.3	23.3	24.1	18.3	22.0	21.8	0.0	26.2	28.6	32.2	34.1	32.0	40.0
синец	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.7	1.5	4.5	10.3	7.6	8.9	7.0	4.5	3.2	3.8	5.5	8.6	11.2	12.7	14.3	16.7
чехонь	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.9	0.5	1.2	2.8	5.6	6.0	3.4	1.1	0.7	0.0	0.6	1.9	1.8	0.0	0.0	0.0	0.0
плотва	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	17.9	6.3	13.9	3.6	7.3	9.5	6.9	11.0	15.1	15.4	13.0	8.2	18.5	14.7	12.7	20.4
окунь	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.6	1.4	3.2	1.9	1.2	1.4	1.4	1.3	2.4	1.3	—	2.3	1.3	1.7	2.4	1.2	1.4
Мелочь I и II гр.	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	16.0	3.5	2.6	4.7	1.6	1.0	0.9	2.0	3.4	2.8	2.6	3.5	8.7	0.8	4.3	3.8	1.5
Снеток	0.0	0.0	0.0	0.1	0.6	6.0	9.0	4.7	0.9	0.4	—	—	4.1	3.5	1.2	0.4	0.1	2.3	1.7	1.3	2.1	1.4	1.4
Мелочь III гр. и не- разобранные по ви- дам	57.5	50.7	52.2	65.0	60.3	43.3	14.5	0.2	11.5	6.0	5.2	4.6	5.3	3.2	2.0	4.8	3.8	2.5	3.0	2.0	1.6	1.8	2.4
Крупные хищники (су- дак, щука, налим, жерех)	32.6	32.9	30.6	19.5	18.7	24.7	24.0	34.8	37.6	37.9	39.8	35.5	27.2	34.5	33.8	34.9	39.9	34.2	31.0	36.2	34.1	26.1	24.1
Бентофаги (лещ, плотва)	9.5	16.4	17.6	15.3	20.7	26.0	35.6	53.0	43.8	45.7	35.6	44.1	48.8	50.4	52.0	53.3	49.2	47.8	43.9	45.8	42.8	50.3	53.0
Планктофаги (синец, чехонь, снеток)	0.0	0.0	0.0	0.1	0.6	6.0	9.9	5.9	3.6	7.7	15.9	13.6	16.4	11.6	6.4	3.6	4.5	9.7	12.1	12.5	14.8	15.7	18.1
Лимитированные виды (лещ, судак, щука)	40.9	45.8	47.1	33.8	38.0	47.9	56.6	64.7	66.5	64.0	66.5	64.9	58.7	67.2	66.0	62.2	56.5	55.6	57.7	54.3	54.3	57.5	49.5
Всего, ц	22.2	20.7	25.1	30.5	26.7	21.5	26.7	31.5	27.2	43.0	42.3	42.6	37.1	41.0	40.6	42.0	29.8	33.2	38.3	36.1	38.3	32.0	27.5

**Сетные уловы (ц/%) в разные сезоны года
(по Рыбинскому рыбтресту)**

Сезон	Год							Улов за весь период
	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	
Зима	16477 68.6	14690 55.9	13837 51.9	13260 52.7	14128 71.7	11543 60.6	13184 65.6	97119 60.4
Лето и осень	7531 31.4	11558 44.1	12788 48.1	11844 47.3	5571 29.3	7500 39.4	6916 34.4	63708 39.6

Интенсивность промысла ценных видов промысловых рыб в течение последних 15 лет (1955—1969) предельно высока. В настоящее время освоены все участки водохранилища, пригодные для лова, количество основных орудий лова (сетей), используемых на лову, не снижается.

Т а б л и ц а 137

Уловы рыбы разными организациями (в %)

Вид рыбы	1966 г.			1967 г.			1968 г.		
	Весего- нский рыбо- завод	Череповец- кий рыбо- комбинат	Рыбинский рыбтрест	Весего- нский рыбо- завод	Череповец- кий рыбо- комбинат	Рыбинский рыбтрест	Весего- нский рыбо- завод	Череповец- кий рыбо- комбинат	Рыбинский рыбтрест
Лещ	14.6	26.3	59.1	3.2	26.1	70.7	7	21	72
Судак	4.2	17.1	78.7	3.1	19.8	77.1	4	17	79
Щука	18.8	45.3	35.9	12.3	40.1	47.6	15	30	55
Налим	11.9	25.8	62.3	6.4	35.4	58.2	8	37	55
Жерех	53.8	10.8	35.4	40.4	35.4	24.2	34	33	33
Синец	8.0	25.2	66.8	2.4	29.7	67.9	3	19	78
Плотва	31.2	0.0	68.8	12.8	20.1	67.1	16	22	62
Окунь	61.6	0.0	38.4	31.9	25.3	42.8	23	15	62
Мелочь I гр. *	0.0	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0
Мелочь II гр. *	0.0	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0
Мелочь III гр. *	0.0	0.0	0.0	8.0	40.0	52.0	34	19	47
Язь	43.6	32.7	23.7	28.0	29.9	42.1	29	35	36
Общий улов	15.3	25.4	59.3	7.2	27.8	65.0	10	22	68

* В 1966 г. уловы окуня и плотвы по Череповецкому рыбокомбинату включены в мелочь I и II группы.

СОСТОЯНИЕ ЗАПАСОВ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ

Длительные наблюдения за динамикой численности основных промысловых рыб показывают, что она имеет общие черты на всем водохранилище. Для оценки состояния запасов можно ограничиться данными промысловой статистики только по Рыбинскому рыбтресту, так как этой организацией облавливается основная акватория, а учет уловов поставлен лучше чем другими. При этом общий вылов рыбы Рыбинским трестом составляет в среднем не менее 2/3 всех уловов по водохранилищу.

Как видно из табл. 138, динамика уловов Рыбинского треста соответствует общей динамике вылова по водохранилищу в целом. Падение

Динамика уловов крупного чистика

Вид рыбы	Место лова	Максимальный улов			Уловы последних лет					
		год	улов, ц	годовой улов 10 сетей, кг	1966 г.		1967 г.		1968 г.	
					улов, ц	годовой улов 10 сетей, кг	улов, ц	годовой улов 10 сетей, кг	улов, ц	годовой улов 10 сетей, кг
Лещ	все водохранилище	1958	17837		12007		8959		8962	
	в пределах Ярославской обл.	1958	11780	1538	6966	990	6210	900	6469	930
Судак	все водохранилище	1955	8535		3635		2675		3221	
	в пределах Ярославской обл.	1955	8213	883	2423	344	1756	253	2597	374
Щука	все водохранилище	1954	6631		2738		1973		2239	
	в пределах Ярославской обл.	1954	4227	825	1459	207	1228	177	1234	177
Налим	все водохранилище	1961	5100		2315		1959		1823	
	в пределах Ярославской обл.	1961	2980	401	1165	165	1135	163	993	146

уловов основных видов (лещ, судак, щука и налим), составляющих не менее 50% общей добычи, сопровождается падением вылова на одно промысловое усилие (10 сетей). Одновременное падение общих уловов и вылова на одно промысловое усилие при постоянной интенсивности промысла указывает на неуклонное снижение промысловых запасов ценных рыб. Лимиты вылова выполняются с большим трудом. В сетных уловах леща много неполовозрелых особей. Прилов их всегда превышает установленную правилами рыболовства норму. Так, в течение последних 15 лет по рыбпунктам Брейтовского рыбозавода прилов неполовозрелого леща никогда не был ниже 30%, а в отдельных случаях достигал 60% и более. Прилов отражается и данными промысловой статистики (табл. 139). Рыбоприемные пункты Рыбинского треста учитывают леща трех категорий: крупного, среднего и мелкого. К категориям крупного леща относятся особи, имеющие промысловую длину, 30 см и более; даже при этом размере далеко не все самки достигают половой зрелости, так как их массовое созревание начинается при длине тела 32 см. Таким образом, весь мелкий и средний лещ является неполовозрелым. Вылов его колеблется.

Таблица 139

Прилов к общему вылову среднего и мелкого леща по весу (в ц)

Размерные группы	Годы промысла									
	1949	1950	1951	1952	1953	1954	1955	1956	1957	1958
Общий улов леща, ц	1865	1824	3018	5193	6487	7541	8628	9429	9576	12643
в том числе средний и мелкий лещ, ц и % от общего улова	1504 80.7	701 38.6	1046 34.7	1556 29.9	1809 27.8	4853 64.3	1493 14.5	1619 17.2	850 8.9	2547 20.2

Размерные группы	Годы промысла									
	1959	1960	1961	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968
Общий улов леща, ц	10197	9713	6596	7026	7422	6060	5900	7099	6333	6479
в том числе средний и мелкий лещ, ц и % от общего улова	$\frac{1940}{19.0}$	$\frac{1863}{19.2}$	$\frac{1502}{22.7}$	$\frac{1812}{25.8}$	$\frac{1631}{22.1}$	$\frac{1285}{21.2}$	$\frac{1440}{24.4}$	$\frac{1721}{24.2}$	$\frac{1396}{22.0}$	$\frac{1279}{19.8}$

Ясно, что мелкий и средний лещ имеют меньший вес, чем крупный, и поэтому по числу особей его вылавливается значительно больше, чем крупного (примерно в 1.5 раза). П. В. Тюрин (1963) считает, что для массовых видов рыб со средней продолжительностью жизни (к этой категории относится лещ Рыбинского водохранилища) прилов неполовозрелых особей может достигать 30%. По нашему мнению, эта цифра слишком высока.

Для более общей оценки состояния запасов промысловых видов рыб был произведен ориентировочный подсчет ежегодного прироста биомассы рыб и убыль ее в результате изъятия промыслом. Для этой цели была использована методика расчетов коэффициентов естественной и промысловой смертности, предложенная Ф. И. Барановым (1925) и П. В. Тюриным (1963) со следующими допущениями:

- а) условия воспроизводства рыб, населяющих водохранилище, в последние годы стабильны;
- б) интенсивность промысла постоянна, запасы не подорваны и набор применяемых орудий лова не изменяется;
- в) коэффициент естественной смертности (в %) в возрасте от 2 лет до предельного остается постоянным;
- г) коэффициент промысловой смертности у облавливаемых возрастных групп не меняется.

Для учета биомассы промысловых видов использованы данные промысловой статистики уловов с поправками на неучтенные виды лова (главным образом любительский). При оценке запасов непромысловых видов за основу принималась плотность населения данного вида, определенная по результатам экспериментальных обловов.

Техника расчетов заключалась в следующем. По общему вылову данного вида и средней промысловой навеске определялась численность особей в промысловом улове, затем выбиралась наиболее плотно отлавливаемая возрастная группа популяции и по возрастному ряду промысловых уловов рассчитывался штучный вылов выбранной возрастной группы. По коэффициенту промысловой смертности восстанавливалась численность этой группы до облова. По численности одной возрастной группы путем использования коэффициента общей и естественной смертности рассчитывалась численность всех остальных возрастных групп популяции и ее численность в целом. По данным среднего темпа роста различных возрастных групп популяции определялся общий годовой прирост биомассы данного вида (табл. 140).

Полученные величины ориентировочны, так как методика расчета не позволяет оценить различия в урожайности отдельных поколений, изменения их естественной смертности и вылова. Учет этих и ряда других факторов в дальнейшем при разработке метода необходим, однако

Продукция и средний вылов промысловых видов на 1964—1967 гг.

Вид рыбы	Расчетные данные годово- вого прироста ихтиомассы, ц	Средний вылов за 1964—1967 гг., ц	Неучтенная убыль, ц
Лещ в возрасте 6+ и выше	13 100	10 390	—
В том числе неполовозрелый	6500	2500	около 500
Плотва в возрасте 7+ и выше	9250	5463	около 1000
Синец в возрасте 5+ и выше	6500	4543	около 1000
В том числе неполовозрелый	1100	400	—
Судак в возрасте 5+ и выше	5500	4573	—
В том числе неполовозрелый	2500	700	около 500
Щука в возрасте 5+ и выше	5300	3128	не менее 1000
В том числе неполовозрелая	1200	500	—
Налим в возрасте 3+ и выше	1500	2666	не менее 500
Окунь в возрасте 4+ и выше	5500	800	более 5000
Густера в возрасте 5+ и выше	2900	600	—
Неучтенные виды	—	1274	—
Все промысловые виды	49 550	33 237	9500
В том числе неполовозрелые особи	11 300	4100	—
Все непромысловые виды	27 300	—	—
В том числе:			
укля в возрасте 4+ и выше	7800	—	—
ерш в возрасте 4+ и выше	7000	—	—
снеток	12 500	—	—

и в самой общей форме данные табл. 140 весьма показательны. Очевидно, в частности, что ежегодно изымаемая ихтиомасса леща, судака, щуки и налима значительно превышает прирост половозрелой части стада, и это неуклонно ведет к снижению промысловых запасов указанных рыб (рис. 93, стр. 248).

Наряду с этим явно недоиспользуются продукционные возможности популяций плотвы, густеры и синца и совершенно выпали из сферы хозяйственного использования запасы снетка, уклей и ерша.

ПУТИ ПОВЫШЕНИЯ РЫБОПРОДУКТИВНОСТИ

Изложенные материалы показывают, что в водохранилище имеются три группы рыб с различной численностью запасов. Группа, наиболее ценная в промысловом отношении, в течение длительного времени подвергается интенсивному облову (лещ, судак, щука, налим), и ее численность непрерывно снижается. Виды второй группы, менее ценные (плотва, синец, густера, окунь), имеют относительно высокие и стабилизовавшиеся на определенном уровне запасы. И, наконец, снеток, уклей и ерш совершенно не подвергаются облову, успешно воспроизводятся в водохранилище и имеют большие популяции. Величина запаса каждого вида определяется эффективностью его воспроизводства и убылью от естественных причин и вылова.

Повышение съема рыбной продукции возможно путем проведения на водохранилище комплекса рыбохозяйственных мероприятий, основными из которых нужно считать: 1) улучшение условий воспроизводства фитофильных рыб; 2) акклиматизацию сиговых рыб; 3) реорганизацию промысла.

Улучшение условий воспроизводства. За время существования Рыбинского водохранилища прибрежная зона претерпела сильные изменения, которые повлекли за собой перестройку ихтиофауны, ее видового состава

и численности отдельных видов. В момент заполнения водоема территория суши, ставшая его дном, на 1/3 была покрыта лесами и кустарниками (Тачалов, 1965). Формирование ложа водохранилища началось в первые годы и заключалось в размыве берегов и разрушении лесов вначале в открытой части, а затем в прибрежье, что существенно отразилось на условиях размножения фитофильных рыб.

В защищенной мертвыми лесами зоне богато развивалась разнообразная водная растительность (Кутова, 1953), служащая субстратом для икры многих видов рыб. В маловодные годы икра откладывалась на края торфяных сплавин, ветви кустарников, кучи хвороста на затопленных вырубках и вымытые из грунта мелкие древесные корни (Захарова, 1955, 1958). Леса препятствовали вымыванию органического вещества из прибрежной зоны, что способствовало массовому развитию здесь планктона и других кормовых организмов (Мордухай-Болтовской и др., 1958) и создавало благоприятные условия питания молоди рыб. С 50-х годов процесс разрушения лесов пошел быстрее. В 1961 г. их оставалось около 100 км², а в настоящее время затопленные леса практически исчезли.

Усилился размыв грунтов, резко увеличилась площадь песков (Курдин и Зиминова, 1968б). В результате волнового воздействия произошли изменения конфигурации береговой линии и ее нивелировка. Исчезли многие мелкие заливы, образовались песчаные косы и обширные пляжи, на которых растительность полностью отсутствует. Это повлекло за собой сильное сокращение нерестовых площадей (табл. 141) и ухудшение условий размножения промысловых видов (Ильина и Гордеев, 1970).

Т а б л и ц а 141

Изменение площади нерестилищ фитофильных рыб (в км²)

Плес	Уровень, м			
	102	101	102	101
	1950—1957 гг.		1963—1967 гг.	
Волжский	50.6	5.6	7.2	2.4
Моложский	22.2	1.6	0.8	0.3
Шекснинский	71.5	6.6	5.5	1.2
Главный	87.9	6.3	4.9	1.5
Всего по водохранилищу	232.2	20.1	18.4	5.4

Таким образом, пригодные для размножения фитофильных рыб участки к настоящему времени сократились до минимальных размеров и составляют даже в годы высокого уровня всего около 18 км², или 1800—2000 га. Нерест происходит в основном в верховьях и на поймах малых рек, выпадающих в водохранилище.

Одним из показателей недостатка нерестового субстрата является увеличение числа самок с резорбирующейся икрой. За период 1953—1958 гг. их было в среднем у синца 16.7%, у леща — 17.7%, а уже в 1959—1965 гг. соответственно 33.1 и 25.3%. Происходящие в водохранилище изменения сказываются не только на фитофильных рыбах. Изменились места нереста и падает численность налима, молодь которого с самых ранних этапов нагуливается в прибрежной зоне. Исчезли озерные нерестилища судака и чехони.

Снижение урожайности поколений последних лет, связанное с небеспеченностью производителей нерестовыми площадями, отразится на

промысле в 1975—1980 гг. Уловы фитофильных рыб составят примерно 8000 ц, а других групп 6630 ц. Таким образом, общий вылов будет не более 14 630 ц.

Мероприятия по улучшению условий воспроизводства фитофильных рыб должны проводиться по двум направлениям:

1. Мелиорация естественных нерестилищ. Путем прокоса густых зарослей макрофитов и соединения с открытым водохранилищем пригодных для нереста участков мелководий, потерявших в настоящее время с ним связь, площадь естественных нерестилищ фитофильных рыб может быть увеличена на 1700 га. Кроме того, на площади в 1050 га необходимо провести работы, обеспечивающие выход молоди из отшнуровавшихся водоемов осушной зоны. Проведение этих мероприятий увеличит выход товарной рыбопродукции на 7500 ц.

2. Строительство нерестово-выростных хозяйств. В настоящее время для водохранилища разрабатывается проект мощного нерестово-выростного хозяйства, продукция которого должна обеспечить промысловые уловы в размере 16 тыс. ц. Таким образом, за счет перечисленных мероприятий и естественного воспроизводства уловы товарной рыбы можно поднять до 38 тыс. ц.

Имеющиеся в водохранилище запасы корма обеспечивают ежегодный прирост 50 000 ц промысловой рыбы. Чтобы довести численность рыб до соответствия кормовой базе и получить дополнительно к 38 000 ц еще 12 000 ц, нужно создать искусственные нерестилища на площади 3 000 га путем обваловывания участков открытого побережья или сооружения дополнительных нерестово-выростных хозяйств.

Акклиматизация сиговых рыб. Белозерская ряпушка, иммигрировав в водохранилище, нашла здесь благоприятные условия жизни и размножения и в настоящее время достигла относительно высокой численности. Поймки половозрелых особей потомков ранее завезенной кубенской нельмы и сига-нельмушки свидетельствуют о том, что и эти виды находят условия для размножения. В 1969 г. в водохранилище была выпущена пелядь в стадии выклюнувшегося эмбриона и подростков молоди. Осенью этого же года в водоеме были пойманы ее сеголетки. Есть все основания считать, что повторные массовые выпуски в водохранилище пеляди и других сиговых дадут хозяйственный эффект и будут способствовать повышению общей рыбопродуктивности.

Реорганизация промысла. При непрерывном сокращении запасов ценных промысловых рыб и недоиспользовании запасов малоценных видов назрела необходимость направленного селективного отлова плотвы, густеры, синца, окуня, снетка, уклей и ерша. Преобладающий на водохранилище крупноячеинный сетной лов затрудняет решение этой задачи. В настоящее время применяются сети с шагом ячеи от 40 до 70 мм. В сети с ячеей 40—50 мм попадают в основном налим, крупный синец, плотва, окунь, чехонь, язь, неполовозрелый лещ, судак и щука. Сети с ячеей 55—65 мм отлавливают щуку, судака, очень крупных плотву, язя и окуня, зрелого и незрелого леща. Сети с ячеей 70 мм отбирают только половозрелого леща, судака и щуку.

По новым правилам рыболовства, действующим с декабря 1968 г., для водоемов Волжско-Камского бассейна разрешается применение для лова крупночастиковых рыб сетей с шагом ячеи от 65 мм и выше, а для мелкочастиковых — от 24 до 36 мм. Запрещение использования для лова рыбы сетей с шагом ячеи 40—60 мм резко снизит уловы плотвы, синца, язя, окуня и чехони. В настоящее время общий вылов только этих видов составляет в среднем около 10 800 ц, или более 1/3 всего улова. Если к этому прибавить потери за счет естественной смертности уже созревших налима, судака и щуки, то в ближайшие 5—6 лет это снижение выразится

в размере половины общего улова наиболее ценной рыбной продукции водохранилища. Применение для лова мелкого частика сетей с шагом ячеи 24—36 мм не исключает прилова охраняемых неполовозрелых леща, судака и щуки. Этими сетями не будут отлавливаться уклей и ерш, имеющие высокую численность и неиспользуемые промыслом.

До начала 50-х годов основными видами орудий лова были различные закидные невода, лов которыми производился по открытой воде и подо льдом. В настоящее время подледный неводный лов совершенно прекращен и сократился по открытой воде. Учитываемые статистикой невода применяются для лова рыбы нерегулярно. Существовавший неводный лов снетка в нижнем бьефе Шекснинской плотины тоже прекращен.

В начале промыслового освоения водохранилища для добычи рыбы сравнительно широко применялись различного типа сетные ловушки: одногорлые и двугорлые вентери-«морды», «кужи», вентери-мережи, трехгорлые вентери-«заколы» и ладожские курляндки. Мелкие ловушки применялись обычно для лова нерестующих рыб в весенне-летний период, а крупные зимой. Первыми вылавливались плотва, линь и карась. Крупные ловушки использовались главным образом для отлова нерестующего налима. Но и этот вид лова постепенно потерял свое значение. Мелкие ловушки не стали применять после резкого снижения запасов линя и карася в 1957—1958 гг. и введения весеннего запрета на лов, так как в другие сезоны они малоуловисты. Не получил дальнейшего распространения на водохранилище и лов крупными вентерями, главным образом в связи с сокращением численности речных популяций налима.

Учитывая состояние промысловых запасов и возможности воспроизводства рыбы в ближайшее время, необходимо придерживаться следующего соотношения уловов (в ц):

Лещ	7 000	Плотва	8 000
Судак	2 500	Синец	5 500
Щука	2 000	Густера	2 000
Налим	1 700	Окунь	800

Общий вылов этих видов составит 29 500 ц. За счет необлавливаемых видов (снеток, уклей, ерш) общие уловы могут быть повышены еще на 9 000 ц и доведены до 38 500 ц. Для обеспечения таких уловов необходимо применение сетей с шагом ячеи от 40 мм и выше при строгом контроле за приловом молоди ценных видов.

При обязательном учете сроков подхода на нерест и участков преднерестовых скоплений может быть разрешен отлов плотвы, синца и других неохраняемых малоценных видов во время весеннего запрета. Этот вид лова также должен проходить под контролем органов рыбоохраны. Необходимо срочно изыскать высоко селективные орудия и способы лова малоценных рыб. Как ближайшая мера в определенные сроки может быть увеличен объем неводного лова и лова вентерями на специально отведенных участках, где скопления малоценных рыб образуются в наиболее чистом виде. Из перспективных мероприятий на будущее следует отметить применение мелкочечных пелагических тралов (там, где нет скоплений молоди судака).

При выполнении перечисленных мероприятий по воспроизводству запасов, акклиматизации и реорганизации лова съем рыбопродукции с Рыбинского водохранилища может быть доведен до 45—50 тыс. ц.

Многолетнее количественное изучение флоры и фауны Рыбинского водохранилища дает возможность охарактеризовать основные показатели его биологической продуктивности. Полученные данные по биологии и эколого-физиологическим показателям питания и обмена массовых видов организмов позволяют распределить их по трофическим уровням и оценить продукционные возможности каждого из них. Определения суммарной продукции и деградации органического вещества дают общую количественную характеристику биотического круговорота в этом крупнейшем искусственном водоеме. Успешное выполнение исследований обеспечивалось применением новых высокочувствительных методов определения продукционной активности фитопланктона, микрофлоры и водных животных. Основу этих методов составляло использование радиоизотопа углерода C^{14} , что позволило повысить на несколько порядков чувствительность определений интенсивности биосинтеза органического вещества в процессах создания первичной и вторичной продукции в водной среде. В числе указанных методов употреблялись расчетный метод определения первичной продукции (Сорокин, 1956), радиоуглеродные методы изучения продукции автотрофной и гетеротрофной микрофлоры (Кузнецов, 1955; Сорокин, 1957; Романенко, 1964б), радиоуглеродный метод изучения питания водных животных (Сорокин, 1966).

В настоящем разделе представлены основные материалы по первичной продукции фотосинтеза фитопланктона и пищевым цепям. Наряду с этим для составления обобщающих таблиц и схем использованы данные по продукции бактерий, макрофитов, беспозвоночных и рыб, которые приводятся в соответствующих главах.

ПРОДУКЦИЯ ФОТОСИНТЕЗА ФИТОПЛАНКТОНА

Продукция органического вещества путем фотосинтеза фитопланктона в Рыбинском водохранилище исследовалась в трех основных направлениях: методическом, балансовом и эколого-физиологическом. Необходимость разработки методики вызывалась тем, что применявшиеся до начала этих исследований методы определения суточной продукции фотосинтеза в толще воды под 1 м^2 требовали длительных стоянок судна на каждой станции с целью экспонирования склянок на разных горизонтах в водоеме в течение светового дня. В то же время для оценки годовой продуктивности фотосинтеза в Рыбинском водохранилище требовался метод, позволяющий измерять первичную продукцию путем кратковременных съемок уровня продукции на всей акватории водоема. В противном случае пришлось бы рассчитывать продукцию фотосинтеза во всем водохранилище, пользуясь результатами ее измерения на какой-либо одной станции. Такая попытка была сделана П. П. Воронковым (1953а), который впервые рассчитал годовую продукцию фотосинтеза во всем

водохранилище на основании измерений, произведенных в Переборском заливе, хотя этот залив отличается самой высокой продукцией в течение всего периода вегетации (рис. 95). Вполне очевидно, что такие расчеты нельзя считать в какой-либо степени пригодными для такого обширного водоема, как Рыбинское водохранилище, которое к тому же отличается значительной пестротой заполняющих его вод и большими различиями продуктивности отдельных участков. В результате методических поисков, в основе которых лежало применение радиоуглерода (Сорокин, 1956),

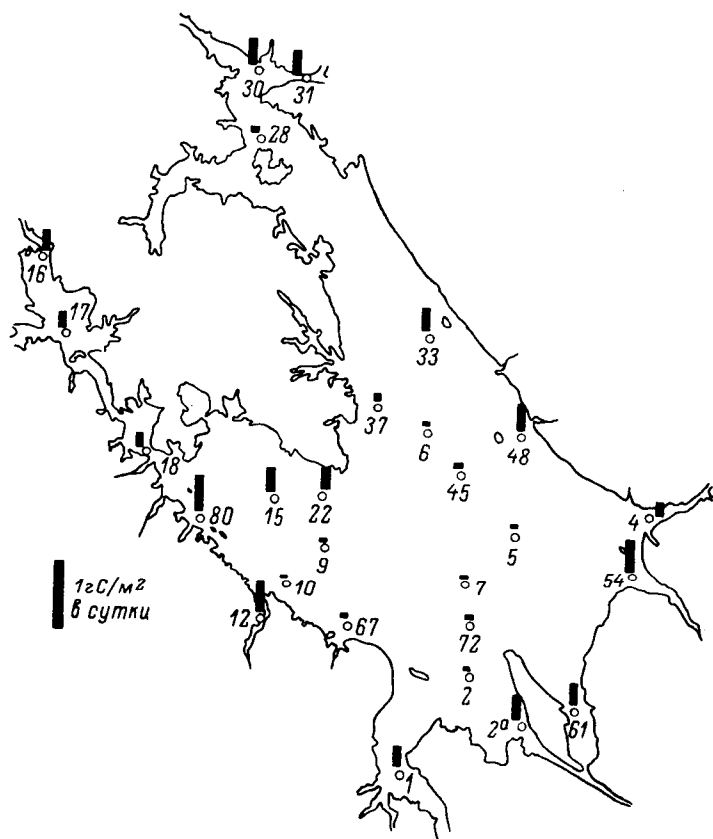


Рис. 94. Интенсивность фотосинтеза в водохранилище в мае 1955 г. (Сорокин, 1958г).

Цифры — номера станций.

был разработан расчетный метод измерения фотосинтеза, позволяющий вести съемки величин суточной продукции фотосинтеза под 1 м^2 без длительных стоянок судна. Метод нашел широкое применение для изучения первичной продукции в крупных пресных водоемах, морях и океанах (Сорокин, 1960б, 1961а, 1964; Saunders et al., 1962; Романенко, 1966а; Кобленц-Мишке, 1967). Целый ряд работ был посвящен усовершенствованию этого метода (Сорокин, 1959а, 1962; Романенко, 1966а, 1967а).

Суммарные величины годовой продукции органического вещества на всей площади водохранилища определялись в течение 1955, 1958 и 1959 гг. С 1964 г. эти работы производятся ежегодно в стандартных рейсах. В 1967—1968 гг. были выполнены сезонные наблюдения в прибрежной зоне. Результаты этих определений опубликованы в целой серии

работ (Сорокин, 1958а, 1958б, 1961б; Романенко, 1966а; Кузнецов и др., 1966, 1967; Пырина, 1966).

С целью выявления факторов, определяющих уровень интенсивности фотосинтеза в Рыбинском водохранилище и в отдельных его участках, а также ее сезонные колебания, были исследованы пигменты водорослей (Пырина, 1967а), влияние подводной освещенности на фотосинтез в толще воды (Сорокин, 1958г; Пырина, 1966), утилизация солнечной энергии в процессе фотосинтеза (Пырина, 1966, 1967а), вертикальное распределение фитопланктона и его влияние на продукцию под 1 м² (Сорокин, 1958г), суточный ход фотосинтеза (Сорокин, 1956; Романенко, 1966а). Полученные материалы вместе с данными о биомассе и видовом составе фитопланктона (см. гл. 4) в целом достаточны для того, чтобы составить довольно полное представление об уровне первичной продукции, темпах возобновления биомассы фитопланктона и экологических условиях его развития в водохранилище. Подобные многолетние сезонные измерения в указанном комплексе и объеме были выполнены на таком крупном водоеме впервые в практике гидробиологических исследований.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для измерения суточной продукции фотосинтеза фитопланктона под 1 м² использовалась схема Ю. И. Сорокина (1958г), описанная в руководстве С. И. Кузнецова и В. И. Романенко (1963). Она включает определение суточной продукции органического вещества фитопланктоном в пробе воды с поверхности и относительной скорости фотосинтеза в толще воды. Суточная продукция фотосинтеза в большинстве случаев определялась радиоуглеродным методом. Лишь в течение одного вегетационного периода 1958 г. измерение фотосинтеза производилось кислородным методом.

Радиоуглеродный метод определения продукции фотосинтеза основан на измерениях интенсивности усвоения водорослями меченного С¹⁴ углерода CO₂ (Steemann Nielsen, 1952). Для измерения фотосинтеза в водохранилище обычно использовались склянки емкостью 280 мл. Из этого объема фильтровалось по 50 мл воды. Склянки экспонировались в аквариуме на палубе судна при естественной освещенности и поддержании в них температуры, близкой к наблюдавшейся *in situ*. Для фильтрации использовались мембранные фильтры № 6 (съемки 1955 г.) и № 5 (съемки в последующие годы). После фильтрации фильтры обрабатывались 1—2%-й HCl. Общая радиоактивность карбоната измерялась непосредственно в воде с помощью специальной подложки (Романенко, 1966а) или после его осаждения в виде BaCO₃ с поправками на самопоглощение (Сорокин, 1962). Суточная продукция фотосинтеза (P , мг С/л в сутки) рассчитывалась по формуле

$$P = \frac{r \cdot a \cdot 1.06}{R},$$

где r — радиоактивность водорослей на фильтрах, имп./л; a — общее содержание углерода карбоната в воде, мг С/л; R — общая радиоактивность карбоната, имп./л. Общее содержание углерода карбоната определялось титрованием проб воды, рН которых предварительно доводилось до 8.2 кислотой со смешанным индикатором метил-рот + метилен-блау. Получаемые в таких условиях величины продукции соизмеримы с чистой продукцией фотосинтеза, определяемой кислородным методом (Романенко, 1967б). Определение фотосинтеза кислородным методом (Винберг, 1960) производилось в двух повторностях в склянках емкостью 130—150 мл при экспозиции в течение суток.

Для расчета относительной скорости фотосинтеза в толще воды выполнялась серия определений, позволяющих вычислить коэффициенты зависимости интенсивности фотосинтеза от подводной освещенности (K_T) и от вертикального распределения активного фитопланктона (K_p) на разных глубинах. Для этого по вертикали бралась серия из 4—6 проб. В пробы, налитые в склянки, добавлялся раствор меченого карбоната, и они экспонировались при умеренном равномерном освещении в затененном аквариуме 2—4 часа. Затем пробы фильтровались, определялась радиоактивность планктона и относилась к радиоактивности фитопланктона поверхностной пробы. Таким путем вычисляли коэффициенты K_p .

Для нахождения коэффициентов K_T склянки с водой, взятой с глубины 1—2 м, помещались в водоем на разные глубины в пределах эвфотической зоны (обычно на те же глубины, для которых определяют коэффициенты K_p). В конце экспозиции, длящейся половину светового дня или сутки, определялась относительная интенсивность фотосинтеза так же, как и при определениях K_p . Перемножением коэффициентов K_T и K_p для соответствующих глубин вычислялись коэффициенты K_e , соответствующие изменениям относительной скорости фотосинтеза в толще воды под действием обоих факторов. С помощью коэффициентов K_e строилась кривая относительной скорости фотосинтеза по вертикали и находилось графически отношение площади, ограниченной этой кривой, ко всей площади графика. Это отношение (коэффициент K) подставлялось в формулу для расчета продукции под 1 м², исходя из абсолютной величины продукции в поверхностном слое воды

$$P = K \cdot H \cdot P_s \text{ мг С/м}^2.$$

где H — глубина, до которой рассчитан коэффициент K ; P_s — суточная продукция в поверхностном слое воды, мг С/м³.

Определение коэффициентов K_T и K_p само по себе имеет важное значение для понимания экологических особенностей фотосинтеза фитопланктона в естественных условиях и помогает расшифровать обусловленность того или иного характера кривой относительной скорости фотосинтеза по вертикали. Коэффициенты K_T и кривая K_p характеризуют истинную толщину эвфотической зоны. Кривая K_p дает представление о распределении активного фитопланктона. Ее сопоставление с кривой вертикального распределения биомассы планктонных водорослей и хлорофилла позволяет установить, какая часть фитопланктона функционирует. Сопоставление кривых K_T и K_p показывает, какая часть популяции водорослей испытывает световое голодание, находясь вне пределов зоны фотосинтеза. Во время съемок на каждой станции определялись суточная продукция в поверхностном слое воды (P_s) и коэффициенты K_p . Коэффициенты K_T определялись 2—3 раза за сезон на избранных станциях в участках, различающихся по показателям цветности и прозрачности воды.

Для получения величины средней годовой продукции под 1 м² производились серии съемок с достаточно большим числом станций в разные сроки периода вегетации с промежутками 15—30 дней в зависимости от хода развития фитопланктона в водоеме (Сорокин, 1958г). Станции располагались с учетом охвата основных водных масс водоема. Для расчета годовой продукции вычислялась сначала средняя суточная продукция по каждой съемке. Для этого площадь водохранилища разбивалась на ряд участков, близких по уровню продукции, находилась графически их площадь и суммарная продукция путем умножения найденной площади на показатель средней суточной продукции. Затем суммированием суточной продукции отдельных участков определялась суммарная среднесуточная продукция всего водоема за период съемки. Далее полученные

величины наносились на график и получалась кривая, отражающая ход продуцирования водоема за весь период вегетации. Пользуясь этой кривой, нетрудно было графически найти годовую продукцию всего водоема и, разделив ее на величину площади, вычислить годовую продукцию под 1 м² поверхности водоема — величину, имеющую основное значение для характеристики трофности водоема.

Содержание хлорофилла измерялось фотометрически в смешанном экстракте. Планктон отделялся фильтрацией на стеклянный порошок, нанесенный на мембранный фильтр. В качестве растворителя использовался ацетон или метанол (в случае преобладания в планктоне диатомей).

ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОДУКЦИИ ФОТОСИНТЕЗА ПОД 1 м²

Результаты кратковременных съемок суточной продукции под 1 м² давали часто весьма пеструю картину ее распределения по акватории водоема. Одна из них, например, была выполнена во второй половине мая 1955 г. в период развития диатомовых водорослей (рис. 94). В это время в связи с замедленным прогревом вод Главного плеса продукция фотосинтеза в центре водохранилища была в 5—10 раз ниже, чем на периферии. В июне после прогрева всего водоема она распределялась более равномерно. Во время массового развития синезеленых водорослей на горизонтальное распределение продукции фотосинтеза наряду с прочими факторами существенное влияние оказывает сгон всплывших водорослей господствующими северо-западными ветрами в сторону Волжского плеса. След-

Т а б л и ц а 142

Продукция фотосинтеза (г С/м²) в толще воды водохранилища в 1965 г.
(по Кузнецову и др., 1967)

Участок водохранилища	13 мая	14 июня	15 июля	18 августа	6 сентября	6 октября
У Коприна	0.067	0.026	0.401	0.153	0.054	0.022
У затопленного г. Мологи	0.078	0.087	0.265	0.124	0.284	0.014
Против Измайлова	0.125	0.009	0.270	0.097	0.133	0.011
У Среднего Двора	0.044	0.018	0.843	0.083	0.185	0.014
Центр водохранилища	0.084	0.016	0.351	0.066	0.088	0.021
Против Брейтова	0.062	0.037	0.234	0.098	0.312	—

Т а б л и ц а 143

Характеристика фотосинтеза в водохранилище в 1958 г.,
определенного кислородным методом
(Пырина, 1966)

Плес	Валовая продукция, г О ₂ /м ² в сутки	Чистая продукция, г О ₂ /м ² в сутки	Деструкция, г О ₂ /м ² в сутки	Биомасса диатомовых, мг/л	Биомасса синезеленых, мг/л	Общая биомасса, мг/л	Р/В коэффициент	Хлорофилл, мкг/л	Средняя освещенность, кал./см ² в сутки	% утилизации солнечной энергии
Волжский	2.00	отриц.	2.02	0.95	0.17	1.23	1.5	6.5	208	0.28
Моложский	1.00	отриц.	1.17	0.28	0.21	0.55	1.6	5.0	206	0.18
Шекснинский	1.76	0.564	1.20	0.55	0.15	0.82	2.0	5.8	269	0.20
Главный	1.32	отриц.	1.41	0.64	0.32	1.09	1.1	7.5	247	0.18
Все водохранилище	1.43	0.043	1.39	0.59	0.24	0.93	1.42	6.6	232	0.20

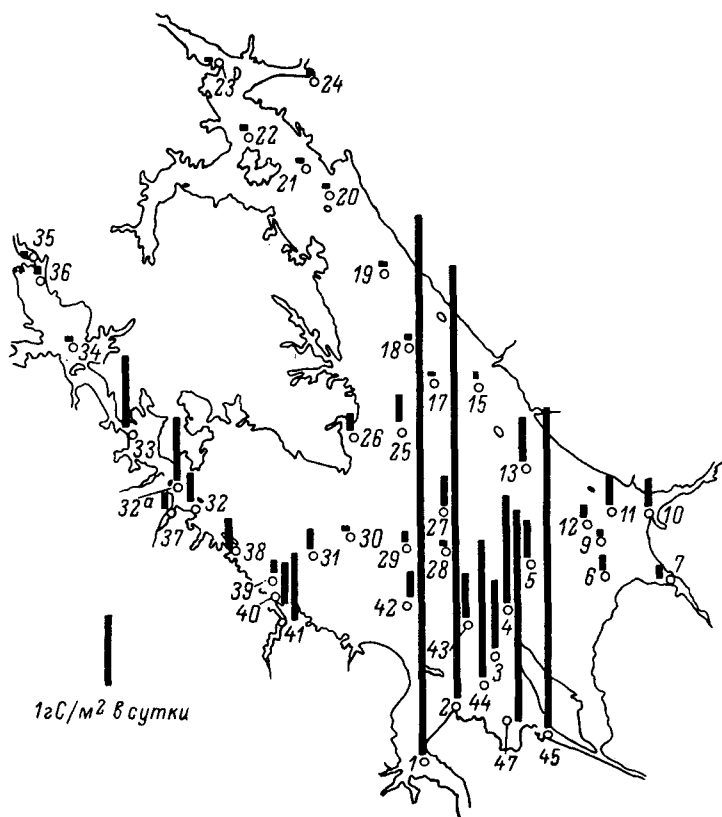


Рис. 95. Интенсивность фотосинтеза в водохранилище в августе 1955 г. (Сорокин, 1958а).

Цифры — номера станций.

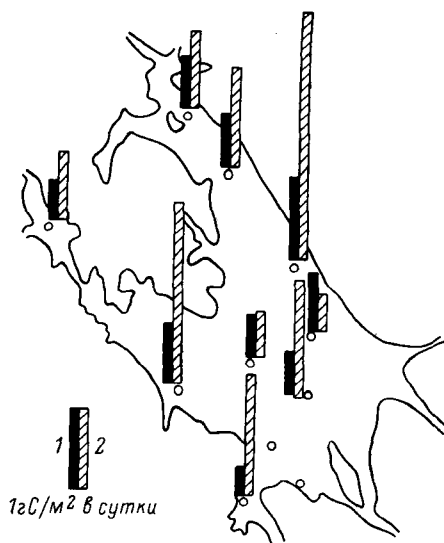


Рис. 96. Интенсивность фотосинтеза в водохранилище в июне (1) и августе (2) 1959 г. (Кузнецов и др., 1967).

ствие этого продукция в юго-восточной части водоема достигала в конце июля рекордных величин — 8 г С/м^2 в сутки (рис. 95). На периферийных

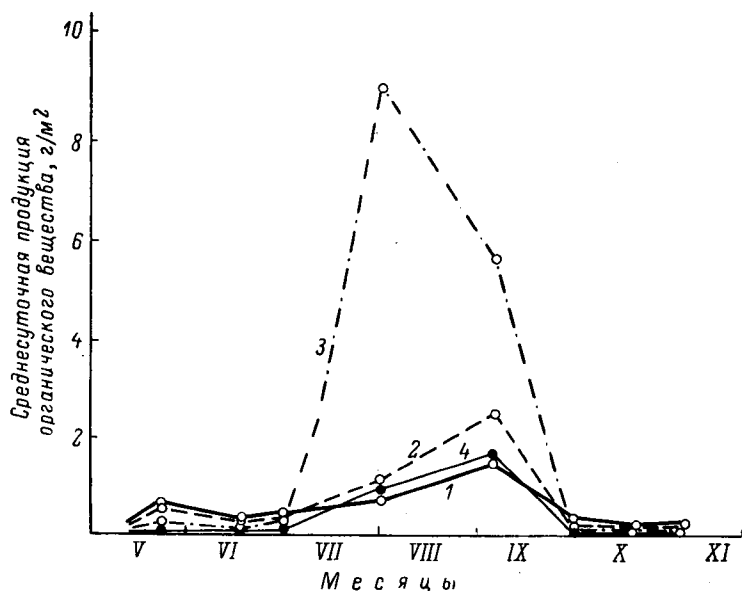


Рис. 97. Сезонные изменения среднесуточной продуктивности фотосинтеза в разных частях водохранилища (Сорокин, 1958г).

1 — Шаксинский плес; 2 — Моложский плес; 3 — Волжский плес; 4 — Главный плес.

станциях продукция обычно была выше, чем в центре водохранилища (табл. 142, рис. 96, 97). Лишь при расчетах средней продукции больших участков водоема эти различия частично нивелируются (табл. 143).

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПРОДУКТИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА ФИТОПЛАНКТОНА

Полный цикл сезонных изменений интенсивности фотосинтеза на всей акватории водохранилища был прослежен в течение 1955, 1958—1959 и 1964—1969 гг. Полученные значения среднесуточной продукции всего водоема суммированы и представлены в виде кривых (рис. 98). Из этих данных видно, что сезонные изменения интенсивности фотосинтеза в водохранилище типичны для мезотрофных водоемов средней полосы СССР. Они определяются ходом прогрева водоема и сменой доминирующих форм фитопланктона (см. гл. 4). Весенний максимум фотосинтеза обусловлен развитием диатомовых, достигающим часто в конце мая силы «цветения». Доминирующими формами диатомовых в этот период являются *Melosira* и *Asterionella*. Весенняя вспышка размножения диатомовых протекает в сжатые сроки. Чтобы уловить точку ее кульминации, необходимы достаточно частые съемки. Такие наблюдения, учтенные в весенний период, были выполнены в Волжском плесе в 1967 г. При этом сроки наблюдений выбирались в соответствии со сменой биологических явлений в водоеме. Они выявили четкий весенний максимум фотосинтеза диатомового планктона (рис. 99).

В середине июня начинается частичное отмирание диатомовых. В это время отмечается минимум фотосинтеза и усиливается деструкция, которая способствует регенерации биогенов (рис. 99). После прогрева воды

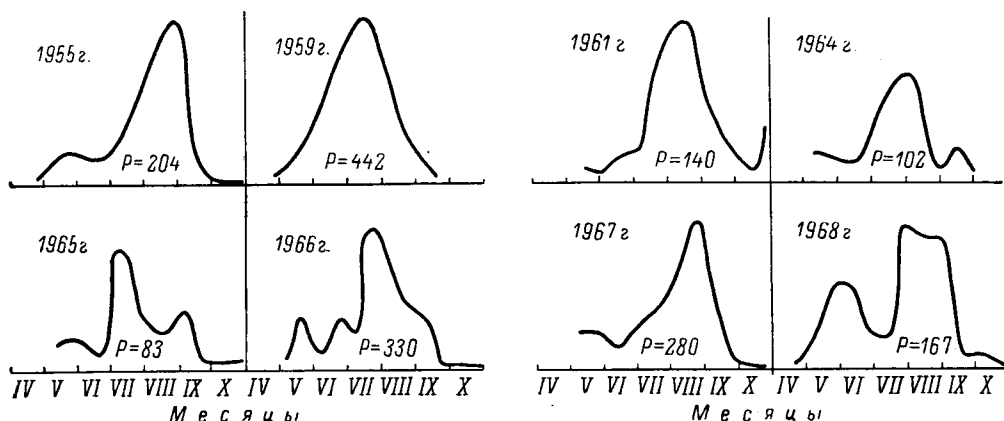


Рис. 98. Сезонные изменения суммарной суточной продукции водохранилища в разные годы.

P — годовая продукция всего водохранилища, 10^8 т С.

до $15-17^\circ$ в начале или в середине июля начинается развитие синезеленых водорослей (*Anabaena*, *Microcystis*, *Aphanisomenon*) при одновременном наличии значительного количества диатомей. Вследствие этого в конце июля—начале августа обычно наблюдается главный максимум фотосинтеза, интенсивность которого составляет в этот период $1-4$ г С/м² в сутки. Далее в середине—конце августа цветение синезеленых угасает и продукция фитопланктона снижается в $5-10$ раз. Иногда наблюдается осенняя вспышка развития смешанного фитопланктона. В этом случае может иметь место и осенний максимум фотосинтеза.

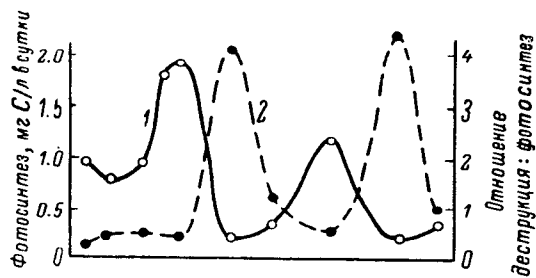


Рис. 99. Сезонные изменения продукции фитопланктона (1) и интенсивности деструкции (2) в Волжском плесе в 1967 г. (Сорокин, 1969).

ГОДОВАЯ ПРОДУКЦИЯ ФОТОСИНТЕЗА И ЕЕ МНОГОЛЕТНИЕ КОЛЕБАНИЯ

Величины годовой продукции, вычисленные с использованием кривых сезонных изменений среднесуточной продуктивности фитопланктона (рис. 98, 100, табл. 144), сильно колеблются по годам. За период с 1955 по 1968 гг. наивысшее значение продукции наблюдалось в 1958 и 1959 гг. — $300-450$ тыс. т углерода в расчете на весь водоем, или $200-300$ г глюкозы под 1 м². Эти величины являются верхним пределом первичной продуктивности мезотрофного водоема. В оба эти года уровень воды в водохранилище был очень высокий.

В 1955, 1956 и 1967 гг. величина годовой продукции в водохранилище соответствовала среднему уровню мезотрофного водоема ($100-150$ г глюкозы под 1 м²). В 1964 и 1965 гг. продукция снизилась вдвое против средней и соответствовала $50-70$ г/м². Такие величины близки к нижнему

Годовая продукция фотосинтеза фитопланктона в Рыбинском водохранилище
и в некоторых других водоемах, определенная радиоуглеродным методом

Водоем	Год	Годовая продукция под 1 м ²		Автор
		г С	г глюкозы	
Рыбинское водохранилище	1955	51	125	Сорокин, 1958г.
	1959	108	270	Романенко, 1966б.
	1961	32	81	Кузнецов и др., 1966.
	1964	29	73	Кузнецов и др., 1966.
	1965	20.7	52	Кузнецов и др., 1967.
	1966	74	187	Кузнецов и др., 1967.
	1967	66	165	Кузнецов и др., 1971а.
	1968	41	104	Кузнецов и др., 1971б.
Среднее за 8 лет		52.7	132	
Горьковское водохранилище	1956	72	180	Сорокин и др., 1959.
Куйбышевское водохранилище	1957	142	356	Салманов и Сорокин, 1961.
Братское водохранилище	1964	50	125	Калашникова и Сорокин, 1966.
Глубокое озеро	1949	43	108	Щербаков, 1967.

пределу продуктивности фотосинтеза в мезотрофном водоеме. Снижение продукции фитопланктона последовало за годами очень низкого уровня (1963 и 1964). В целом за период наблюдений продукция фотосинтеза фи-

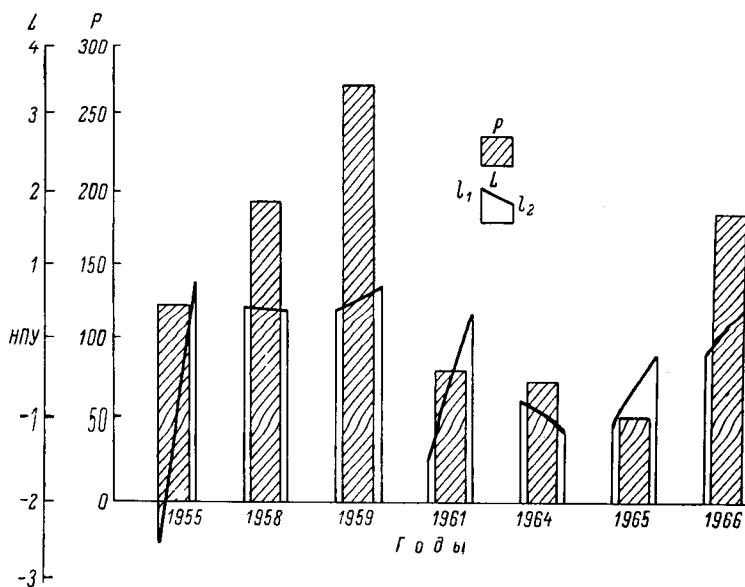


Рис. 100. Годовая продукция фотосинтеза фитопланктона (P , г глюкозы/м²) и колебания максимального уровня воды в водохранилище (L) в разные годы.

L_1 — максимальный уровень предшествующего года; L_2 — максимальный уровень данного года, м; НПУ — нормальный подпорный уровень.

топланктона сохранялась на уровне мезотрофных водоемов, каковы Братское водохранилище (Калашникова и Сорокин, 1966) или Глубокое озеро (Щербаков, 1967). В среднем за период с 1955 г. по 1968 г. она составила 52 г С/м², или около 500 ккал./м² за год (табл. 144).

Сезонная динамика первичной продукции фитопланктона мелководий подробно изучалась в 1967—1969 гг. в прибрежной зоне на станциях с глубинами 0.5—1.5 м (Сорокин, 1969; Старикова и Сорокин, 1970). Наблюдения в 1967 и 1968 гг. выполнялись на 3 станциях в прибрежной зоне Волжского плеса. В 1969 г. эти наблюдения производились на 8 мелководных станциях в разных районах водохранилища. Местоположение станций было выбрано так, чтобы охватить наиболее типичные биотопы прибрежной зоны. Одновременно аналогичные наблюдения велись в открытой части водоема.

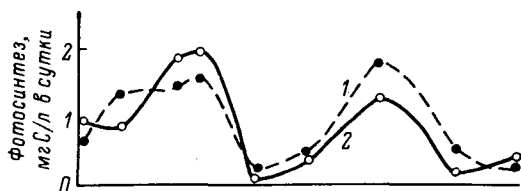


Рис. 101. Сезонные изменения продукции фотосинтеза фитопланктона в Волжском плесе (1) и в его прибрежной зоне (2) в 1967 г. Средние данные по 3 станциям (Сорокин, 1969).

были сходны (рис. 101). В расчете на 1 м² продукция в открытой части оказалась даже выше, чем в прибрежной зоне, где составила 93 г С/м² в год против 99 г С/м² в открытом плесе. В 1968 г. продукция фотосинтеза фитопланктона в поверхностном слое воды в открытой части была тоже несколько выше, чем в прибрежье. В расчете же на 1 м² обе величины, как и ход их сезонных колебаний были вполне соизмеримы

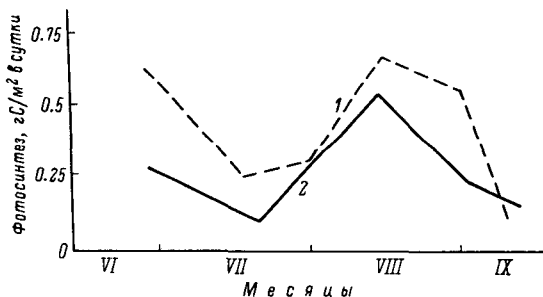


Рис. 102. Сезонные изменения продукции фотосинтеза фитопланктона в прибрежной зоне (1) и в центральной части Волжского плеса (2) в 1968 г. (Старикова и Сорокин, 1970).

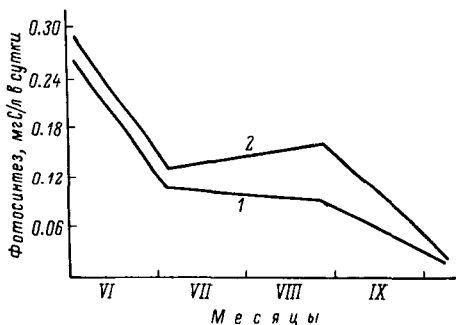


Рис. 103. Сезонные изменения продукции фотосинтеза фитопланктона в поверхностном слое воды в центральной части водохранилища (1) и в прибрежной зоне (2) в 1969 г.

(рис. 102). В 1969 г. средняя по 6 прибрежным станциям продукция фотосинтеза фитопланктона под 1 м² также была вполне соизмеримой с таковой в центре водохранилища в 30 км от берега. При этом на одних станциях в прибрежье сезонная динамика фотосинтеза была почти такая же, как в открытой части, на других весенний максимум диатомовых был выражен слабо и основной максимум наблюдался в период развития синезеленых (рис. 103).

Таким образом, несмотря на большие различия экологических условий в прибрежной и открытой частях водохранилища, сезонные изменения продуктивности фотосинтеза фитопланктона и ее абсолютные величины сходны. А priori такая ситуация была маловероятной. Действительно, и термика и условия снабжения биогенами в слабо зарастающем прибрежье

водохранилища, казалось бы, более благоприятны для фитопланктона, чем в его открытой части. Причина наблюдаемого явления заключается, по-видимому, в режиме уровня водохранилища. Его падение начинается в середине лета. Поэтому размыв мелководий в ходе формирования берегов захватывает огромные площади. Следствием процесса формирования берегов, который к настоящему времени закончился, явилось повсеместное замещение размываемых почв песками (Курдин, 1965; Курдин и Зимина, 1968б). Осушение мелководий во второй половине лета препятствует нормальному развитию водной растительности и вызывает раннюю ее гибель. Таким образом, роль высшей водной растительности в обогащении прибрежной зоны Рыбинского водохранилища органическим веществом очень мала (см. гл. 4) и продукция органики базируется здесь, как и в открытом водохранилище, преимущественно на развитии фитопланктона. Мнение о большом значении прибрежной зоны водохранилища для продуктивности всего водоема (Мордухай-Болтовской, 1965), вероятно, было в определенной степени оправданным в период, когда формирование водного режима и берегов водохранилища еще не закончилось. В настоящее же время продуктивность побережья в среднем ненамного превосходит продуктивность открытых частей водохранилища. При этом в годы низкого уровня воды в водоеме, когда продукция фитопланктона была очень мала (1961 г.), численность кормового зоопланктона в прибрежной зоне была ниже пороговой концентрации, необходимой для питания личинок рыб (Панов и Сорокин, 1967).

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФОТОСИНТЕЗА ФИТОПЛАНКТОНА

Ввиду высокой цветности воды и периодического взмучивания наилка при ветровом перемешивании прозрачность воды водохранилища очень мала. В среднем она составляет 0.7—1.5 м. Поэтому толщина слоя фотосинтеза в нем не превышает 3—4 м. Характеристики толщины этого слоя

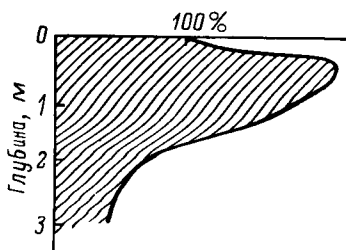


Рис. 104. Толщина слоя фотосинтеза при высоком значении наружной освещенности — 326 кал./см²/сутки видимой радиации (Пырина, 1966).

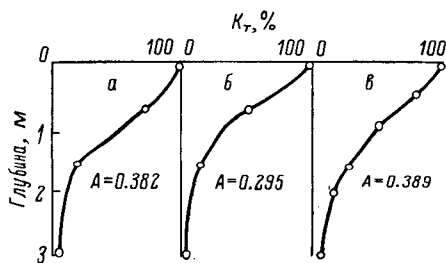


Рис. 105. Толщина слоя фотосинтеза (K_T) в водохранилище в разные сезоны 1955 г. (Сорокин, 1958г).

а — 20 мая (цветность — 90°, прозрачность — 1 м); б — 30 июля (цветность — 65°, прозрачность — 1 м); в — 20 октября (цветность — 48°, прозрачность — 1.3 м). А — коэффициент соотношения между продуктивной зоной и всем слоем воды.

были получены путем определения относительной скорости фотосинтеза в пробах воды, взятых с глубины 0.5—1 м и экспонированных на разных горизонтах в толще воды в течение 0.5—1 светового дня. Световое угнетение фотосинтеза в самом поверхностном слое наблюдалось лишь при очень сильной наружной освещенности (рис. 104). В большинстве же случаев оно не обнаруживалось при установке склянок с интервалом 0.5 м (рис. 105). Кривые, характеризующие толщину слоя фотосинтеза, мало

изменяются как по сезонам года (рис. 105), так и по участкам водоема.

Эффективность утилизации солнечной энергии в водоеме в среднем составляет 0.2% (табл. 145) с колебаниями от 0.02 до 0.6% (Пырина, 1967а). Эти колебания зависят от наружной освещенности, состава и количества фитопланктона. Максимальная эффективность наблюдалась в период развития синезеленых. При сопоставлении величин эффективности использования энергии с величинами содержания хлорофилла в клетках водорослей между ними наблюдалась определенная положительная связь (рис. 106). Средние величины эффективности утилизации солнечной энергии фитопланктоном в 3—4 раза ниже оптимальных, наблюдаемых в эвтрофных водоемах, но вдвое выше, чем в олиготрофных (Comita a. Edmondson, 1953; Потоцкая и Цыба, 1964).

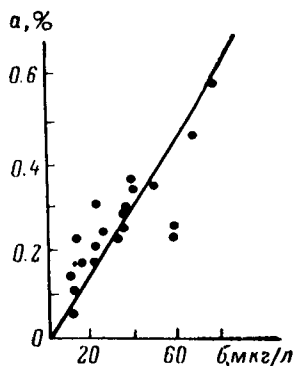


Рис. 106. Связь между эффективностью утилизации солнечной энергии, % (а) и содержанием хлорофилла, мкг/л (б) в зоне фотосинтеза (Пырина, 1967а).

Содержание хлорофилла в воде водохранилища составляет в среднем 5—7 мкг/л. Сезонные колебания концентрации хлорофилла в большинстве случаев сочетались с изменениями биомассы фитопланктона (табл. 145). Лишь осенью определенное влияние оказывало на нее взмучивание детрита, также содержащего хлорофилл. Распределение концентрации хлорофилла по акватории водоема по данным 1958 г. оказалось достаточно равномерным и в большинстве случаев соответствовало концентрации фитопланктона (табл. 145).

Более высокие концентрации хлорофилла отмечались, например, в Волжском плесе (Пырина, 1966).

Путем сопоставления данных многочисленных параллельных определений интенсивности фотосинтеза и концентрации хлорофилла в воде установлена прямая зависимость между этими величинами в достаточно

Т а б л и ц а 145

Содержание хлорофилла в фитопланктоне водохранилища в разные сезоны года
(Пырина, 1967б)

Год, месяц	Состав фито- планктона	Хлорофилл		
		на 1 мг био- массы, мкг	коэффициент корреляции	количество измерений
1958				
Май—июнь	диатомовые	3.0 ± 1.0	0.9 ± 0.1	12
Июль—август	разные	4.1 ± 0.4	0.8 ± 0.2	12
Сентябрь—октябрь	»	5.4 ± 0.8	0.8 ± 0.1	21
1962				
Июль—август	»	4.7 ± 1.0	0.9 ± 0.1	33

широком диапазоне освещенности. Ассимиляционные числа составляли обычно 80—100 мг O_2 /мг хлорофилла, что близко к литературным данным (Пырина, 1967а). Установленное в этих же опытах соотношение между максимальной величиной фотосинтеза и биомассой водорослей составило около 0.3 мг O_2 в сутки на 1 мг сырой биомассы водорослей.

Существенный момент экологии фитопланктона в водохранилище заключается в том, что он, как правило, не испытывает недостатка в биогенах. Солевой азот бывает в минимуме лишь в Главном плесе в период максимума размножения синезеленых. Это указывает на наличие других факторов, сдерживающих развитие фитопланктона в водоеме. Из них наиболее существенным является, по-видимому, световое голодание значительной части фитопланктона. Оно вызывается малой толщиной слоя фотосинтеза, обусловленной высокой цветностью воды. Вследствие постоянного ветрового перемешивания ее толщи при практически полном отсутствии термической стратификации фитопланктон увлекается в более глубокие слои воды, куда не проникает свет.

Средняя освещенность, кал./см ²	Фотосинтез на 1 мг хлорофилла, мг О ₂
40	40
77	74
168	102
275	128
328	91
455	137

На графике (рис. 107) нанесены кривые, характеризующие толщину фотосинтезирующего слоя (коэффициенты K_T) и вертикальное распределение фитопланктона (коэффициенты K_p), а также указана величина (d), которая показывает, какая часть популяции фитопланктона в толще воды от поверхности до дна испытывает световое голодание. Эта величина вычислялась как отношение заштрихованной площади между кривыми 1 и 2 к площади, ограниченной кривой 2 (кривая K_p). Заштрихованная площадь

соответствует относительному количеству живого фитопланктона, не получающего света. Оказалось, что диатомовый фитопланктон, несмотря на его большую тенелюбивость (Сорокин, 1958 г), испытывает более сильное световое голодание, чем фитопланктон, состоящий из синезеленых. В мае и октябре, когда он доминировал, величина d была выше, чем в июле, когда в планктоне преобладали синезеленые водоросли. Это объясняется тем, что синезеленые могут активно мигрировать в освещенную зону. Последнее было показано специальными опытами, в которых измерялись суточные колебания коэффициентов K_p в толще воды Волжского плеса в период массового развития синезеленых (рис. 108).

Таким образом, по величине первичной продукции фотосинтеза фитопланктона Рыбинское водохранилище стоит на одном уровне с типичными мезотрофными озерами и водохранилищами умеренной зоны СССР. Одним из важных отрицательных факторов развития фитопланктона в нем является малая прозрачность воды и обусловленная этим малая толщина зоны фотосинтеза. При суровом ветровом режиме, отмеченном для этого водоема, и при малой его глубине имеющее здесь место сильное перемешивание способствует тому, что большая часть фитопланктона постоянно находится в темноте. Судя по данным содержания биогенов в воде (см. гл. 2), они явно недоиспользуются фитопланктоном. Это объясняется, вероятно,

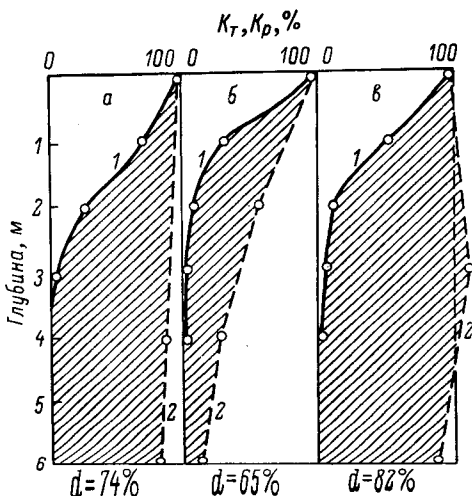


Рис. 107. Световое голодание фитопланктона в водохранилище в конце мая (а), конце июля (б) и октябре (в) 1955 г. (Сорокин, 1958г.).

1 — толщина слоя фотосинтеза, K_T ; 2 — вертикальное распределение фитопланктона, K_p . d — процент фитопланктона, испытывающего недостаток света.

не только указанным выше световым голоданием, но также и тем, что в сильно гумифицированной воде водохранилища биогены частично связываются гуминовыми кислотами и становятся менее доступными для фитопланктона.

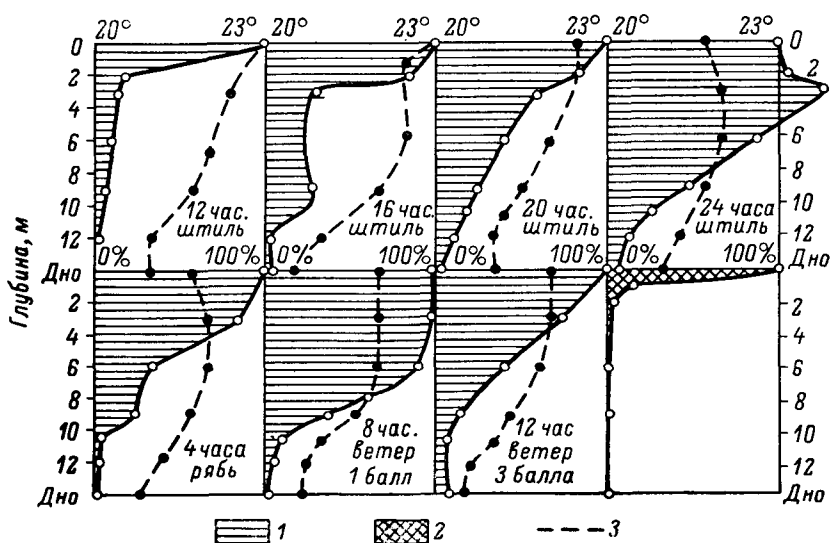


Рис. 108. Суточная динамика распределения фитопланктона в толще воды Волжского плеса в период «цветения» синезеленых водорослей *Aphanizomenon* и *Microcystis* в конце июля 1954 г. (Сорокин, 1958г).

1 — вертикальное распределение фитопланктона (K_p); 2 — толщина слоя фотосинтеза (K_t); 3 — температура воды.

ПИТАНИЕ И ПИЩЕВЫЕ СВЯЗИ МАССОВЫХ ВИДОВ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Суммарная эффективность биологического продуцирования водоема зависит не только от уровня первичной продукции, но и от совокупности процессов, обеспечивающих ее реализацию в биотическом круговороте органического вещества. Реализация первичной продукции происходит в процессе ее трансформации в пищевых цепях. Естественно, что эффективность всего продукционного процесса в целом является в значительной степени функцией структуры пищевой цепи и трофических взаимоотношений внутри экосистемы. В связи с этим важное значение приобретают исследования в области экологии и физиологии питания организмов гетеротрофов — водных животных и бактерий. В числе предметов изучения, представляющих наибольший интерес для решения вопросов трофологии и биотического круговорота, можно назвать следующие: способы питания, спектры питания, зависимость интенсивности питания от концентрации пищи, элементы балансового равенства потребления и расходования пищи (рацион, усвояемость, траты на обмен). Только имея полный комплекс этих сведений, можно установить место данного организма в пищевой цепи.

Возможность тонкого и точного изучения пищевых взаимоотношений водных животных лимитировалась трудностями методического характера. В ходе работ по биологии и экологической физиологии массовых форм водных организмов встала задача разработки чувствительных количественных

методов изучения их питания. В результате многолетних работ были разработаны новые методы, основанные на применении радиоизотопа углерода C^{14} (Сорокин, 1966). С их применением были получены количественные характеристики питания и пищевого поведения ряда массовых видов водных животных Рыбинского водохранилища.

Сущность радиоуглеродного метода, с помощью которого были получены основные материалы по питанию водных беспозвоночных и личинок рыб, состоит в следующем. Подопытных животных кормят в течение некоторого времени пищей, меченой C^{14} : бактериями, водорослями, детритом или животными. Предварительно в органическом веществе корма определяется обратная удельная активность (C_p). Эта величина, равная отношению весового содержания углерода корма к его радиоактивности, является отправной для всех последующих расчетов интенсивности и эффективности питания. Измерив затем радиоактивность тел консументов после потребления и усвоения ими меченого C^{14} корма, можно перейти от нее к весовым единицам органического вещества. Схема получения видов меченой пищи и постановки основных опытов по изучению питания представлена на рис. 109.

В качестве главного критерия интенсивности и эффективности питания использовалась величина C_a/C — суточный индекс усвоения. Эта величина соответствует процентному отношению усвоенного животным в 6—12-часовом опыте органического вещества меченого

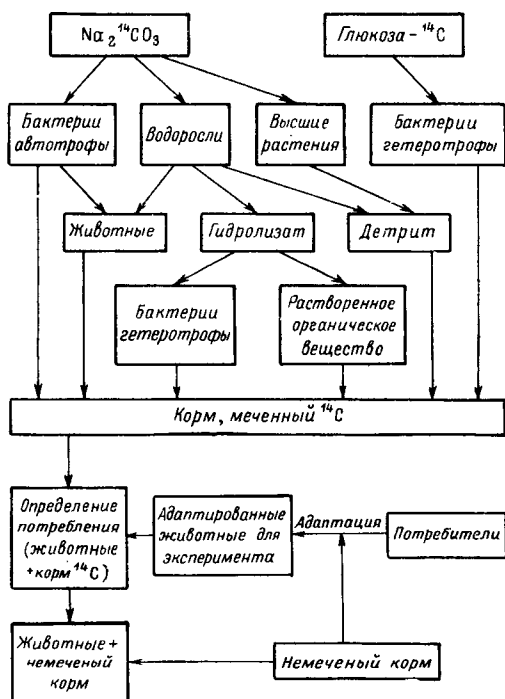


Рис. 109. Схема мечения разных видов кормов радиоактивным углеродом и постановки опытов по изучению питания водных животных (Сорокин, 1966).

корма (без поправки на дыхание) в расчете на сутки к весу его тела.

Изучение питания каждого вида начинается с определения способа питания. Животному предлагается заведомо потребляемый им меченый корм в различном состоянии агрегированности (взвешенный или осажженный, дисперсный или в комочках, и т. п.) и определяется величина C_a/C , позволяющая судить об интенсивности питания. Далее определяется спектр питания. С этой целью анализируется величина C_a/C при кормлении животных разными видами меченого корма. Виды корма, на которых получают наибольшие величины C_a/C , считаются оптимальными для исследуемых животных. На следующем этапе определяются величины C_a/C в опытах по кормлению животных оптимальным кормом при возрастающих его концентрациях. Величины концентрации, при которых рост величин C_a/C прекращается, считаются оптимальными. Их определение имеет существенное значение для оценки пищевой обеспеченности животных в водоеме.

Заключительной стадией исследования является определение элементов балансового равенства. Оно осуществляется в кратковременных опытах.

Группу животных кормят меченым кормом в течение срока, достаточного для однократного заполнения кишечника. Продолжительность этого срока определяется в специальном опыте (Буторина и Сорокин, 1970). Затем животные отмываются от меченого корма и пересаживаются в аквариум с немеченым кормом. После экспозиции, достаточной для полного переваривания порции захваченной меченой пищи, производится определение радиоактивности тел животных (r_1), углекислоты, выделенной ими в воду (r_2), а также фекалий и жидких выделений (r_3). Найденные величины позволяют вычислить относительный суточный рацион (C) и усвояемость корма (A):

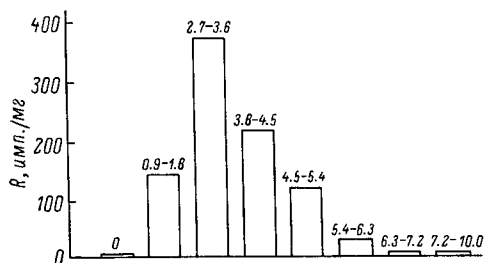


Рис. 110. Интенсивность потребления олигохетами меченых водорослей с разных горизонтов в толще ила (Поддубная и Сорокин, 1961).

R — радиоактивность олигохет в конце опыта, имп./мг. Цифры над столбиками — глубина слоя меченых водорослей от поверхности ила, см.

$$C = \frac{(r_1 + r_2 + r_3) \cdot C_r \cdot 24 \cdot 100}{t \cdot W} \%,$$

$$A = \frac{(r_1 + r_2) \cdot 100}{r_1 + r_2 + r_3} \%,$$

где t — продолжительность опыта, час., W — содержание органического вещества в теле животного, мг. С.

Радиоуглеродный метод определения трат на обмен использовался в тех случаях, когда применение обычных методов было затруднено, например, при измерениях активного обмена личинок рыб в присутствии корма в большом объеме

воды или при определениях смешанного дыхания моллюсков. Он основан на измерении скорости выделения меченой CO_2 животными, предварительно помеченными C^{14} путем продолжительного кормления их меченой пищей. При изучении питания производились также наблюдения над способами захвата пищи и пищевым поведением животных (Поддубная, 1961; Монаков, 1967; Луферова и Сорокин, 1971, и др.).

Указанными методами были исследованы способы питания массовых видов хирономид, моллюсков, олигохет и некоторых ракообразных (Поддубная, 1961; Поддубная и Сорокин, 1961; Монаков, 1967; Извекова и Сорокин, 1969; Цихон-Луканина и Сорокин, 1965а, 1965б; Луферова и Сорокин, 1971; Монаков и Сорокин, 1970). При этом установлена способность хирономид к фильтрации и измерена ее скорость. Определенная способность к фильтрационному способу питания была выявлена и у брюхоногого моллюска битинии. Для выяснения горизонта оптимального питания олигохет *Limnodrilus hoffmeisteri*, совершающих большие миграции в толще ила, животные были посажены в серию цилиндров, заполненных илом. В толще ила на разном расстоянии от его поверхности находилась тонкая прослойка того же ила с примесью малого количества сильно меченных водорослей. После измерения радиоактивности олигохет было установлено, что черви интенсивно питаются только на горизонте 2—5 см, т. е. на глубине, соответствующей длине их тела, и что их миграции в толщу ила не связаны с питанием (рис. 110).

Спектры питания массовых видов водных животных, выявленные радиоуглеродным методом (табл. 146), свидетельствуют о неспособности хищников питаться растительной пищей, хотя последнюю в виде водорослей и детрита часто обнаруживают в их кишечниках. К таким животным относятся, например, циклопы, *Heteroscope*, *Asplanchna*, личинки леща. Кроме того, были выявлены предпочтительное отношение фильтраторов к одним водорослям и отрицательное к другим, значительная пищевая ценность де-

Спектры питания массовых видов животных, обитающих в водохранилище
(величины C_a/C оценены по шестибальной системе от 0 до 5)

Вид животного	Вид корма							
	бактерии	протокорковые водоросли (<i>Chlorococculus</i> , <i>Scenedesmus</i>)	диатомовые водоросли (<i>Nitzschia</i>)	синезеленые водоросли (<i>Coelosphaerium</i> , <i>Aphanizomenon</i> , <i>Anabaena</i>)	синезеленые водоросли (<i>Microcystis</i>)	детрит	высшие растения	животная пища
<i>Paramaecium caudatum</i>	2	4	—	5	0	—	—	—
<i>Asplanchna priodonta</i>	0	0	0	0	—	—	—	5
<i>Bosmina longirostris</i>	5	4	—	—	2	2	—	—
<i>Daphnia longispina</i>	5	4	3	4	0	3	—	—
<i>Sida crystallina</i>	5	4	5	3	1	4	—	—
<i>Diaptomus gracilis</i>	0 (2)*	5	5	2	1	—	—	2 ****
<i>Eurytemora velox</i>	(2)	5	2	—	—	—	—	2
<i>Heterocope appendiculata</i>	0	0	—	1	—	—	—	5
<i>Dolerocypris fasciata</i>	5 **	(5) ***	(5) ***	5 (5) ***	—	5	2 (3) ***	5 (5) ***
<i>Polyphemus pediculus</i>	0	2	1	0	0	0	—	5
<i>Eucyclops macruroides</i>	0	0	0	—	0	—	—	5
<i>Microcyclops bicolor</i>	—	0	0	0	0	—	—	5
<i>Cricotopus silvestris</i>	3	1 (5) ***	5	5	—	5	0	1 (3) ***
<i>Valvata pulchella</i>	—	3	2	2	0	5	2	—
<i>Dreissena polymorpha</i>	3	3 (5) ***	5	4	—	4	—	—
<i>Rutilus rutilus</i> *****	—	2	3	4	—	—	—	5
<i>Abramis brama</i> *****	—	0	1	0	—	—	—	5

* В скобках бактерии в агрегатах.

** Дрожжи.

*** В скобках кормовые организмы, убитые кипячением.

**** Инфузории.

***** Личинки.

трита для донных животных и способность многих фильтраторов питаться бактериальным кормом. Таким образом, определение спектров помогло с большей уверенностью распределить отдельные массовые виды по трофическим уровням. Существенное значение для характеристики трофических связей в водохранилище имеет установление факта, что массовые виды синезеленых (*Aphanizomenon*, *Coelosphaerium*) могут служить полноценной пищей для большинства растительноядных беспозвоночных и личинок рыб, например плотвы (Сорокин и др., 1965). При этом разные виды синезеленых обладают весьма различной пищевой ценностью. Некоторые из них не только могут служить прекрасной пищей, не уступающей диатомовым и зеленым, но часто превосходящей их по питательности. Пищевая ценность *Anabaena* гораздо ниже, чем указанных родов, *Microcystis* же вообще практически не потребляется большинством изученных видов. Таким образом, распространенное мнение, что синезеленые водоросли являются «трофическим тупиком» (Гаевская, 1948), не вполне справедливо.

ЗАВИСИМОСТЬ ИНТЕНСИВНОСТИ ПИТАНИЯ ОТ КОНЦЕНТРАЦИИ ПИЩИ И ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ ПИЩЕЙ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

Изучение интенсивности питания водных животных в зависимости от концентрации пищи дает прямой ответ на один из основных вопросов трофологии, а именно — об обеспеченности пищей животных в естественных условиях. Такого рода работы были выполнены на целом ряде массовых

в Рыбинском водохранилище видов беспозвоночных и на личинках рыб. Один из основных результатов этих работ заключается в том, что установленные в опытах оптимальные концентрации пищи в общем соответствуют ее средней концентрации в водоеме. Для фильтрующих кладоцер и копепода, доминирующих в водоеме (дафний и диаптомусы), оптимум концентрации водорослей и бактерий весьма стабилен и держится на уровне 3—4 г/м³ (рис. 111). Эти концентрации соответствуют суммарной концентрации бактериопланктона (около 1 мг/л) и фитопланктона (около 2 мг/л) в водохранилище в летний период. Оптимум концентрации пищи для животных, фильтрующих воду из придонного слоя, обогащенную бактериями и детритом, гораздо выше — около 10 г/м³ (рис. 112).

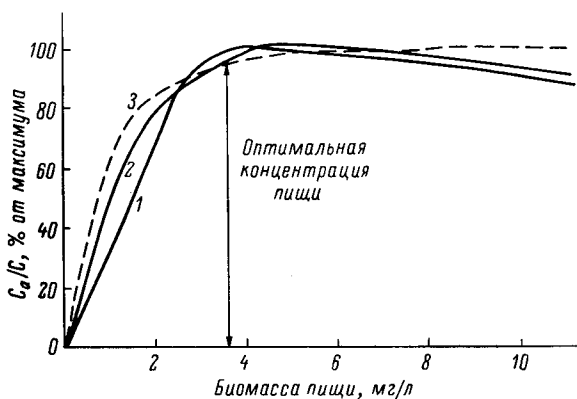


Рис. 111. Зависимость интенсивности питания рачков (C_a/C) от концентрации пищи (Маловицкая и Сорокин, 1961; Монаков и Сорокин, 1961).

1 — *Daphnia longispina* (*Chlorococcus*); 2 — то же (бактерии); 3 — *Eudiaptomus gracilis* (*Chlorococcus*).

Аналогичные данные получены в отношении питания хищников (рис. 113). Хищный ветвистоусый рачок *Polyphemus pediculus* обитает в массе в зарослях высшей водной растительности и среди затопленных кустарников. Здесь кормовой зоопланктон (босмины, вольвокс, мелкие коловратки) образует в первой половине лета густые скопления. В соответствии с этим оптимальная концентрация корма для этого рачка очень высокая — 20—50 экз. мелкого зоопланктона в 1 мл. При дальнейшем ее увеличении интенсивность питания резко снижается, чего не наблюдается у фильтрующих форм (Буторина, 1970). Аналогичное снижение интенсивности питания при концентрации пищи, превышающей оптимум, отмечено и у других хищных беспозвоночных (рис. 113).

Определение интенсивности потребления и усвоения корма, его усвояемости при разных концентрациях, а также трат на обмен у дафний и личинок рыб позволило решить вопрос об «избыточном» питании и об обеспеченности животных пищей в естественных условиях. Сопоставление этих величин, полученных для дафний, показало, что «избыточное» питание, т. е. рост рациона за счет снижения усвояемости, наступает при концентрациях водорослей выше 8—10 г/м³, очень редко наблюдающихся в водоеме. Таким образом, практическая усвояемость корма в естественных условиях весьма стабильна (Монаков и Сорокин, 1961).

Для экспериментального решения вопроса об обеспеченности пищей животных в естественных условиях определяются зависимость усвоения от концентрации корма и траты на обмен. При сопоставлении этих величин находят пороговую концентрацию и сравнивают ее с фактически наблю-

дающей в водоеме. Для дафний, например, пороговая концентрация бактерий составляет около 0.3 мг/мл, или 400 тыс. в 1 мл, т. е. совпадает с самым нижним пределом естественной концентрации бактериопланктона в водохранилище (рис. 114, а).

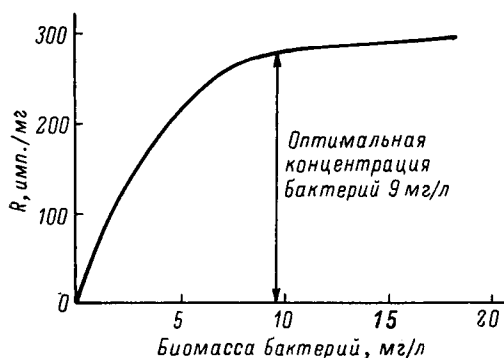


Рис. 112. Зависимость интенсивности питания дрейссены от концентрации бактерий (Михеев и Сорокин, 1966).

R — радиоактивность тел дрейссены, имп./мг.

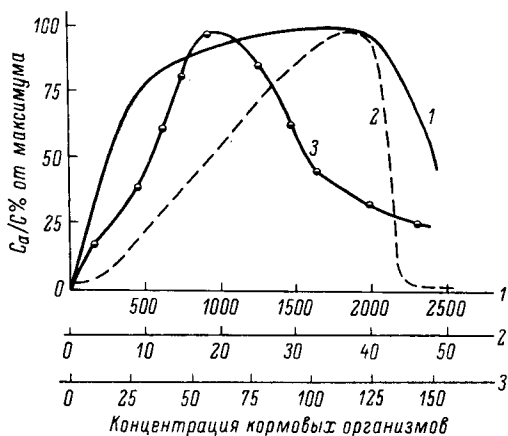


Рис. 113. Зависимость интенсивности питания хищных рачков (C_a/C) от концентрации кормовых животных (экз./мл) (Буторина и Сорокин, 1970; Монаков и Сорокин, 1971).

1 — *Cyclops vicinus* (корм — инфузории); 2 — *Polyphemus pediculus* (корм — вольвоки); 3 — *Polyphemus pediculus* (корм — босмины).

Опыты с личинками леща показали, что при концентрации потребляемого ими мелкого зоопланктона (*Bosmina longirostris*) ниже 40—50 экз./л траты на обмен превышают количество усвоенной пищи (рис. 114, б).

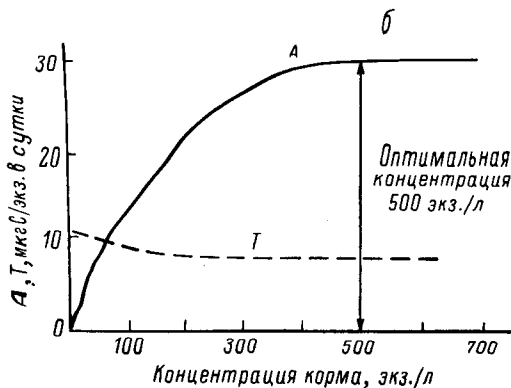
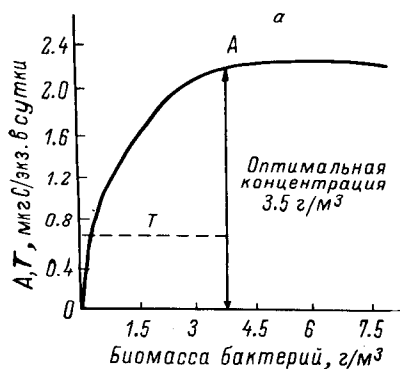


Рис. 114. Зависимость интенсивности усвоения пищи (A) и трат на обмен (T) от концентрации пищи (Сорокин, 1967; Панов и Сорокин, 1967).

а — у дафний *D. pulex* (корм — бактерии), б — у личинок леща (корм — босмины). Стрелка — пороговая концентрация.

Характерно, что в водохранилище в 1959 и 1962 гг. концентрация мелкого зоопланктона в среднем не превышала пороговой, найденной в опытах. Эти факты показывают, что в отдельные годы вполне вероятна частичная гибель или замедленный рост личинок от недостатка пищи (Панов и Сорокин, 1967).

ЭЛЕМЕНТЫ БАЛАНСОВОГО РАВЕНСТВА ПИТАНИЯ МАССОВЫХ ВИДОВ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

Определения суточного рациона и усвояемости пищи были выполнены для ряда массовых видов водных животных, обитающих в водохранилище (табл. 147). Усвояемость растительной пищи большинством изученных видов составляет 40—60%, а животной — 70—80%. Суточные рационы при оптимальных условиях питания у ветвистоусых рачков-фильтраторов достигают 100% от веса тела. Достаточно высоки рационы и у хищников. Даже у личинок рыб суточный рацион достигает 40—60%. Данные об усвояемости пищи, суточных рационах и их зависимости от концентрации позволяют подойти к оценке пищевых потребностей животных различных трофических уровней. Такого рода расчеты будут представлены ниже (табл. 148).

Т а б л и ц а 147

Характеристика интенсивности и эффективности питания некоторых массовых видов водных животных

Вид животных	Вид корма	Содержание органического углерода в теле животного, мг/экз.	Суточный рацион, % от веса тела	Усвояемость корма, %	Коэффициенты использования потребленной (К ₁) и усвоенной (К ₂) пищи на прирост	
					К ₁	К ₂
<i>Bosmina longirostris</i>	Водоросли (<i>Chlorella</i> sp.)	0.3	96	43	17	39
<i>Daphnia longispina</i>	Водоросли (<i>Chlorella</i> sp.)	6.1	93	42	25	60
	Бактерии (<i>Pseudomonas</i> sp.)	8.5	65	50	32	64
	Дрожжи (<i>Rhodotorula</i> sp.)	8.5	87	56	39	70
<i>Simocephalus vetulus</i>	Водоросли (<i>Chlorella</i> sp.)	13.9	108	31	14	43
	Бактерии	19.3	91	55	38	69
<i>Dolerocypris fasciata</i>	Детрит из рдеста	0.6	81	42	14	36
	Водоросли (<i>Chlorella</i> sp.)	0.6	117	44	24	55
<i>Polyphemus pediculus</i>	<i>Bosmina longirostris</i>	14	69	75	47	62
	Собственная молодь	14	86	42	19	45
<i>Cyclops vicinus</i>	Инфузории	10	48	80	44	56
<i>Dreissena polymorpha</i>	Бактерии	27500	3	57	26	45
<i>Valvata pulchella</i>	Отмершие водоросли (<i>Scenedesmus</i> sp.)	1100	13	14	17	42
	Отмершие водоросли (<i>Nitzschia</i> sp.)	1100	6.8	61	43	70
<i>Abramis brama</i> (личинки)	<i>Bosmina longirostris</i>	680	61	76	54	71
		2360	42	75	49	66

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ РАСТВОРЕННОГО ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА

Анализ содержания растворенного органического вещества (РОВ) и его компонентов, а также определения полного БПК и деструкции показывают, что запасы РОВ в водохранилище очень велики (см. гл. 2). Так, запас только легкоусвояемой органики, определяемой по величине полного БПК, составляет в среднем 0.8—1.0 г/м² (Марголина, 1969), что превышает среднесуточную продукцию фотосинтеза. Источниками пополнения вод водохранилища растворенным органическим веществом являются приток аллохтонной органики, лизис организмов, а также прижизненные выде-

Поток энергии в экосистеме Рыбинского водохранилища

Трофический уровень	Организмы продуценты	Источник питания (или энергии)	Биомасса (В)	Продукция (Р)	Коэффициент Р/В	Коэффициент К ₂	Траты на обмен (Т)	Усвоенная пища (А)	Рацион (Р)
1а	Фитопланктон	свет	14.3	500	35	—	120	620	—
1б	Макрофиты	свет	13.5	27	2	—	6	33	—
1в	Бактериопланктон	аллохтонная органика	4.1	260	64	0.25	780	1040	1040
1г	Бактериобентос	то же	4.0	60	16	0.25	180	240	240
1а—1г	Сумма		35.9	847	—	—	1086	1933	1280
2а	Бактериопланктон	фитопланктон+детрит	1.4	90	64	0.25	270	360	360
2б	Бактериобентос	фитопланктон+детрит	0.5	8	16	0.25	24	32	32
2в	Бактериобентос	макрофиты	0.43	7	16	0.25	21	28	28
2а—2в	Сумма		2.33	105	—	—	315	420	420
2г	Зоопланктон (простейшие)	бактериопланктон	0.38	34	90	0.55	28	62	119
2д	Зоопланктон (коловратки)	бактериопланктон + фитопланктон	0.45	27	60	0.55	22	50	94
2е	Зоопланктон (Cladocera + Coreopoda)	бактериопланктон + фитопланктон	0.74	17	23	0.55	13	29	56
2г—2е	Сумма		1.54	78	—	—	63.0	—	269
2ж	Бентос (простейшие)	бактериопланктон	0.06	5	85	0.45	6.0	11	18
2з	Бентос (олигохеты + хирономиды)	бактериопланктон + фитопланктон	3.0	7.5	2.5	0.3	17.5	25.0	41
2и	Бентос (моллюски)	бактериопланктон + фитопланктон	0.23	0.3	1.3	0.4	0.5	0.75	1.6

Таблица 148 (продолжение)

Трофи- ческий уровень	Организмы продуценты	Источник питания (или энергии)	Биомасса (В)	Продук- ция (Р)	Кoeffи- циент Р/В	Кoeffи- циент K_2	Траты на обмен (Т)	Усвоен- ная пища (А)	Рацион (Р)
2ж—2и	Сумма		3.29	12.8	—	—	24.0		60.6
2г—2и	Сумма		4.86	90.8			87.0		322.6
3а	Зоопланктон хищный	зоопланктон 2-го уровня	0.44	6.45	14.6	0.53	5.70	12.15	18.5
3б	Бентос хищный	бентос 2-го уровня	0.14	0.42	3.0	0.50	0.42	0.84	1.4
3в	Личинки рыб	зоопланктон 2-го уровня	1.2	6.0	5.0	0.6	4.0	10	13.0
3г	Рыбы мирные	зоопланктон 2-го уровня	10	9.0	0.9	0.5	9.0	18	22.5
3д	Рыбы мирные	бентос 2-го уровня	8.1	2.6	0.32	0.2	10.4	12.0	15.0
3а—3д	Сумма	—	19.88	24.47	—	—	29.52	—	70
4а	Рыбы мирные	зоопланктон 3-го уровня	2.2	2.0	0.9	0.5	2.0	4.0	5.0
	Личинки рыб	зоопланктон 3-го уровня	0.2	1.0	5	0.6	0.6	1.6	2.0
4б	Рыбы мирные	бентос 3-го уровня	0.33	0.1	0.3	0.2	0.4	0.5	0.6
4в	Рыбы хищные	рыбы 3-го уровня	5.3	3.2	0.6	0.25	9.6	128	16.1
4а—4в	Сумма	—	7.23	6.3	—	—	12.6	—	23.8
4г	Человек	рыбы планктофаги	—	—	—	—	—	—	0.13
4д	Человек	рыбы бентофаги	—	—	—	—	—	—	0.37
5а	Хищные рыбы	хищные рыбы 4-го уровня	0.82	0.5	0.6	0.25	1.5	2.0	2.5
5б—6а	Человек	хищные рыбы	—	—	—	—	—	—	0.36
3в—5а	Суммарная продукция рыб	—	28.8	24.4	0.85	—	—	—	76.7
	Суммарная продукция рыб про- мысловых размеров	—	—	1.5	—	—	—	—	—
	Суммарный вылов	—	—	0.86	—	—	—	—	—

ления зоо- и фитопланктона. Последние составляют до 30% от суточного фотосинтеза (Fogg et al., 1965; Watt, 1966). Специальные исследования эффективности включения растворенной органики в пищевую цепь с применением C^{14} (Сорокин и Чердынцева, 1970) показали, что эффективность использования легкоусвояемой растворенной органики бактериальной флорой воды водохранилища составляет 40—45% (рис. 115). Из этого же графика следует, что в системе РОВ — бактериопланктон — зоопланктон (*Daphnia pulex*) эффективность использования растворенной органики также достаточно высока (более 20%) даже при очень малой ее концентрации — менее 1 мг/л. Даже в смешанной популяции зоопланктона, в которую входят хищники, до 12% углерода исходной растворенной органики включается через бактериальное звено в тела животных. Осмотическая ассимиляция РОВ дафниями в стерильной воде составляет до 10% от общей суммы РОВ, усваиваемого через бактериальное звено.

Таким образом, органическое вещество, особенно его легкоусвояемая фракция, очень быстро и с большой эффективностью при участии бактерий, как промежуточного звена, включается в пищевую цепь. Важным источником легкоусвояемого РОВ в водохранилище является прижизненное выделение его фитопланктоном. Оно составляет 50—100 мг С/м² в сутки, если средняя величина фотосинтеза равна 0.55 г С/м² в сутки, а процент выделения ассимилятов 10—20% (Watt, 1966). За счет ассимиляции только этой органики в системе РОВ — бактериопланктон — зоопланктон ежесуточно может продуцироваться до 200 мг/м² (сырого веса) биомассы зоопланктона, что составляет до 1/4 его суммарной суточной продукции.

Результаты исследования питания массовых видов и трофической структуры сообществ организмов водохранилища в значительной степени облегчили задачу расчетов потока энергии в пределах данной экосистемы.

ПОТОК ЭНЕРГИИ В ЭКОСИСТЕМЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Одной из наиболее существенных задач исследования структуры водных экосистем и количественного изучения отдельных их звеньев является получение общей характеристики потока энергии на всех трофических уровнях (Винберг, 1969). Результаты многолетнего изучения состава и численности растительного и животного населения, а также эколого-физиологических особенностей его руководящих форм позволяют в общих чертах решить эту задачу применительно к Рыбинскому водохранилищу. При составлении схемы продукционного процесса (рис. 116) учитывались основные данные о структуре водных экосистем, полученные в результате изучения водохранилища. К числу таких данных относится выяснение роли аллохтонного органического вещества как источника внешней энергии в продукционном процессе.

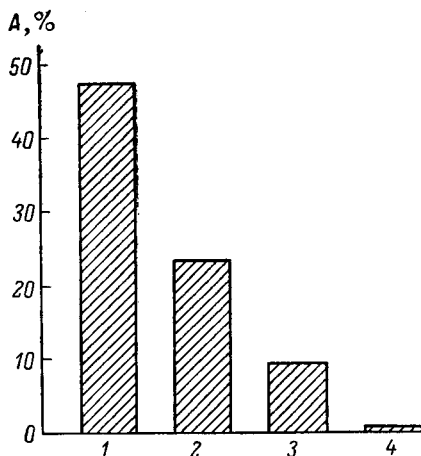


Рис. 115. Эффективность усвоения растворенного органического вещества (А) бактериями (1), дафниями (*D. pulex*, 100 экз./л) в присутствии бактерий (2), смешанным зоопланктоном в присутствии бактерий (3) и дафниями в стерильной среде (4). В качестве растворенного органического вещества использовался меченный C^{14} гидролизат водорослей в концентрации 200 мкг/л (Сорокин и Чердынцева, 1970).

Действительно, во внутренних водоемах имеются три основных источника органического вещества: аллохтонное, сносимое стоком с суши и поступающее из вышележащих водоемов; вещество, образующееся за счет фотосинтеза макрофитов в прибрежной зоне; вещество, возникающее вследствие фотосинтеза в толще воды (Романенко, 1967а). Обычно к первичной продукции относят только вещество, создаваемое при фотосинтетической деятельности растительных организмов, обитающих в данном водоеме. Однако, учитывая огромные размеры продукции бактерий, соизмеримой с продукцией фитопланктона, а также высокую пищевую ценность бактериального корма для массовых видов беспозвоночных, следует заключить, что такое представление о первичной продукции ошибочно

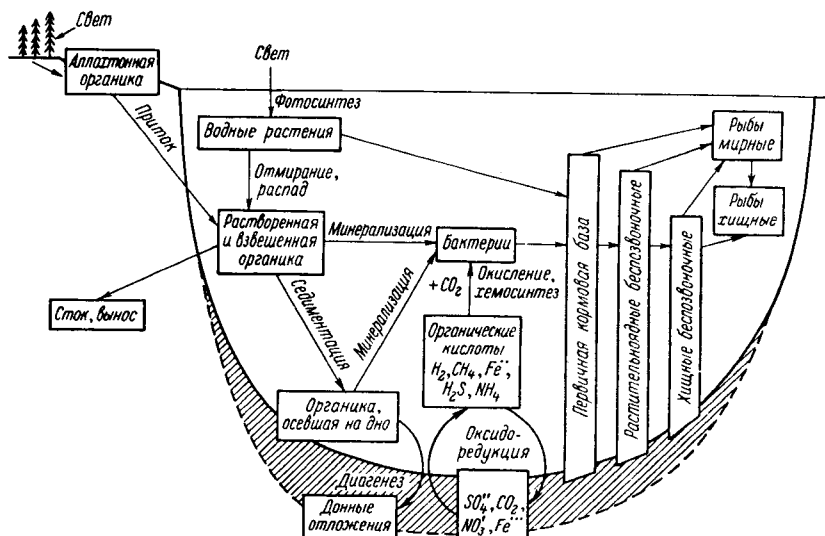


Рис. 116. Схема продукционного процесса в Рыбинском водохранилище.

Объяснение в тексте.

и непригодно для подсчета баланса вещества и энергии в экосистеме. Действительно, при учете общего поступления внешней энергии в экосистему должны приниматься во внимание все ее источники. Таких источников в водоеме два. Первый — первичная продукция в ее обычном понимании: результат фотосинтеза флоры водоема. Второй — аллохтонное органическое вещество, за счет которого в водоеме продуцируется бактериальная биомасса. Последняя создается за счет внешнего по отношению к экосистеме данного водоема источника энергии. Она участвует вместе с органическим веществом растений в формировании ресурсов первопищи в водоеме. Поэтому при подсчетах энергетического «входа» экосистемы за него следует принимать не одну первичную продукцию фотосинтеза растений, а сумму: первичная продукция + аллохтонное органическое вещество, использованное для биосинтеза бактерий.

В Рыбинском водохранилище, как и во многих других внутренних водоемах, эти два источника внешней энергии соизмеримы между собой (Калашникова и Сорокин, 1966; Кузнецов и др., 1966, 1967; Романенко, 1967а). И это не удивительно, так как водохранилище имеет огромную площадь водосбора, с которой поверхностные воды смывают в водоем значительную часть продуцируемых там органических веществ. Запас органического вещества в Рыбинском водохранилище равен двухгодичной первичной продукции. Таким образом, по меньшей мере $\frac{3}{4}$ микро-

флоры в водоеме продуцируется за счет бактериальной деструкции аллохтонной органики. Вполне естественно поэтому, что величина суммарной деструкции в водохранилище значительно превышает первичную продукцию (Романенко, 1967а).

Суммарный поток энергии в экосистеме водохранилища (табл. 148) определен на основе средних данных за 1964—1967 гг. При расчетах некоторых величин использованы и более ранние материалы. Продукция фотосинтеза фитопланктона рассчитана по результатам радиоуглеродных измерений (чистая продукция) в соответствии с данными, рассмотренными в настоящей главе. Биомасса фитопланктона определена по его годовой продукции с использованием годового P/V коэффициента (отношение продукции к биомассе), равного 35. В свою очередь данный коэффициент был вычислен по среднегодовой биомассе фитопланктона и годовой продукции за 1964 и ряд предшествующих лет. При вычислении среднего P/V коэффициента были использованы также данные о соотношении между биомассой водорослей и интенсивностью фотосинтеза в поверхностном слое Рыбинского водохранилища (Пырина, 1967а). Он оказался близким к вычисленному для фитопланктона белорусского озера Дривяты (Винберг, 1969). Продукция макрофитов рассчитывалась с учетом данных А. П. Белавской и Т. Н. Кutowой (1966).

Продукция бактериопланктона за счет энергии аллохтонного органического вещества вычислялась путем вычитания из суммарной продукции бактерий (35 г С/м^2), определенной радиоуглеродным методом продукции бактерий, развившихся в толще воды за счет деструкции фитопланктона (D). Последняя была определена по коэффициенту использования минерализуемой микрофлорой органики на биосинтез бактериальной биомассы ($K_2=0.25$) и по количеству продукции фитопланктона, подвергающейся бактериальной минерализации (36 г С/м^2). Величина K_2 вычислялась по соотношению между потреблением кислорода бактериопланктоном (мг О_2) и его продукцией (мг С). Указанное соотношение, по данным В. И. Романенко (1965) и Ю. И. Сорокина (1971а), равно 7.5—10. Отсюда коэффициент K_2 составляет в среднем 0.25. При вычислении величины D принималось, что 10% продукции фитопланктона (5 г/м^2) осаждается на дно. Около 2 г/м^2 этой продукции минерализуется в процессах метаболизма зоопланктона, если считать, что планктонные водоросли составляют половину рациона травоядного зоопланктона. Около 10% продукции фитопланктона в процессе его минерализации переходит в водный гумус (Кузнецов, 1952) и сбрасывается со стоком. Оставшаяся часть продукции фитопланктона (36 г С/м^2) подвергается бактериальной минерализации с эффективностью 25%. Таким образом, продукция бактериопланктона второго трофического уровня (за счет использования продукции фитопланктона) должна составить 9 г С/м^2 . Следовательно, продукция бактерий первого трофического уровня будет равна $35-9=26 \text{ г С/м}^2$.

Аналогичные расчеты с учетом поступления 10% продукции фитопланктона в грунт были сделаны и для микрофлоры донных отложений. При этом принималось, что эффективный процесс бактериального продуцирования в грунте протекает в его верхнем слое толщиной 1 см, и все расчеты сделаны для этого слоя. Биомасса планктонных простейших рассчитывалась по данным Э. Д. Мордухай-Болтовской (1965а) и Ю. И. Сорокина (1971б) о их сезонной динамике в толще воды (рис. 117). Биомасса инфузорий в грунте вычислялась ориентировочно с учетом их средней численности в грунтах водохранилищ и озер (Чорик, 1969). Их вес рассчитывался на основе данных А. П. Щербакова (1963), а продукция с использованием P/V коэффициентов из работы М. А. Петровой и др. (1969). Материалы для расчета средней биомассы и продукции зоопланктона взяты из табл. 118 и 119. Коэффициенты K_2 и величины усвояемости для этих рас-

четов получены в опытах по изучению питания (см. выше). Средние величины биомассы бентоса рассчитаны по материалам, приведенным в гл. 4, с учетом разной плотности донного населения на разных грунтах и соотношения площадей дна, занятых соответствующими грунтами (Курдин и Зимина, 1968а). Коэффициенты Р/В для расчета продукции отдельных групп бентоса взяты из работ Т. Л. Поддубной (1963), Н. Ю. Соколовой (1968), Н. Ю. Соколовой и А. А. Львовой-Качановой (1968), при этом были учтены и данные А. И. Шиловой (см. Приложение) о количестве генераций хирономид в водоеме. Величины коэффициентов K_2 и усвояемости для донных беспозвоночных определены в экспериментах с помощью C^{14} . Наконец, сведения о биомассе рыб и соотношении хищных и мирных рыб взяты из материалов А. Г. Поддубного и Н. А. Гордеева (см. гл. 4 и 5).

В обобщенном виде они представлены в табл. 148.

Расчеты трат на обмен (T) и количество усвоенной пищи (A) производились с использованием известных соотношений:

$$T = \frac{P \cdot (1 - K_2)}{K_2} \quad \text{и} \quad A = \frac{P}{K_2}.$$

Коэффициенты для расчетов калорийности сырой биомассы фитопланктона, бактерий, бентоса и рыб были приняты равными 1 и для биомассы зоопланктона — 0.75.

При составлении табл. 148 пришлось прибегнуть к известным допущениям и упрощениям. Целый ряд приведенных в ней соотношений в будущем, несомненно, будет уточнен. Тем не менее их анализ позволяет уже теперь сделать ряд существенных заключений о функционировании экосистемы крупного равнинного водохранилища. Одним из наиболее существенных новых моментов является выявление очень большого значения бактериального метаболизма в разрушении органического вещества и продукции первопищи в водохранилище (рис. 118). Действительно, бактериальная флора создает более $\frac{1}{3}$ первопищи (320 кал./м^2 из общей суммы 970 кал./м^2) за счет внешнего источника энергии — аллохтонного органического вещества. Роль микрофлоры в данном случае заключается в осуществлении энергетической связи между продукционными процессами, происходящими на суше и в вышележащих водоемах, с биопродукционным процессом, протекающим в Рыбинском водохранилище. Наряду с важной функцией включения энергии аллохтонной органики в продукционный процесс водная микрофлора является связующим звеном между фитой и зоопланктоном. Дело в том, что в водохранилище преобладают крупные формы планктонных водорослей, которые лишь частично могут непосредственно использоваться зоопланктоном. В их числе *Melosira*, дающая длинные нити, или *Aphanisomenon*, *Anabaena* и *Microcystis*, образующие крупные ценобии и комки. Фильтрующий травоядный зоопланктон может потреблять эти виды водорослей лишь частично в виде обрывков нитей или мелких комочков. Основная же масса вещества этих водорослей становится доступной для фильтраторов через промежуточное бактериальное звено. При этом на обмен бактерий теряется до 75% энергии, накопленной фитопланктоном. Пропорционально снижается удельный вес первичной продукции в формировании первичных кормовых ресурсов в водоеме. В итоге общая сумма бактериальной продукции (430 кал./м^2) даже выше

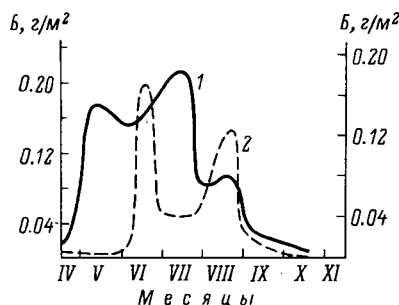


Рис. 117. Сезонная динамика биомассы планктонных инфузорий (B) в водохранилище.

1 — по Э. Д. Мордухай-Болтовской (1965а) (шкала слева); 2 — по Ю. И. Соколову (1971б) (шкала справа).

ннено, будет уточнен. Тем не менее их анализ позволяет уже теперь сделать ряд существенных заключений о функционировании экосистемы крупного равнинного водохранилища. Одним из наиболее существенных новых моментов является выявление очень большого значения бактериального метаболизма в разрушении органического вещества и продукции первопищи в водохранилище (рис. 118). Действительно, бактериальная флора создает более $\frac{1}{3}$ первопищи (320 кал./м^2 из общей суммы 970 кал./м^2) за счет внешнего источника энергии — аллохтонного органического вещества. Роль микрофлоры в данном случае заключается в осуществлении энергетической связи между продукционными процессами, происходящими на суше и в вышележащих водоемах, с биопродукционным процессом, протекающим в Рыбинском водохранилище. Наряду с важной функцией включения энергии аллохтонной органики в продукционный процесс водная микрофлора является связующим звеном между фитой и зоопланктоном. Дело в том, что в водохранилище преобладают крупные формы планктонных водорослей, которые лишь частично могут непосредственно использоваться зоопланктоном. В их числе *Melosira*, дающая длинные нити, или *Aphanisomenon*, *Anabaena* и *Microcystis*, образующие крупные ценобии и комки. Фильтрующий травоядный зоопланктон может потреблять эти виды водорослей лишь частично в виде обрывков нитей или мелких комочков. Основная же масса вещества этих водорослей становится доступной для фильтраторов через промежуточное бактериальное звено. При этом на обмен бактерий теряется до 75% энергии, накопленной фитопланктоном. Пропорционально снижается удельный вес первичной продукции в формировании первичных кормовых ресурсов в водоеме. В итоге общая сумма бактериальной продукции (430 кал./м^2) даже выше

величины фотосинтетической продукции, участвующей в продукционном процессе (400 кал./м^2 за вычетом выноса и седиментации). Непосредственно же потребляемая животными продукция фитопланктона (83 кал./м^2) в 3 раза ниже продукции, потребляемой бактериями (245 кал./м^2). В свете

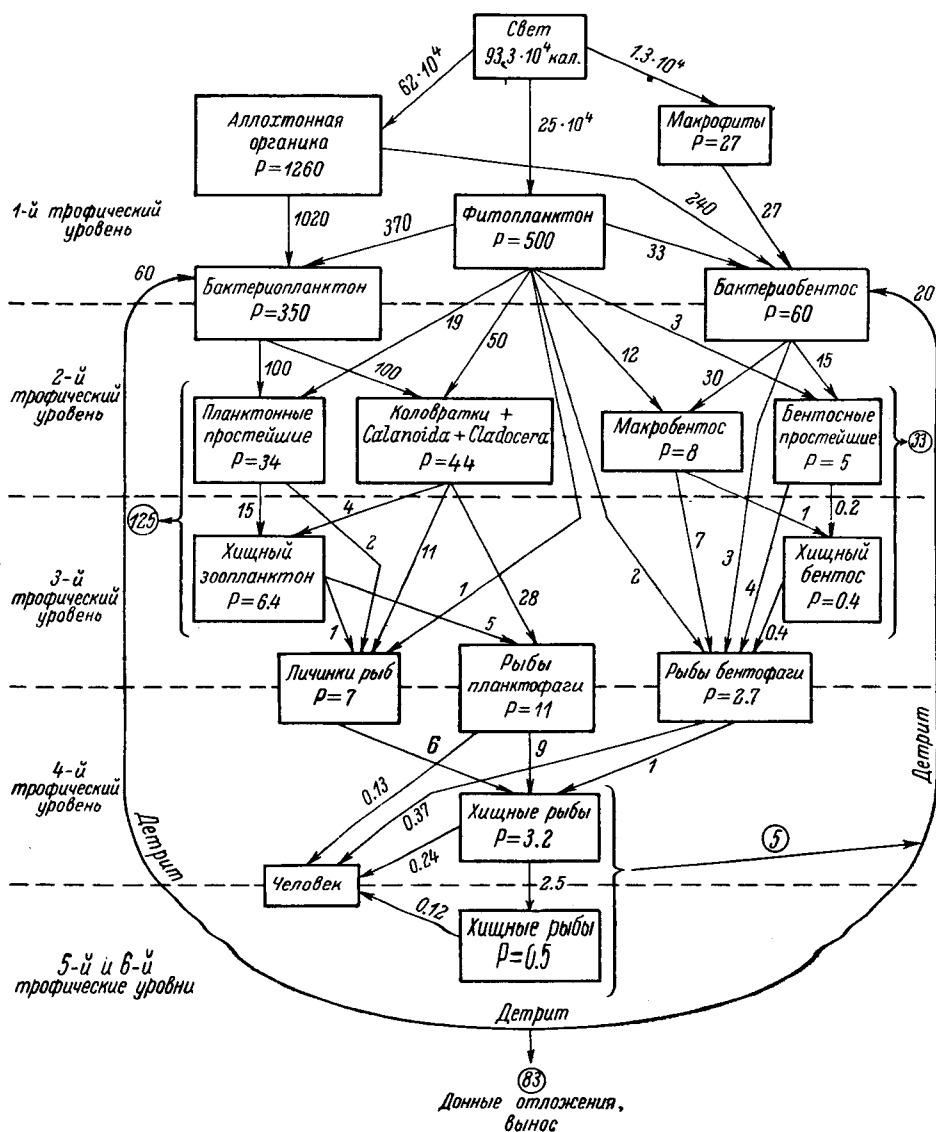


Рис. 118. Схема потоков энергии в экосистеме Рыбинского водохранилища.

P — продукция; цифры у стрелок — потребленная пища; цифры в кружках — неусвоенная пища. Все величины выражены в ккал./м^2 в год. Объяснение в тексте.

этих данных встает задача непосредственного экспериментального определения доли бактериопланктона водохранилища в рационе фильтраторов в разные сезоны.

Представленные в табл. 148 данные позволяют ориентировочно вычислять величину деструкции органического вещества. Это можно сделать двояким путем: по сумме органики, участвующей в биотическом круговороте, и по сумме трат на обмен на всех трофических уровнях. Первая

величина равна сумме рациона бактерий, использующих аллохтонную органику, и части продукции фотосинтеза планктона, вовлекаемой в биотический круговорот. Она составляет 1680 кал./м². Вторая равна 1530 кал./м². Обе эти величины совпадают достаточно близко. Еще больший интерес представляет их сопоставление с величиной деструкции, определенной экспериментальным путем (кислородным методом) непосредственно в водоеме. По многолетним наблюдениям В. И. Романенко (см. гл. 4) суммарная деструкция под 1 м² в толще воды и в грунте составляет 1500 кал./м² в год. Близкое совпадение всех величин деструкции, рассчитанных и определенных столь разными путями, свидетельствует о том, что они вполне реальны.

Судя по рациону микрофлоры (1700 кал.) количество аллохтонной органики, подвергающейся деструкции в водохранилище, в 3 раза превышает аналогичную массу органического вещества фитопланктона (400 кал./м²). Вполне естественно, что при бактериальной минерализации такой массы дополнительной органики вода должна обогащаться биогенными элементами, освобождающимися в процессе минерализации. Действительно, в воде водохранилища постоянно содержится значительное количество биогенов, которые, как правило, недоиспользуются фитопланктоном. Как уже указывалось, препятствием к более полному использованию биогенов являются низкая прозрачность воды и малая толщина фотосинтезирующего слоя. При большей прозрачности воды эти биогены могли бы быть использованы полностью и тогда водохранилище превратилось бы в эвтрофный водоем.

Из табл. 148 видно, что на втором трофическом уровне основным потребителем первопищи являются бактерии, расходующие почти третью часть ее только на свой обмен. Вслед за ними идут инфузории, которые используют около 30% первопищи, потребляемой животными 2-го трофического уровня. Они дают более 40% суммарной продукции зоопланктона (34 кал./м²). Эти данные указывают на важную роль простейших в энергетическом балансе экосистемы водохранилища. Продукция коловраток составляет 35% от общей продукции зоопланктона (27 кал./м²). Фильтрующие же ракообразные дают всего 22% продукции зоопланктона.

Большое значение простейших в использовании первопищи безусловно снижает эффективность продукционного процесса в водохранилище, поскольку простейшие являются дополнительным промежуточным звеном, удлиняющим пищевую цепь. Интенсивное развитие простейших в водохранилище является, вероятно, следствием слабой конкуренции за ресурсы бактериопланктона со стороны фильтрующего зоопланктона, развитие которого в водоеме тормозится неблагоприятными условиями среды. Действительно, несмотря на то что концентрация бактериопланктона и фитопланктона в водохранилище близка к оптимуму и в сумме составляет около 3 г/м³, биомасса планктонных рачков очень низка (0.15—0.20 г/м³). Неблагоприятными факторами могут быть замедленный прогрев воды в крупном водоеме, суровый ветровой режим и связанное с ним высокое содержание минеральной взвеси, неблагоприятные условия зимовки и т. п.

Бентофауна, включая простейших, потребляет всего 20% первопищи, вовлекаемой в пищевую цепь. Продукция макробентоса в водохранилище также весьма невелика (8 кал./м²). Его средняя биомасса не превышает 3—4 г/м². Донная фауна, включая простейших, потребляет всего около 20% первопищи, используемой животными 2-го трофического уровня. Причина бедности бентофауны состоит в неблагоприятных условиях формирования донных отложений (Мордухай-Болтовской, 1958а; Сорокин, 1958в; Курдин и Зиминова, 1968а). При малой средней глубине водохранилища (5 м) и суровом ветровом режиме верхний слой донных отложений

постоянно взмучивается и содержащийся в нем запас органического вещества окисляется в толще воды. Неудивительно поэтому, что 75% органического вещества, подвергающегося деструкции, окисляется в толще воды бактериопланктоном и лишь 17% в грунте. В целом общая продукция первопищи (720 кал./м^2) достаточно полно используется организмами 2-го уровня (700 кал./м^2). Одна из причин этого заключается в том, что главную роль в его использовании играют микроорганизмы с простым и коротким жизненным циклом — бактерии и микропланктон (простейшие и коловратки). При этом обычному в других водоемах уходу значительной части первопищи в виде оседающего детрита в донные осадки в водохранилище препятствует многократное их взмучивание.

Планктонные простейшие являются основной частью рациона хищного зоопланктона, представленного в основном циклопами. Продукция простейших в водохранилище недоиспользуется в отличие от продукции остального зоопланктона, которая используется очень полно рыбами-планктофагами и личинками рыб. В рацион личинок многих рыб, в частности плотвы, входит также фитопланктон. Бентос тоже весьма полно используется рыбами. Более того, продукции бентоса не хватает для удовлетворения пищевых потребностей рыб-бентофагов. Этот вывод подтверждается тем, что они вынуждены дополнительно питаться фитопланктоном (плотва) и грунтом (лещ), которые составляют значительную часть их пищевого комка (Житенева, 1958). Несомненно, что в последнем случае питательным компонентом заглатываемого грунта являются бактерии и простейшие.

В рационе хищных рыб основное значение имеют личинки рыб, которые служат в водохранилище важнейшим промежуточным звеном между зоопланктоном и хищными рыбами. Они выедаются последними почти на 90%. Вторым важным источником питания хищников являются сеголетки рыб-планктофагов и взрослые планктофаги с малыми размерами тела, которые составляют более 90% их общей популяции. Пресс хищников на мирных рыб весьма значителен.

Вылов рыбы (40 000 ц) составляет около 3% ее общей продукции в водохранилище. На первый взгляд такая цифра невелика. Однако если подсчитать этот процент не от общей продукции, а от продукции рыб промысловых размеров, то он составит около 50%. Особенно велик относительный вылов бентофагов и хищных рыб. Такой значительный вылов крупных рыб угрожает состоянию всей их популяции. К тому же постоянная элиминация крупных рыб с большей продолжительностью жизни создает благоприятные условия для процветания в водоеме малоценных мелких (ерша, окуня, уклей). В связи с этим следует, вероятно, в будущем более обоснованно подходить к планированию промысла на водохранилище. Необходимо сократить вылов леща, щуки и судака и увеличить вылов планктофагов — синца и снетка.

Оценивая на основе представленной схемы потока энергии биологическую продуктивность Рыбинского водохранилища, можно сделать следующие общие выводы. Вопреки прогнозам продуктивность водохранилища после стабилизации его биологического режима оказалась невысокой. В водохранилище существуют постоянно действующие неблагоприятные факторы, снижающие его первичную продукцию и эффективность ее утилизации в пищевой цепи. Продукция фитопланктона в водохранилище ниже среднего уровня, характерного для мезотрофных водоемов. Причина низкой продукции заключается прежде всего в зарегулированности стока выпадающих основных рек (Волги и Шексны), а также в действии таких неблагоприятных факторов в самом водоеме, как высокая цветность при сильном ветровом перемешивании и обилие гумусовых веществ в воде. Оба этих постоянно действующих фактора препятствуют более полному использованию фитопланктоном световой энергии и биогенов.

К тому же значительная часть продукции фитопланктона создается в виде крупных ценобиальных форм, которые с трудом используются зоопланктоном. Поэтому продукция фитопланктона используется в значительной степени не непосредственно, а через бактериальное звено и звено простейших. Такое удлинение пищевой цепи ведет к большим потерям энергии первопищи. Существенным фактором, снижающим продуктивность водохранилища, является характерный для него режим уровня. Падение уровня в водохранилище начинается в середине лета. Такой режим препятствует зарастанию прибрежья и формированию в нем стабильных биоценозов и постоянных нерестилищ. Ввиду больших зимних сработок под оседающим на дно льдом гибнет значительное количество рыбы.

Суммарная продукция рыб составляет в водохранилище около 5% от продукции фитопланктона. Эта величина на порядок превышает подобную же величину, известную для озер, и приближается к таковой для прудов (Винберг, 1969). Однако такую разницу не следует считать следствием большей эффективности использования энергии в экосистеме водохранилища. Скорее это следствие того, что указанные расчеты рыбной продукции озер основаны на данных вылова, а не на общей продукции ихтиомассы, которая в Рыбинском водохранилище, например, почти в 30 раз превышает вылов.

Общий рацион мирных рыб составляет около 10% продукции фитопланктона, или около 6% продукции первопищи, включающей энергию аллохтонной органики. Эта величина также намного выше тех значений, которые обычно приводят для озер (1—2%). Вылов рыбы в водохранилище составляет около 0.1% от продукции первопищи. Если сравнить указанную величину с подобным соотношением в море, то можно заметить, что она превышает его в 5 раз (Винберг и Кобленц-Мипке, 1966). Тем не менее по величине годового вылова (8—10 кг/га) Рыбинское водохранилище приближается к уровню олиготрофных озер.

Материалы, приведенные в предыдущих разделах, позволяют дать краткую общую характеристику Рыбинского водохранилища, его живого населения и важнейших протекающих в нем биологических процессов. Они показывают степень и глубину изученности этого водоема и тем самым определяют направление и задачи ближайших исследований, необходимых для заполнения наиболее ощутимых пробелов в имеющихся сведениях о нем. Они позволяют также высказать некоторые общие соображения о современном уровне и методах гидробиологических исследований. Наконец, собранные воедино разносторонние сведения об одном крупном водоеме приводят к важному общему выводу, заключающемуся в том, что к настоящему времени завершен определенный этап развития гидробиологии и созданы основы для продолжения изучения жизни внутренних водоемов на новом, более высоком уровне.

Рыбинское водохранилище — искусственный водоем озерного типа, расположенный в южной подзоне тайги лесной зоны. Его конфигурация и сложный рельеф дна обусловлены тем, что его воды заполняют не только русловые и пойменные участки нескольких крупных рек, но частично также коренные склоны их долин и даже междуречья. Грунтовый комплекс водохранилища довольно пестрый и по настоящее время находится в стадии формирования. Особенности грунтов водоема определяются характером затопленных угодий и динамической активностью заполняющих его вод.

Ветровая денивеляция проявляется в Рыбинском водохранилище более резко, чем в водохранилищах речного типа. При определенных направлениях и силе ветра ветровой нагон может достигать 70, а сгон — 40 см. Интенсивность водообмена в нем в 3 раза ниже, чем в Горьковском, и в 7 раз ниже, чем в Иваньковском. Средний многолетний коэффициент водообмена Рыбинского водохранилища равен 0.52 (Гущин, 1968). В отличие от водохранилищ речного типа в Рыбинском в период отсутствия ледяного покрова на циркуляцию вод значительное влияние оказывают ветровые течения. Различия температур в водной толще и в донных отложениях в Рыбинском водохранилище выражены более резко, чем в речных. Весной при штилевой погоде в период интенсивного прогрева разница температуры воды на поверхности и у дна может достигать 10—12°, а по акватории водоема 8—10°. В слабопроточных участках температура дна и придонных слоев воды в течение зимы систематически повышается и общий теплозапас к концу ее несколько увеличивается.

В водохранилище четко выражена неоднородность водных масс. Воды Волги, Мологи, Шексны и собственно водохранилища занимают вполне определенные районы и различаются по ряду характеристик. В отдельные сезоны в нем ясно прослеживается неоднородность водной толщи и по вертикали.

По морфологическим признакам, а также по уровенному режиму, определяемому спецификой его эксплуатации в энергетических целях, Рыбинское водохранилище существенно отличается от других водоемов

вожского каскада. Протекающие в водохранилище биологические процессы слабо сказываются на концентрациях Ca^{++} , Mg^{++} , SO_4^{--} , Cl^- и $\text{K}^+ + \text{Na}^+$, а изменение содержания этих элементов зависит от поступления талых грунтовых вод или от смещения вод различного происхождения. Содержание же в воде и динамика органического вещества, углекислоты, гидрокарбонатов, кислорода и железа определяются преимущественно жизнедеятельностью организмов. Деструкционные процессы здесь преобладают над продукционными.

В 1 мл воды Рыбинского водохранилища содержится около 1.5 млн микроорганизмов, многие из которых размещаются на мельчайших органо-минеральных частицах. По акватории, как и по глубине, бактерии распределены весьма равномерно и лишь в зарослях прибрежной растительности количество их значительно больше, чем в других биотопах. Биомасса (сырой вес) бактерий колеблется в пределах 0.5—1 мг на 1 л. В илах она примерно на три порядка больше. В течение года наблюдаются два максимума их численности: весной и осенью — в период половодья, паводков и штормов — и два минимума: летом и зимой. Максимальная численность бактерий превосходит минимальную не более чем в 4 раза.

Подавляющее количество бактерий представлено олигокарбофилами и лишь 0.02% от общего числа могут развиваться на МПА.

В общей массе хемосинтезирующие микроорганизмы составляют незначительное количество, а хемосинтез не играет существенной роли в продукции органического вещества.

Время генерации бактерий чаще всего равно 17—48 час. В теплое время года они размножаются быстрее, а при температуре воды, близкой к нулю, удвоение численности бактерий может произойти лишь за 10—12 суток. В процессе жизнедеятельности бактерий трансформируется и разрушается огромное количество органических веществ автохтонного и аллохтонного происхождения, при этом образование биомассы микроорганизмов за год достигает 35 г С под 1 м². Это лишь в 1.5—2 раза меньше чистой продукции фитопланктона, а в отдельные годы эти величины совпадают.

Большая площадь и малая глубина Рыбинского водохранилища накладывают отпечаток на характер трансформации и круговорота органического вещества. В результате постоянного ветрового перемешивания, которое захватывает всю толщу воды, кислород в ней содержится почти всегда и разрушение органических веществ осуществляется преимущественно аэробными микроорганизмами. Даже в поверхностном слое ила эти процессы преобладают, и почти во всем водохранилище окислительно-восстановительный потенциал иловых отложений довольно высок ($\text{rH}_2 = -18$ — -25). Все это влияет на биологические процессы. Постоянное перемешивание воды с захватом придонных слоев и даже взмучиванием иловых отложений приводит к интенсивному «сгоранию» органического вещества в аэробных условиях, и поэтому накопление органического вещества в осадках происходит очень медленно, на большей части площади дна иловые отложения бедны и биомасса зообентоса невелика. Под действием аэробных процессов под 1 м² в воде и в поверхностном слое иловых отложений в теплый период разрушается около 150 г С органического вещества, а под действием анаэробных — около 10 г С, т. е. приблизительно 7% общего количества вещества, подвергающегося деструкции.

Средняя численность сапрофитных бактерий равна 273 в 1 мл воды. Лишь в районе г. Череповца численность бактерий, растущих на МПА достигает нескольких десятков тысяч. Здесь количество кишечных палочек в 1 л воды колеблется в пределах 20—100, а в Главном плесе от 2 до 5. Поэтому в общем вода в Рыбинском водохранилище весьма чистая. В иловых отложениях процессы сульфатредукции, образования метана,

водорода и денитрификация протекают слабо. Лишь в глубоких впадинах и в илах бывших русел рек эти процессы идут значительно активнее. В отдельных местах образование и бактериальное окисление метана настолько интенсивны, что вода лишается кислорода и возникают заморные явления. Под влиянием образующихся газов в некоторых местах водохранилища и в настоящее время еще происходит поднятие торфяных сплавин. Несмотря на то что бактериальная флора в Рыбинском водохранилище исследована более полно, чем в каком-либо другом водоеме мира, многие вопросы в этой области остаются еще открытыми.

Состав фитопланктона Рыбинского водохранилища весьма разнообразен. Он представлен 774 видами, разновидностями и формами. Фитопланктон плесов различается лишь по биомассе преобладающих форм и по набору малочисленных видов. Виды водорослей, принимающие участие в цветении по всей акватории водохранилища, одни и те же. Основными группами фитопланктона водохранилища в целом являются диатомовые и синезеленые, причем в среднем биомасса первых за вегетационный период всегда больше, чем вторых.

По биомассе фитопланктона ($3-5 \text{ г/м}^3$ в среднем за вегетацию) водохранилище принадлежит к водоемам мезотрофного типа. В наиболее продуктивных участках, расположенных в зоне смещения водных масс различного происхождения (устья подпертых рек, пограничные районы между Главным и другими плесами), биомасса фитопланктона может достигать $20-30 \text{ г/м}^3$.

В результате интенсивного ветрового перемешивания расслоение в одной толще мало устойчиво, а правильное чередование периодов стагнации и циркуляции в водохранилище отсутствует, что отражается на вертикальном распределении фитопланктона и его продуктивности. Не способствует увеличению биомассы фитопланктона и бедность биогенными элементами подзолистых и заболоченных почв бассейна Рыбинского водохранилища. В связи с этим продуктивность его фитопланктона значительно ниже, чем в остальных водохранилищах волжского каскада. Почти все виды водорослей Рыбинского водохранилища характерны для чистых водоемов.

Растительный покров Рыбинского водохранилища очень беден. Большая часть его литоральной зоны подвержена действию прибой и лишена растительности. Основные площади сообществ макрофитов сосредоточены в речных участках и в заливах. Ввиду слабого зарастания низка и общая годовая продукция высшей водной растительности. В пересчете на все водохранилище она равна 8 г на 1 м^2 , или 1.3 г на 1 литр за год.

Однако растительность водохранилища очень специфична. Ее формирование происходит медленно и протекает в направлении от сообществ гидрофильного типа к амфибийным. Очень своеобразны структура и флористический состав ассоциаций. Для большинства их характерно господство двух-трех видов, резко различающихся по своему отношению к водной среде. Монодоминантные ассоциации, характерные для других водохранилищ Верхней Волги, на Рыбинском не встречаются. Большие площади мелководий заняты растительным покровом зарослевого характера со случайным мозаичным сложением травостоя. Особенно большие участки прибрежий заняты такими зарослями в годы низкого уровня. Нормальное поясное распределение растительности нарушено. Обычно можно различать два пояса: крупноосочники с ивняками и сообщества земноводных растений. Наиболее типичные виды — полевика побегообразующая, рдест разнолистный, горец земноводный и жерушник земноводный. Все эти виды в том или ином обилии постоянно входят в состав большинства растительных ассоциаций, так как они наиболее приспособлены к резким колебаниям уровня.

Зоопланктон водохранилища также может быть в целом охарактеризован как озерный. По видовому составу он близок к зоопланктону водохранилищ Верхней и Средней Волги и богаче некоторых озер умеренных широт. Однако количественно он беден. Его средняя биомасса (0.4 г/м^3) и сравнительно низкая продукция показывают, что Рыбинское водохранилище по зоопланктону занимает промежуточное положение между олиготрофными и мезотрофными водоемами. Интенсивное ветровое перемешивание его вод приводит к тому, что вертикальные миграции планктонных животных не столь четки, как в водоемах с хорошо выраженной стратификацией. Основу весеннего планктона составляют несколько видов циклопов. Летний планктон более разнообразен и состоит из нескольких видов колесников, мирных и хищных ветвистоусых и некоторых веслоногих рачков. При достаточной изученности руководящих форм зоопланктона в трофических цепях единственным слабо исследованным звеном второго уровня трофических взаимоотношений остаются инфузории. Предварительные данные показывают, что они в некоторые периоды года размножаются в водохранилище в огромном количестве и поглощают до 30% бактериального корма, а сами служат пищей для других организмов.

По составу донной фауны Рыбинское водохранилище близко к другим водохранилищам бассейна Волги, а по характеру распределения — к озерам средней полосы. Его глубокие и сильно заиленные участки заселены олигохетами-тубифицидами, мелководные слабо заиленные — личинками хирономид. По биомассе бентоса ($2\text{—}7 \text{ г/м}^2$) Рыбинское водохранилище следует поставить в ряд с малопродуктивными олиготрофными озерами.

Важной особенностью, отличающей Рыбинское водохранилище от многих других искусственных и естественных водоемов, следует считать исключительную бедность донными беспозвоночными его обширной центральной площади, занятой слабо заиленными затопленными почвами и песками.

По рыбохозяйственной классификации П. А. Дрягина (1961) Рыбинское водохранилище относится к категории лещево-судачьих водоемов. В последние годы вследствие сокращения площадей нерестилищ ухудшаются условия воспроизводства фитофильных рыб — карповых и окуневых. Запасы крупных особей ценных промысловых видов в настоящее время значительно меньше, чем в предыдущее десятилетие, — происходит омоложение стад. Снизилась общая численность популяций леща, судака, щуки, синца, язя и окуня. Стабилизировалась, пока еще на сравнительно высоком уровне, численность плотвы, снетка, уклей и ряпушки. В ряду верхневолжских водохранилищ Рыбинское обладает наиболее многочисленной популяцией налима, хотя запасы этого вида в настоящее время также уменьшились в результате чрезмерного вылова и ухудшения условий развития молоди.

Ежегодные флюктуации численности популяций рыб подчиняются общим закономерностям, установленным для искусственных водоемов с колеблющимся уровнем. Общим для мелководных водоемов озерного типа закономерностям подчинены поведение и ритмика активности мигрирующих рыб. Специфично только распределение рыб, обусловленное характерным для Рыбинского водохранилища взаиморасположением участков их нагула, зимовки, размножения и комплексом физико-химических особенностей каждого местообитания.

Закономерности формирования паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища сходны с наблюдаемыми на других водохранилищах, созданных на равнинных реках европейской части СССР. Видовой состав паразитов рыб водохранилища почти такой же, как и в исходных водоемах. Основные изменения произошли лишь в численности отдельных их видов.

Паразиты, развивающиеся без промежуточных хозяев, — простейшие, моногенетические сосальщики и паразитические ракообразные — нашли в водохранилище благоприятные условия существования (замкнутый водоем со слабой проточностью) и быстро размножились. Число видов паразитических простейших увеличилось с 10 в 1942 г. до 25. Моногенетические сосальщики насчитывают 54 вида. Паразитические ракообразные представлены 7 видами, которые поражают почти все виды рыб.

Численность паразитов, развивающихся со сменой хозяев, в первые годы существования водохранилища резко уменьшилась, а затем стала возрастать вместе с ростом количества их промежуточных хозяев и в настоящее время зараженность рыб стала большей, чем была в исходных водоемах. Можно считать, что уже к 1957—1958 гг. паразитофауна рыб водохранилища сложилась полностью.

Изучение различных трофических уровней дает возможность подойти к расчету энергетического баланса Рыбинского водохранилища.

Фитопланктон использует от 0.2 до 0.5% световой энергии, воспринимаемой поверхностью водоема.

Общая сумма фотосинтетической продукции водохранилища в годовом цикле выражается величиной 500 кал. на 1 м² его площади. Продукция бактериальной биомассы соответствует 350 кал./м², причем 260 кал./м² создается за счет аллохтонного органического вещества, т. е. за счет энергии, поступившей извне уже в связанном виде, и должна быть отнесена к первому трофическому уровню. Лишь 90 кал./м² бактериальной биомассы продуцируется за счет разрушения планктона, т. е. относится ко второму трофическому уровню. Таким образом, общая сумма продукции первопищи, произошедшей за счет внешних источников энергии, равна 760 кал./м². В целом продукция первопищи достаточно полно используется организмами второго уровня. Это обусловлено тем, что консументы (бактерии и микропланктон — простейшие и коловратки, которые составляют основной рацион хищного зоопланктона) имеют короткий жизненный цикл.

Продукция зоопланктона в сумме равна 85 кал./м². Она очень полно используется рыбами-планктофагами и личинками рыб. Так же полно используется рыбами бентос. В рационе хищных рыб основное значение имеют личинки рыб, которые служат промежуточным звеном между зоопланктоном и хищными рыбами. Общий рацион мирных рыб составляет около 10% продукции фитопланктона или 6% от первопищи, а вылов рыбы составляет около 0.1% от продукции первопищи.

Учитывая все звенья пищевой цепи, можно прийти к заключению, что в Рыбинском водохранилище имеются определенные признаки перелома. Нормально процент вылова не должен превышать 0.05—0.07% продукции первопищи.

Количественный анализ всех звеньев трофической цепи приводит к выводу, что низкая продуктивность Рыбинского водохранилища обусловлена факторами, общими для равнинных водохранилищ таежной зоны, тем более включенных в единый каскад. Отсюда следует, что проведение фундаментальных мероприятий по повышению продуктивности его основной акватории не только крайне трудно осуществимо, но и вряд ли целесообразно.

Рыбинское водохранилище, созданное в целях производства электроэнергии и для улучшения судоходства, при современных обстоятельствах имеет первостепенное значение, как источник чистой воды. Поэтому в отношении рыбохозяйственной мелиорации можно рекомендовать лишь частные мероприятия по рационализации и регламентированию промысла, по улучшению нерестилищ, строительству прудовых и нерестово-выростных хозяйств в прибрежной зоне водохранилища. Эти мероприятия дадут

реальный эффект и не создадут условий для слишком сильного эвтрофирования воды.

Итоги исследований, проведенных на Рыбинском водохранилище, приводят к следующим выводам. До настоящего времени водоем рассматривался как замкнутая экосистема. Такой взгляд в применении к данному конкретному водоему оказался несостоятельным. Если исходить из положения, что каждое последующее звено системы должно иметь запас энергии, не превышающий 25% предыдущего, то оно не увязывается с фактами уже на первом этапе: фитопланктон — бактерии.

Из этого следует, что водохранилище представляет собой открытую экосистему, поглощающую энергию не только солнечной радиации, но также поступающую извне с водой в виде готового органического вещества. По-новому решается и вопрос об отнесении различных организмов к трофическим уровням в Рыбинском водохранилище. К первому трофическому уровню следует отнести примерно три четверти продукции всех бактерий, полученной за счет использования поступившего извне органического вещества. Лишь одна четверть продукции бактерий может быть отнесена ко второму трофическому уровню. Значительную часть хищных планктонных ракообразных следует относить к третьему трофическому уровню. Становится ясной огромная роль инфузорий в цепи трофических взаимоотношений.

Таким образом, возникает ряд новых вопросов, требующих решения на новом этапе развития гидробиологии. Разностороннее изучение Рыбинского водохранилища с попыткой расчета энергетического баланса выявило малоизученные звенья в общей цепи взаимоотношений водных организмов.

В качестве первоочередных вопросов дальнейшего изучения Рыбинского водохранилища намечаются следующие.

Изучение постоянных ветровых циркуляционных течений, интенсивности и характера осадконакопления и обмена химическими ингредиентами между водой и илом.

Изучение видового состава и физиологии бактерий, особенно тех, которые не растут на обычных средах и выявляются лишь путем применения электронной микроскопии, но по-видимому играют основную роль в продукционном процессе.

Выявление видового состава и продукционного значения микрофитопланктона. Изучение жизненных циклов, экологии и физиологии руководящих видов фитопланктона и его взаимоотношений с бактериальным населением водохранилища. Изучение экологии и физиологии доминирующих видов высшей водной растительности.

В свете представления о водохранилище как об открытой экосистеме требуется внести существенные поправки в оценку значения второго и третьего уровней трофических связей в водоеме. Для этого требуется: уточнить видовой состав, продукцию и циклы развития простейших; более подробно исследовать биоценозы водных беспозвоночных не только в пелагической части водохранилища, но также в прибрежье и на мелководьях; обратить особое внимание на природу и механизм дифференциации популяций рыб на биологические группировки и на их поведение в естественной обстановке. В качестве обязательной предпосылки проведения этих исследований необходимо значительно улучшить методику количественного учета водной фауны.

Из приведенных в соответствующих разделах книги материалов явствует, что Рыбинское водохранилище можно рассматривать, как огромное очистительное сооружение. Загрязнение воды в настоящее время локализовано в районе сброса сточных вод Череповца, Попехонья-Володарска и других городов и поселков береговой зоны. За период с 1951 г. заметных

загрязнений в открытой части водохранилища не отмечалось. Естественное самоочищение воды от бытовых и промышленных загрязнений служит мощным фактором улучшения ее качества, тем более что менее стойкая часть природных органических веществ разрушается в водохранилище в летний период примерно за 7—10 дней. Потребность в чистой воде велика уже в настоящее время и непрерывно возрастает. С этой точки зрения Рыбинское водохранилище, имеющее годовой запас воды 25.4 км³, представляет исключительную ценность. Поэтому совершенно недопустимо дальнейшее сооружение в примыкающих к нему районах заводов химической промышленности, и других промышленных объектов, сбрасывающих токсические вещества. А уже существующие, как например Череповецкий металлургический завод, должны обратить самое серьезное внимание на всемерное улучшение конструкции и работы новых очистных сооружений.

Таким образом, при планировании любых хозяйственных мероприятий на Рыбинском водохранилище и в его окрестностях необходимо не упускать из вида, что наиболее перспективно его использование в качестве мощного источника питьевого водоснабжения.

СПИСКИ ВИДОВ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

ВОДОРΟΣЛИ

СУАНОРНУТА

- Synechocystis endobiotica* Elenk. et Hollerb., 1¹
Dactylococcopsis acicularis Lemm., 1
D. irregularis G. M. Smith, 1
D. raphidioides Hansg. f. *raphidioides*, 1
D. raphidioides f. *falciformis* Printz, 1
Holopedia geminata Lagerh., 1
Merismopedia minima G. Beck, 2
M. tenuissima Lemm., 2
M. glauca (Ehr.) Näg. f. *glauca*, 1
M. elegans A. Br., 1
Pseudoholopedia convoluta (Bréb.) Elenk., 2
Microcystis aeruginosa Kütz. emend. Elenk. f. *aeruginosa*, 6
M. aeruginosa f. *flos-aquae* (Wittr.) Elenk., 5
M. aeruginosa f. *pseudofilamentosa* (Grow) Elenk., 2
M. aeruginosa f. *sphaerodictyoides* Elenk., 4
M. aeruginosa f. *protocystis* (Crow) Elenk., 2
M. aeruginosa f. *viridis* (A. Br.) Elenk., 5
M. aeruginosa f. *marginata* (Menegh.) Kütz., 2
M. pulvereae (Wood) Forti emend. Elenk. f. *pulvereae*, 5
M. pulvereae f. *incerta* (Lemm.) Elenk., 4
M. pulvereae f. *racemiformis* (Nyg.) Hollerb., 1
M. pulvereae f. *delicatissima* (W. et G. West) Elenk., 2
M. pulvereae f. *elachista* (W. et G. West) Elenk., 3
M. pulvereae f. *conferta* (W. et G. West) Elenk., 2
M. pulvereae f. *planctonica* (G. M. Smith) Elenk., 2
M. pulvereae f. *holsatica* (Lemm.) Elenk., 2
M. pulvereae f. *minor* (Lemm.) Hollerb., 2
M. pulvereae f. *stagnalis* (Lemm.) Elenk., 2
M. pulvereae f. *prasina* (Wittr.) Hollerb., 2
M. grevillei (Hass.) Elenk. f. *grevillei*, 2
M. grevillei f. *pulchra* (Kütz.) Elenk., 1
M. grevillei f. *rivularis* (Hass.) Elenk., 1
M. endophytica (G. M. Smith) Elenk., 2
Aphanothece stagnina (Spreng.) B.-Peters. et Geitl. f. *stagnina*, 2
A. elabens (Bréb.) Elenk., 2
A. clathrata W. et G. West f. *clathrata*, 3
A. clathrata f. *brevis* (Bachm.) Elenk., 5
A. microscopica Näg., 2
A. saxicola Näg. f. *saxicola*, 1
A. saxicola f. *endophytica* (W. et G. West) Elenk., 1
A. saxicola f. *minutissima* (W. West) Elenk., 1
Gloeocapsa turgida (Kütz.) Hollerb. f. *turgida*, 3
G. turgida f. *mipitanensis* (Wolosz.) Hollerb., 1
G. minuta (Kütz.) Hollerb. f. *minuta*, 2
G. minuta f. *consociato-dispersa* (Elenk.) Hollerb., 1
G. limnetica (Lemm.) Hollerb. f. *limnetica*, 3
G. limnetica f. *distans* (G. M. Smith) Hollerb., 1
G. minor (Kütz.) Hollerb. f. *minor*, 3
G. minor f. *dispersa* (Keissl.) Hollerb., 1
G. minima (Keissl.) Hollerb., 2
G. vacuolata (Skuja) Hollerb., 2
Eucapsis alpina Clem. et Shantz f. *alpina*, 2
E. alpina f. *major* V. Poljansk., 1
Coelosphaerium dubium Grun., 5
C. kuetzingianum Näg. f. *kuetzingianum*, 4
C. kuetzingianum f. *aerugineum* (Lemm.) Elenk. et Woronich., 1
C. pusillum van Goor, 1
C. natans Lemm., 1
C. minutissimum Lemm., 1
Gomphosphaeria aponina Kütz. f. *aponina*, 2
G. aponina f. *delicatula* (Vir.) Elenk., 1
G. lacustris Chod. f. *lacustris*, 3
G. lacustris f. *compacta* (Lemm.) Elenk., 3
Snowella rosea (Snow.) Elenk., 1

¹ Цифра после названия таксона показывает его обилие: 1 — от 1 до 10 тыс., 2 — от 10 до 100 тыс., 3 — от 100 тыс. до 1 млн, 4 — от 1 до 10 млн, 5 — от 10 до 100 млн, 6 — 100 и более млн клеток в 1 л.

Woronichinia naegeliana (Ung.) Elenk., 5
Sphaeronostoc kihlmani (Lemm.) Elenk., 1
S. coeruleum (Lyngb.) Elenk., 1
Stratonostoc linckia f. *rivulare* (Kütz.) Elenk., 1
Anabaena contorta Bachm., 1
A. variabilis Kütz., 3
A. macrospora Kleb. f. *macrospora*, 1
A. macrospora f. *robusta* (Lemm.) Elenk., 2
A. spiroides Kleb. f. *spiroides*, 4
A. spiroides f. *contracta* (Kleb.) Elenk., 1
A. spiroides f. *meyeriana* (Meyer) Elenk., 3
A. spiroides f. *crassa* (Lemm.) Elenk., 2
A. spiroides f. *woronichiniana* Elenk., 1
A. scheremetievi Elenk., 4
A. scheremetievi f. *rotundospora* Elenk., 2
A. scheremetievi f. *ovalispora* Elenk., 2
A. scheremetievi f. *macrosporoides* (Troitzk.) Elenk., 2
A. scheremetievi f. *ovospora* (Kissel.) Elenk., 2
A. planctonica Brunth., 2
A. augstumalis f. *incrassata* (Nyg.) Elenk., 1
A. solitaria Kleb., 2
A. circinalis (Kütz.) Hansg., 3
A. flos-aquae (Lyngb.) Bréb. f. *flos-aquae*, 3
A. flos-aquae f. *intermedia* (Woronich.) Elenk., 1
A. flos-aquae f. *spiroides* (Woronich.) Elenk., 2
A. hassalii (Kütz.) Wittr. f. *hassalii*, 2
A. hassalii f. *minor* V. Poljansk., 2
A. hassalii f. *macrospora* (Wittr.) Elenk., 2
A. oscillarioides Bory f. *oscillarioides*, 1
A. lemmermannii P. Richt., 5
Cylindrospermum stagnale (Kütz.) Born. et Flah., 1

Aphantzomenon flos-aquae (L.) Ralfs l. *flos-aquae*, 6
A. flos-aquae f. *klebahnii* Elenk., 1
A. flos-aquae f. *gracile* (Lemm.) Elenk., 2
A. issatschenkoi (Usacz.) Pr.-Lavr., 1
Nodularia spumigena Mert., 1
Gloeotrichia echinulata (J. S. Smith) P. Richt., 3
G. natans (Hedw.) Rabenh., 1
Pseudanabaena galeata Böcher f. *galeata*, 3
P. galeata f. *tenuis* (Böcher) V. Poljansk., 1
P. catenata Lauterb., 1
Oscillatoria sancta (Kütz.) Gom., 2
O. limosa Ag., 3
O. princeps Vauch., 1
O. lacustris (Kleb.) Geitl., 2
O. mougeotii (Kütz.) Forti f. *mougeotii*, 2
O. mougeotii f. *major* Elenk., 1
O. tenuis Ag. f. *tenuis*, 2
O. ingraca Woronich., 1
O. chalybea (Mert.) Gom. f. *chalybea*, 1
O. chalybea f. *conoidea* V. Poljansk., 1
O. terebriformis (Ag.) Elenk., 1
O. agardhii Gom. f. *agardhii*, 5
O. agardhii f. *wislouchii* Elenk., 2
O. agardhii f. *aequicrassa* Elenk., 2
O. agardhii f. *lemmermannii* Elenk., 2
O. brevis (Kütz.) Gom., 1
Phormidium mucicola Hub.-Pest. et Naum., 4
P. molle (Kütz.) Gom. f. *molle*, 2
P. tenue (Menegh.) Gom., 2
Lyngbya limnetica Lemm., 3
L. hieronymusii Lemm., 1
L. endophytica Elenk. et Hollerb., 1
L. aestuarii (Mert.) Liebm., 1
L. aerugineo-coerulea (Kütz.) Gom., 1

CHRYSTOPHYTA

Chromulina rosanoffii (Woronin) Bütschli, 2
C. ovalis Klebs, 2
Chrysococcus punctiformis Pasch., 2
C. rufescens Klebs var. *rufescens*, 3
C. biporus Skuja, 3
C. triporus Matv., 1
C. cordiformis Naum., 1
C. klebsianus Pasch., 1
Stenokalix monilifera Schmid, 1
S. inconstans Schmid, 1
S. laticollis Conr., 1
S. cylindrica Schmid, 1
S. densata Schmid, 1
Kephyrion rubri-claustri Conr., 1
K. mastigophorum Schmid, 1
K. francevi Guseva, 1
K. mosquense Guseva, 1
K. spirale (Lack.) Conr., 1
K. littorale Lund, 2
K. campanulaeforme Khmel., 1
Microglana punctifera (Müll.) Ehr., 1
Mallomonas akrokomos Rutt. var. *akrokomos*, 2
M. denticulata Matv., 2
M. coronifera Matv., 2
M. producta Iwan., 2
M. caudata Iwan., 3
M. acaroides Perty var. *acaroides*, 2
M. tonsurata Teil. var. *tonsurata*, 2

M. tonsurata var. *alpina* (Pasch. et Rutt.) Krieg., 3
M. longiseta Lemm., 1
M. bolochonzewii Woronich., 1
M. coronata Boloch. var. *coronata*, 2
M. coronata var. *pulchella* I. Kiss., 1
M. punctifera Korsch., 2
M. teilingii Conr., 2
M. fastigata Zach. var. *fastigata*, 2
M. fastigata var. *macrolepis* Conr., 1
M. dubia (Seligo) Lemm., 1
M. elegans Lemm., 1
Uroglena volvox Ehr., 2
Uroglenopsis americana (Calk.) Lemm., 2
U. apiculata Reverd., 1
Dinobryon spirale Iwan., 1
D. suecicum Lemm. var. *suecicum*, 1
D. sertularia Ehr. var. *sertularia*, 2
D. cylindricum Imhof var. *cylindricum*, 1
D. cylindricum var. *alpinum* (Imhof) Bachm., 1
D. sociale Ehr. var. *sociale*, 1
D. sociale var. *americanum* (Brunth.) Bachm., 2
D. sociale var. *stipitatum* (Stein) Lemm., 2
D. bavaricum Imhof var. *bavaricum*, 3
D. bavaricum var. *medium* (Lemm.) Krieg., 1
D. pediforme (Lemm.) Steinecke, 1

Dinobryon divergens Imhof var. *divergens*, 3
D. divergens var. *angulatum* (Sel.)
 Brunth., 1
Pseudokephyrion entzii Conr., 1
P. pilidium Schill., 1
P. schilleri Conr., 1
P. conicum (Schill.) Schmid, 1
P. minutissimum Conr., 1
Hyalobryon ramosum Laut., 1

Synura sphagnicola Korsch., 2
S. adamsii G. M. Smith, 1
S. splendida Korsch., 1
S. uvella Ehr., 1
S. spinosa Korsch., 2
S. echinulata Korsch., 2
S. petersenii Korsch. var. *petersenii*, 3
S. petersenii var. *glabra* (Korsch.) Hub.-
 Pest., 2
Chrysosphaerella longispina Laut., 1

BACILLARIOPHYTA

Melosira varians Ag., 4
M. islandica O. Müll. subsp. *islandica*, 5
M. islandica subsp. *helvetica* O. Müll., 2
M. distans (Ehr.) Kütz. var. *distans*, 2
M. distans var. *alpigena* Grun., 3
M. granulata (Ehr.) Ralfs var. *granulata*
 f. *granulata*, 4
M. granulata var. *granulata* f. *curvata*
 (Grun.) Hust., 1
M. granulata var. *angustissima* (O. Müll.)
 Hust. f. *angustissima*, 5
M. granulata var. *angustissima* f. *curvata*
 O. Müll., 1
M. granulata var. *muzzanensis* (Meist.)
 Hust., 1
M. italica (Ehr.) Kütz. var. *italica* f.
italica, 5
M. italica var. *italica* f. *curvata* Pant., 1
M. italica var. *tenuissima* (Grun.) O. Müll., 2
M. italica var. *valida* (Grun.) Hust., 1
M. italica subsp. *subarctica* O. Müll.
 f. *subarctica*, 5
M. italica subsp. *subarctica* f. *curvata*
 Hust., 1
M. ambigua (Grun.) O. Müll., 4
Cyclotella kuetzingiana Thw. var. *kuetzingi-*
ana, 2
C. meneghiniana Kütz., 2
C. operculata (Ag.) Kütz., 1
C. comta (Ehr.) Kütz. var. *comta*, 2
C. comta var. *radiosa* Grun., 1
Stephanodiscus dibius (Fricke) Hust., 1
S. astraea (Ehr.) Grun. var. *astraea*, 2
S. astraea var. *minutulus* (Kütz.) Grun., 1
S. astraea var. *intermedius* Fricke, 1
S. hantzschii Grun. var. *hantzschii*, 1
S. hantzschii var. *pusillus* Grun., 5
S. subtilis (V. Goor) A. Cl., 2
S. binderanus (Kütz.) Krieg., 5
S. tenuis Hust., 1
S. alpinus Hust., 1
Coscinodiscus lacustris Grun. var. *lacustris*, 1
Rhizosolenia longiseta Zach., 1
Rh. eriensis H. L. Sm. var. *eriensis*, 2
Attheya zachariasii Brun, 2
Tabellaria fenestrata (Lyngb.) Kütz. var.
fenestrata, 1
T. fenestrata var. *intermedia* Grun., 1
T. fenestrata var. *genticulata* Cl., 1
T. fenestrata var. *asterionelloides* Grun., 4
T. flocculosa (Roth.) Kütz., 3
Meridion circulare (Grev.) Ag. var. *cir-*
culare, 1
M. circulare var. *constrictum* (Ralfs) V. H., 1
Diatoma vulgare Bory var. *vulgare*, 2
D. vulgare var. *ovale* (Fricke) Hust., 2
D. vulgare var. *breve* Grun., 1

D. vulgare var. *lineare* V. H., 1
D. vulgare var. *grande* (W. Sm.) Grun., 1
D. elongatum (Lyngb.) Ag. var. *elongatum*, 4
D. elongatum var. *tenu* (Ag.) V. H., 1
D. anceps (Ehr.) Kirchn. var. *anceps*, 1
Opephora martyi Herib. var. *martyi*, 1
Fragilaria crotonensis Kitt., 4
F. capucina Desm. var. *capucina*, 3
F. capucina var. *lanceolata* Grun., 1
F. capucina var. *mesolepta* Rabenh., 2
F. intermedia Grun. var. *intermedia*, 1
F. virescens Ralfs, 1
F. constricta f. *trinodis* (Hust.) Pr.-Lavr., 1
F. leptostauron (Ehr.) Hust. var. *leptostau-*
ron, 1
F. leptostauron var. *rhomoides* Grun., 1
F. inflata (Heid.) Hust. var. *inflata*, 1
F. inflata var. *istvanfyi* (Pant.) Hust., 1
F. construens (Ehr.) Grun. var. *construens*, 2
F. construens var. *venter* (Ehr.) Grun., 1
F. construens var. *subsalina* Hust., 1
F. construens var. *binodis* (Ehr.) Grun., 1
F. construens var. *triundulata* Reich., 2
F. pinnata Ehr. var. *pinnata*, 1
F. pinnata var. *lancectula* (Schum.) Hust., 1
F. brevistriata Grun. var. *brevistriata*, 1
Ceratoneis arcus (Ehr.) Kütz., 1
Synedra actinastroides Lemm., 1
S. utermoeihlii Hust., 1
S. pulchella (Ralfs) Kütz., 1
S. vaucheriae Kütz. var. *vaucheriae*, 2
S. vaucheriae var. *capitellata* Grun., 2
S. vaucheriae var. *truncata* (Greg.) Grun., 1
S. ulna (Nitzsch) Ehr. var. *ulna*, 3
S. ulna var. *aequalis* (Kütz.) Hust., 1
S. ulna var. *amphirhynchus* (Ehr.) Grun., 1
S. ulna var. *danica* Kütz., 3
S. ulna var. *spathulifera* Grun., 1
S. capitata Ehr., 1
S. acus Kütz. var. *acus*, 2
S. acus var. *radians* Kütz., 2
S. acus var. *angustissima* Grun., 3
S. parasitica (W. Sm.) Hust. var. *para-*
sitica, 1
S. parasitica var. *subconstricta* Grun., 1
S. rumpens Kütz. var. *rumpens*, 1
S. rumpens var. *meneghiniana* Grun., 1
S. rumpens var. *familiaris* (Kütz.) Grun., 1
S. rumpens var. *fragilarioides* Grun., 1
S. rumpens var. *scotica* Grun., 1
Asterionella formosa Hass. var. *formosa*, 5
A. formosa var. *acaroides* Lemm., 1
A. gracillima (Hantzsch) Heib., 2
Eunotia lunaris (Ehr.) Grun. var. *luna-*
ris, 2
E. lunaris var. *subarcuata* (Näg.) Grun., 1
E. lunaris var. *capitata* Grun., 1

- E. unotia fallax* A. Cl. var. *fallax*, 2
E. fallax var. *gracillima* Krasske, 2
E. gracilis (Ehr.) Rabenh., 2
E. pectinalis (Dillw.? Kütz.) Rabenh. var. *pectinalis*, 1
E. pectinalis var. *minor* (Kütz.) Rabenh., 1
E. parallela Ehr., 2
E. veneris (Kütz.) O. Müll., 2
E. praerupta Ehr. var. *praerupta*, 2
E. arcus Ehr., 1
E. diodon Ehr., 2
E. formica Ehr., 2
E. monodon Ehr. var. *monodon*, 1
E. monodon var. *major* (W. Sm.) Hust., 1
Cocconeis placentula Ehr. var. *placentula*, 1
C. placentula var. *euglypta* (Ehr.) Cl., 4
C. disculus var. *diminuta* (Pant.) Sheshukova, 1
Achnanthes minutissima Kütz. var. *minutissima*, 1
A. affinis Grun., 2
A. hungarica Grun., 2
A. exigua Grun., 2
A. clevei Grun., 2
A. kryophila Boye P., 1
A. lanceolata (Bréb.) Grun. f. *lanceolata*, 3
A. lanceolata f. *ventricosa* Hust., 2
A. lanceolata f. *capitata* O. Müll., 2
A. lanceolata var. *rostrata* (Östr.) Hust., 2
A. lanceolata var. *elliptica* Cl., 1
Rhoicosphenia curvata (Kütz.) Grun., 1
Amphipleura pellucida Kütz., 2
Staurois phoenicenteron Ehr. f. *phoenicenteron*, 1
S. phoenicenteron f. *gracilis* (Dipp.) Hust., 1
S. anceps Ehr. f. *anceps*, 1
S. legumen Ehr. f. *legumen*, 1
S. smithii Grun. var. *smithii*, 1
Navicula cuspidata Kütz. var. *cuspidata*, 1
N. pupula Kütz. var. *pupula*, 1
N. pupula var. *capitata* Hust., 1
N. pupula var. *rostrata* Hust., 1
N. cryptocephala Kütz. var. *cryptocephala*, 3
N. cryptocephala var. *intermedia* Grun., 2
N. cryptocephala var. *lata* Poretzky et Anissim., 1
N. cryptocephala var. *veneta* (Kütz.) Grun., 1
N. rhynchocephala Kütz. var. *rhynchocephala*, 1
N. viridula Kütz. var. *viridula*, 1
N. hungarica Grun. var. *hungarica*, 1
N. hungarica var. *capitata* Cl., 1
N. cineta (Ehr.) Kütz., 1
N. cari Ehr., 1
N. radiosa Kütz. var. *radiosa*, 2
N. radiosa var. *tenella* (Bréb.) Grun., 1
N. peregrina (Ehr.) Kütz. var. *peregrina*, 1
N. menisculus Schum., 1
N. tuscula (Ehr.) Grun. f. *tuscula*, 1
N. anglica var. *subsalsa* Grun., 1
N. placentula (Ehr.) Grun. f. *placentula*, 1
N. gastrum Ehr. var. *gastrum*, 1
N. exigua (Greg.) O. Müll. var. *exigua*, 1
N. exigua var. *elliptica* Hust., 1
N. lacustris Greg. var. *lacustris*, 1
N. lacustris var. *apiculata* Östr., 1
N. scutelloides W. Sm. var. *scutelloides*, 1
Pinnularia gracillima Greg., 1
P. sublinearis Grun., 1
P. fasciata (Lagerst.) Hust., 1
P. subcapitata Greg. var. *subcapitata*, 1
P. mesolepta (Ehr.) W. Sm. f. *mesolepta*, 1
P. borealis Ehr., 1
P. gibba Ehr. var. *gibba*, 1
P. rangoonensis Grun., 1
P. viridis (Nitzsch) Ehr. var. *viridis*, 1
P. nobilis Ehr., 1
Neidium iridis (Ehr.) Cl. var. *iridis*, 1
Caloneis silicula (Ehr.) Cl. var. *silicula*, 1
Gyrosigma acuminatum (Kütz.) Rabenh. var. *acuminatum*, 2
G. acuminatum var. *lacustre* Meist., 2
G. acuminatum var. *gallicum* Grun., 1
G. acuminatum var. *curtum* Grun., 1
G. kuetzingii (Grun.) Cl., 1
G. attenuatum (Kütz.) Rabenh., 2
Amphiprora paludosa W. Sm. var. *paludosa*, 1
A. ornata Bail., 2
Amphora ovalis Kütz. var. *ovalis*, 1
A. ovalis var. *libyca* Ehr., 1
A. ovalis var. *pediculus* Kütz., 1
A. perpusilla Grun., 1
Cymbella prostrata (Berk.) Cl., 1
C. turgida (Greg.) Cl., 2
C. ventricosa Kütz. var. *ventricosa*, 3
C. ventricosa var. *ovata* Grun., 1
C. ventricosa var. *silesiaca* (Bleisch) A. Cl., 2
C. gracilis (Rabenh.) Cl., 1
C. tumidula Grun. var. *tumidula*, 1
C. cymbiformis (Kütz.) V. H., 1
C. cistula (Hemp.) Grun. var. *cistula*, 2
C. lanceolata (Ehr.) V. H. var. *lanceolata*, 1
C. tumida (Bréb.) V. H. var. *tumida*, 1
Gomphonema acuminatum Ehr. var. *acuminatum*, 2
G. acuminatum var. *coronatum* (Ehr.) W. Sm., 2
G. acuminatum var. *brebissonii* (Kütz.) Cl., 2
G. augur Ehr. var. *augur*, 2
G. parvulum (Kütz.) Grun. var. *parvulum*, 2
G. parvulum var. *subellipticum* Cl., 1
G. parvulum var. *micropus* (Kütz.) Cl., 1
G. constrictum Ehr. var. *constrictum*, 3
G. constrictum var. *capitatum* (Ehr.) Cl. f. *capitatum*, 2
G. olivaceum (Lyngh.) Kütz. var. *olivaceum*, 2
G. olivaceum var. *calcareum* Cl., 1
Epithemia zebra (Ehr.) Kütz. var. *zebra*, 1
E. zebra var. *sazonica* (Kütz.) Grun., 1
E. zebra var. *porcellus* (Kütz.) Grun., 1
E. turgida (Ehr.) Kütz. var. *turgida*, 1
E. turgida var. *capitata* Fricke, 1
E. sorex Kütz. var. *sorex*, 1
E. sorex var. *gracilis* Hust., 1
Rhopalodia gibba (Ehr.) O. Müll. var. *gibba*, 1
R. gibba var. *ventricosa* (Ehr.) Grun., 1
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun. f. *amphioxys*, 1
H. amphioxys f. *capitata* O. Müll., 1
H. amphioxys var. *vivax* (Hantzsch) Grun., 1
Bacillaria paradoxa Gmelin, 1
Nitzschia angustata (W. Sm.) Grun. var. *angustata*, 1
N. linearis W. Sm. var. *linearis*, 1

Nitzschia heufleriana Grun. var. *heufleriana*, 1
N. frustulum (Kütz.) Grun. var. *frustulum*, 1
N. frustulum var. *subsalina* Hust., 1
N. romana Grun., 1
N. fonticola Grun. var. *fonticola*, 1
N. palea (Kütz.) W. Sm. var. *palea*, 2
N. palea var. *capitata* Wisl. et Poretzky, 1
N. paleacea Grun., 1
N. holsatica Hust., 3
N. gracilis Hantzsch var. *gracilis*, 2
N. sigmoidea (Ehr.) W. Sm. var. *sigmoidea*, 3
N. vermicularis (Kütz.) Grun., 2
N. sigma (Kütz.) W. Sm. var. *sigma*, 1
N. acicularis W. Sm. var. *acicularis*, 3
Cymatopleura solea (Breb.) W. Sm. var. *solea*, 2
C. solea var. *gracilis* Grun., 1
C. solea var. *regula* (Ehr.) Grun., 1

XANTHOPHYTA

Botrydiopsis arhiza Borzi, 1
Pseudostaurastrum hastatum (Reinsch) Chod., 1
P. enorme (Ralfs) Chod., 1
Goniochloris mutica (A. Br.) Fott, 1
G. smithii (Bourr.) Fott, 1
Characiopsis umbilicata Skuja, 1
Ophiocytium parvulum A. Br., 1
O. lagerheimii Lemm., 1

PYRROPHYTA

Chroomonas acuta Uterm., 2
Cryptomonas obovata Skuja, 2
C. marssonii Skuja, 2
C. reflexa (Marsson) Skuja, 2
C. erosa Ehr., 2
C. ovata Ehr., 2
Gymnodinium fuscum (Ehr.) Stein, 1

EUGLENOPHYTA

Trachelomonas volvocina Ehr. var. *volvocina*, 3
T. volvocina var. *punctata* Playf., 1
T. volvocinopsis Swir. f. *volvocinopsis*, 2
T. nigra Swir., 1
T. intermedia Dang. f. *intermedia*, 1
T. oblonga Lemm. var. *oblonga*, 2
T. oblonga var. *punctata* Lemm., 1
T. cylindrica Ehr. sec. Playf. var. *cylindrica*, 1
T. hispida (Perty) Stein emend. Defl. var. *hispida*, 2
T. hispida var. *crenulatocollis* (Maskell) Lemm., 1
T. allia Drež., 2
T. abrupta Swir. var. *abrupta*, 1
T. lacustris Drež. emend. Balech. var. *lacustris*, 1
T. lacustris var. *klebsii* (Defl.) Popova, 1
T. rotunda Swir. var. *rotunda*, 1
T. robusta Swir. emend. Defl., 1
T. armata (Ehr.) Stein var. *armata*, 1
T. euchlora (Ehr.) Awer., 1
T. planctonica Swir. f. *planctonica*, 1
T. planctonica f. *oblonga* (Drež.) Popova, 1

C. solea var. *apiculata* (W. Sm.) Ralfs, 1
C. solea var. *laticeps* O. Müll., 1
C. solea var. *vulgaris* Meist., 1
C. elliptica (Bréb.) W. Sm. var. *elliptica*, 1
C. elliptica var. *nobilis* (Hantzsch) Hust., 1
C. elliptica var. *hibernica* (W. Sm.) Hust., 2
Surirella biseriata Bréb. var. *biseriata*, 2
S. biseriata var. *bifrons* (Ehr.) Hust. f. *bifrons*, 2
S. biseriata var. *rostrata* Schulz, 2
S. turgida W. Sm. var. *turgida*, 1
S. didyma Kütz., 1
S. robusta Ehr. var. *robusta*, 1
S. robusta var. *splendida* Ehr. f. *splendida*, 2
S. capronii Bréb. var. *capronii*, 2
S. ovata Kütz. var. *ovata*, 2
S. ovata var. *pinnata* (W. Sm.) Hust., 2
S. ovata var. *salina* (W. Sm.) Hust., 1
Campylodiscus noricus Ehr. var. *noricus*, 1
C. noricus var. *hibernicus* (Ehr.) Grun., 1

O. capitatum Wolle f. *capitatum*, 1
Tribonema angustissimum Pasch., 1
T. minus Hazen, 2
T. ambiguum Skuja, 2
T. affine G. S. West, 3
T. subtilissimum Pasch., 2
T. vulgare Pasch., 2
T. viride Pasch., 1

G. aeruginosum Stein, 2
Glenodinium penardii Lemm. f. *penardii*, 1
G. gymnodinium Penard, 2
Peridinium cinctum (O. F. M.) Ehr., 1
P. bipes Stein, 1
P. aciculiferum Lemm., 1
Ceratium hirundinella (O. F. M.) Bergh, 2

T. similis Stokes f. *similis*, 1
Strombomonas acuminata (Schmarda) Defl., 1
S. tambowica (Swir.) Defl., 1
S. schauinslandii (Lemm.) Defl., 1
Eutreptia viridis Perty, 1
Euglena viridis Ehr. f. *viridis*, 2
E. granulata var. *polymorpha* (Dang.) Popova, 1
E. pisciformis Klebs, 1
E. proxima Dang., 2
E. deses Ehr. f. *deses*, 2
E. deses f. *infermedia* Klebs, 2
E. deses f. *klebsii* (Lemm.) Popova, 1
E. texta (Duj.) Hübner var. *texta*, 2
E. acus Ehr. var. *acus*, 2
E. pavlovskoënsis (Elenk. et V. Poljansk.) Popova, 1
E. spirogyra Ehr. var. *spirogyra*, 2
E. spirogyra var. *laticlavus* Hübner, 2
E. oxyuris Schmarda f. *oxyuris*, 2
Lepocinclis ovum (Ehr.) Mink. var. *ovum*, 2
L. marssonii Lemm. var. *marssonii*, 1
Monomorphina pyrum (Ehr.) Mereschk. var. *pyrum*, 2

Phacus monilatus Stokes var. *monilatus*, 1
P. monilatus var. *suecicus* Lemm., 1
P. parvulus Klebs var. *parvulus*, 1
P. oscillans Klebs, 1
P. curvicauda Swir., 2
P. acuminatus Stokes var. *acuminatus*, 1
P. acuminatus var. *acuticauda* (Roll) Pochm., 1
P. pleuronectes (Ehr.) Duj. var. *pleuronectes*, 1

CHLOROPHYTA

Chlamydomonas reinhardii Dang., 1
Carteria globosa Korsch., 2
C. crucifera Korsch. var. *crucifera*, 2
Pteromonas angulosa Lemm. var. *angulosa*, 1
P. torta Korsch., 1
Pascheriella tetras Korsch., 1
Pyrobotrys gracillis Korsch., 1
Gonium pectorale Müll., 2
Pandorina morum (Müll.) Bory, 3
P. charcoviensis Korsch., 1
Eudorina elegans Ehr., 3
E. cylindrica Korsch., 1
E. echidna Swir., 1
Volvox globator (L.) Ehr., 3
V. aureus Ehr., 1
Chlorophysemma sessilis Anachin, 1
C. adnata Korsch., 1
Chlorangiopsis piriformis Korsch. var. *piriformis*, 1
Aplocyctis caput-medusae (Bohl.) Korsch., 1
Tetraspora tenera Korsch., 1
T. limnetica W. et G. West, 1
Golenkinia radiata Chod., 2
G. brevispina Korsch., 1
Trochiscia granulata (Reinsch) Hansg., 1
Treubaria triappendiculata Bern., 1
Schroederia setigera (Schroed.) Lemm., 2
S. nitzschoides (G. West) Korsch., 1
S. spiralis (Printz) Korsch., 2
S. robusta Korsch., 1
Characium obtusum A. Br., 1
C. bulbosum Korsch., 1
Bicuspidellopsis triangularis Korsch., 1
Lambertia limnetica (Lemm.) Korsch., 1
L. judayi (G. M. Smith) Korsch., 1
L. ocellata Korsch., 1
Dictyochloris reniformis Korsch., 1
Planctococcus sphaerocystiformis Korsch., 1
Palmellocystis planctonica Korsch., 1
Pediastrum simplex Meyen var. *simplex*, 1
P. kawraiskyi Schmidle, 1
P. tetras (Ehr.) Ralfs var. *tetras*, 1
P. tetras var. *tetraodon* (Corda) Rabenh., 1
P. angulosum (Ehr.) Menegh. var. *angulosum*, 1
P. boryanum (Turp.) Menegh. var. *boryanum*, 2
P. integrum Naeg., 1
P. duplex Meyen var. *duplex*, 3
P. duplex var. *clathratum* (A. Braun) Lagerh., 1
P. duplex var. *reticulatum* Lagerh., 1
P. biradiatum Meyen, 1
Hydrodictyon reticulatum (L.) Lagerh., 1
Chlorella vulgaris Beyer., 1
Tetraëdron triangulare Korsch., 1

P. caudatus Hübner var. *caudatus*, 1
P. orbicularis Hübner. var. *orbicularis*, 1
P. longicauda (Ehr.) Duj. f. *longicauda*, 1
P. longicauda f. *vix-tortus* I. Kissel., 1
Colacium cyclopicola (Gickl.) Woronich. et Popova, 2
C. sideropus Skuja, 1
C. vesiculosum Ehr. var. *vesiculosum*, 3
Astasia klebsii Lemm., 1

T. caudatum (Corda) Hansg. var. *caudatum*, 1
T. caudatum var. *punctatum* Lagerh., 1
T. caudatum var. *incisum* Lagerh., 1
T. caudatum var. *longispinum* Lemm., 1
T. pentaëdricum W. et G. S. W., 1
T. minimum (A. Br.) Hansg. var. *minimum*, 1
T. incus (Teiling) G. M. Smith var. *incus*, 1
T. limneticum Borge var. *limneticum*, 1
Siderocelis ornata Fott, 1
Franceia echidna (Bohl.) Korsch., 1
F. elongata Korsch., 1
F. tenuispina Korsch., 1
Lagerheimia wratislaviensis Schroed. var. *wratislaviensis*, 1
L. wratislaviensis var. *trisetigera* G. M. Smith, 1
L. genevensis Chod. var. *genevensis*, 2
L. genevensis var. *subglobosa* (Lemm.) Chod., 1
L. quadriseta (Lemm.) G. M. Smith, 1
L. citriformis (Snow) G. M. Smith, 1
L. longiseta (Lemm.) Printz., 1
P. parvula (Woronich.) Korsch., 1
Golenkiiopsis longispina Korsch., 1
G. solitaria Korsch. var. *solitaria*, 1
Oocystis verrucosa Roll, 1
O. pseudocoronata Korsch., 1
O. borgei Snow var. *borgei*, 2
O. gigas Archer var. *gigas*, 1
O. submarina Lagerh., 3
O. elliptica W. West var. *elliptica*, 1
O. novae-semillae Wille, 2
O. pusilla Hansg., 1
O. solitaria Wittr., 1
O. crassa Wittr., 1
O. marssonii Lemm., 1
O. lacustris Chod., 2
Ankistrodesmus longissimus (Lemm.) Wille var. *longissimus*, 2
A. longissimus var. *acicularis* (Chod.) Brunnth., 2
A. mucosus Korsch., 1
A. acicularis (A. Br.) Korsch. var. *acicularis*, 2
A. subcapitatus Korsch., 1
A. minutissimus Korsch., 2
A. arcuatus Korsch., 2
A. pseudomirabilis Korsch. var. *pseudomirabilis*, 2
A. pseudomirabilis var. *spiralis* Korsch., 2
A. angustus Bern., 3
A. densus Korsch., 1
A. fusiformis Corda, 1
A. bibraianus (Reinsch) Korsch., 2

- Hyaloraphidium rectum* Korsch., 1
H. contortum Pasch. et Korsch. var. *contortum*, 1
Kirchneriella obesa (W. West) Schmidle var. *obesa*, 2
K. obesa var. *aperta* (Teiling) Brunnth., 2
K. lunaris (Kirchn.) Moeb. var. *lunaris*, 2
K. intermedia Korsch. var. *intermedia*, 1
K. intermedia var. *major* Korsch., 2
K. contorta (Schmidle) Bohl., 1
K. subcapitata Korsch., 1
K. irregularis (Smith) Korsch. var. *irregularis*, 1
K. irregularis var. *spiralis* Korsch., 1
K. cornuta Korsch., 1
Didymogenes palatina Schmidle, 2
Coenococcus planctonicus Korsch., 2
Coenochloris pyrenoidosa Korsch., 1
C. ovalis Korsch., 1
Sphaerocystis schroeteri Chod., 2
S. polycocca Korsch., 2
Coenocystis planctonica Korsch., 2
C. reniformis Korsch., 1
Dictyosphaerium simplex Korsch., 1
D. pulchellum Wood var. *pulchellum*, 3
D. pulchellum var. *ovatum* Korsch., 2
D. anomalum Korsch., 1
D. ehrenbergianum Naeg., 1
Botryococcus braunii Kütz., 2
Coelastrum sphaericum Naeg., 2
C. microporum Naeg., 2
C. pseudomicroporum Korsch., 1
C. proboscideum Bohl., 1
C. cambricum Archer var. *cambricum*, 1
C. chodatii Duce., 1
Crucigenia apiculata Schmidle, 1
C. fenestrata Schmidle, 1
C. lauterbornei (Schmidle) Korsch., 2
C. tetrapedia (Kirchn.) W. et W., 2
C. quadrata Morren, 1
C. rectangularis (A. Br.) Gay, 2
C. irregularis Wille, 1
Westella botryoides (W. West) De Wild., 1
Tetrachlorella alternans Korsch., 1
Tetrastrum staurogeniaeforme (Schroed.) Lemm., 1
T. elegans Playf., 1
T. hastiferum (Arnoldi) Korsch., 1
T. glabrum (Roll) Ahlstr. et Tiff., 1
Actinastrum hantzschii Lagerh. var. *hantzschii*, 1
A. hantzschii var. *gracile* Roll, 2
Scenedesmus incrassatulus Bohl. var. *incrassatulus*, 1
S. obliquus (Turp.) Kütz. var. *obliquus*, 1
S. acuminatus (Lagerh.) Chod. var. *acuminatus*, 2
S. acuminatus var. *biseriatus* Reinh., 2
S. acuminatus var. *elongatus* Smith, 1
S. bijugatus (Turp.) Kütz. var. *bijugatus*, 2
S. bijugatus var. *alternans* (Reinsch) Hansg., 1
S. arcuatus Lemm. var. *arcuatus*, 1
S. arcuatus var. *platydiscus* Smith, 1
S. curvatus Bohl., 1
S. apiculatus (W. et W.) Chod. var. *apiculatus*, 1
S. denticulatus Lagerh. var. *denticulatus*, 1
S. denticulatus var. *linearis* Hansg., 1
S. granulatus W. et W. var. *granulatus*, 1
S. serratus (Corda) Bohl., 1
S. acutiformis Schroed., 1
S. quadricauda (Turp.) Breb. var. *quadricauda*, 2
S. quadricauda var. *eualternans* Proschk., 1
S. quadricauda var. *dentatus* Deduss., 1
S. quadricauda var. *africanus* Fritsch, 1
S. quadricauda var. *spinus* Deduss., 1
S. quadricauda var. *abundans* Kirchn., 1
S. quadricauda var. *lefevrii* (Deflandre) Deduss., 1
S. quadricauda var. *armatus* (Chod.) Deduss., 1
S. gracilis Matv., 1
S. opoliensis Richt. var. *opoliensis*, 1
S. opoliensis var. *abundans* Printz, 1
Didymocystis tuberculata Korsch., 1
D. inconspicua Korsch., 1
Dimorphococcus lunatus A. Br., 1
Micractinium bornhemiense (Conrad) Korsch., 2
M. appendiculatum Korsch., 1
M. pusillum Fres., 3
M. quadrisetum (Lemm.) G. S. Smith, 1
Paradoxia multiseta Swir., 1
Elakatothrix lacustris Korsch., 1
E. gelatinosa Wille, 1
Raphidonema longiseta Vischer, 1
R. spirotaenia (G. S. West) Korsch., 1
Ulothrix mucosa Thuret, 1
U. zonata Kütz., 1
Binuclearia lauterbornii (Schmidle) Pr.-Lavr. var. *lauterbornii*, 3
Stigeoclonium tenue Kütz., 1
Chaetophora elegans (Roth) Agardh, 1
Microspora stagnorum (Kütz.) Lagerh., 1
M. amoena (Kütz.) Rabenh., 1
Oedogonium sp. sp., 3
Closterium aciculare (Tuffen) W. West var. *aciculare* f. *aciculare*, 2
C. aciculare var. *subprorum* W. et G. West, 1
C. prorum Bréb. f. *prorum*, 1
C. gracile Bréb. f. *gracile*, 2
C. lanceolatum Kütz. f. *lanceolatum*, 1
C. lanceolatum f. *parvum* (W. et G. West) Kossinsk., 1
C. acerosum (Schränk) Ehr. var. *acerosum* f. *acerosum*, 2
C. acerosum var. *acerosum* f. *elongatum* (Bréb.) Kossinsk., 1
C. acerosum var. *angolense* W. et G. West, 1
C. peracerosum Gay var. *peracerosum*, 1
C. parvulum Näg. var. *parvulum*, 1
C. moniliferum (Bory) Ehr. var. *moniliferum*, 1
C. kuetzingii Bréb., 1
C. juncidum Ralfs, 1
Pleurotaenium trabecula (Ehr.) Näg. f. *trabecula*, 1
Euastrum validum W. et G. West var. *validum*, 1
Cosmarium undulatum Corda var. *undulatum*, 1
C. undulatum var. *crenulatum* (Näg.) Wittr., 1
C. turpinii Bred. var. *turpinii*, 1
C. turpinii var. *podolicum* Gutw., 1
C. margaritifera Menegh., 1
C. impressulum Elfv., 1

Xanthidium antilopeum (Bréb.) Kütz., 1
Staurastrum defectum Bréb., 1
S. echinatum Bréb., 1
S. gracile Ralfs, 1
S. paradoxum Meyen, 1
Spondylosium planum (Wolle) W. et
 G. West, 1
Hyalotheca dissiliens (Sm.) Bréb., 1

Desmidium schwartzii Ag., 1
Spirogyra calospora Cl., 1
S. inflata (Vauch.) Rabenh., 3
Spirogyra sp. sp., 3
Zygnema sp., 3
Mougeotia elegantula Wittrock, 2
M. viridis (Kütz.) Wittrock, 2
M. scalaris Hass., 2

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

EQUISETACEAE — ХВОЩОВЫЕ

Equisetum fluviatile L. — хвощ приречный. Изредка по заболоченным участкам, на сплавинах в верховьях заливов. Образует односоставные и смешанные фитоценозы.

POLYPODIACEAE — МНОГОНОЖКОВЫЕ

Thelypteris palustris (A. Gray) Schott — телиптерис болотный. Редок. Отдельные экземпляры на всплывших торфах и сплавинах.

RANUNCULACEAE — ЛЮТИКОВЫЕ

Caltha palustris L. — калужница болотная. Довольно часто в верхнем поясе зоны временного затопления, в зарослях осок, манника наплывающего или полевицы. *Ranunculus circinatus* Sibth. — лютик жестколистный. Изредка по заливам речных плесов. В защищенных участках на глубине 60—100 см образует иногда односоставные сообщества.

R. divaricatus Schrank — лютик расходящийся. Очень редок. Отдельные экземпляры в Моложском плесе.

R. Gmelinii DC. — лютик Гмелина. Редко в верхнем поясе в зарослях гидрофитов.

R. lingua L. — лютик длиннолистный. На заболоченных участках в фитоценозах хвоща приречного и осочника. Редок.

R. flammula L. — лютик жгучий. Повсюду на границе зоны затопления. Особенно многочислен в годы низкого уровня.

R. reptans L. — лютик стелющийся. Довольно часто в зоне временного затопления. Интенсивно разрастается после спада воды.

R. repens L. — лютик ползучий. Повсеместно на обсыхающих участках. Иногда образует сплошные заросли. Единично входит в состав фитоценозов гидрофитов.

Thalictrum simplex L. — василистник простой. Редко в верхнем поясе растительности. Обилен в зоне подтопления, только отдельные экземпляры встречаются в зоне затопления.

CERATOPHYLLACEAE — РОГОЛИСТНЫЕ

Ceratophyllum demersum L. — роголистник темно-зеленый. Редок, одиночные экземпляры в верховьях заливов. В первые годы был массовым видом, в затопленных лесах создавал сплошные заросли.

NYMPHAEACEAE — КУВШИНКОВЫЕ

Nymphaea candida Presl — кувшинка чистобелая. Изредка по верховьям заливов с притоками. Появилась на водохранилище в последние годы, растет небольшими группами. Характерна для поздних стадий формирования растительного покрова литорали.

Nuphar lutea (L.) Smith — кубышка желтая. Редко по глухим заболоченным участкам небольшими пятнами.

ROSACEAE — РОЗОЦВЕТНЫЕ

Potentilla anserina L. — лапчатка гусиная. Повсюду в верхнем поясе растительности зоны временного затопления, в массе, особенно в годы низкого уровня.

P. norvegica L. — лапчатка норвежская. Изредка, в тех же условиях, что и предыдущий вид.

Comarum palustre L. — сабельник болотный. Единично, в поясе осок.

Filipendula ulmaria (L.) Maxim. — лабазник вязолистный. Редок. Характерен для зоны подтопления.

LEGUMINOSAE — БОБОВЫЕ

- Trifolium repens* L. — клевер ползучий. Повсеместно в осочниках, зарослях сорняков, иногда образует сплошной покров.
Vicia hirsuta (L.) S. F. Gray — горошек волосистый. Единично в годы низкого уровня.
V. sepium L. — горошек заборный. Изредка по обсыхающим участкам.
V. angustifolia L. — горошек узколистный. Единично в годы низкого уровня.

BETULACEAE — БЕРЕЗОВЫЕ

- Betula pendula* Roth — береза повислая. } Оба вида повсеместно по границе
B. pubescens Ehrh. — береза пушистая. } зоны затопления.
Alnus glutinosa (L.) Gaertn. — ольха клейкая. Редка. В верховьях заливов по ручьям образует заболоченные леса.
A. incana (L.) Moench — ольха серая. Изредка в ивниках по границе зоны затопления.

SALICACEAE — ИВОВЫЕ

- Salix triandra* L. — ива трехтычинковая, *S. pentandra* L. — ива пятитычинковая, *S. fragilis* L. — ива ломкая, *S. alba* L. — ива белая, *S. acutifolia* Willd. — ива остролистная, *S. viminalis* L. — ива корзиночная, *S. dasyclados* Wimm. — ива шерстистопобеговая, *S. phylicifolia* L. — ива филиколистная, *S. depressa* L. — ива приземистая, *S. caprea* L. — ива козья, *S. aurita* L. — ива ушастая, *S. cinerea* L. — ива пепельная. Кроме белой, ломкой и филиколистной — видов довольно редких, оставшие повсеместно в зоне мелководий до глубины 0.5 м от НПУ. В последние годы ивники распространились шире и начали вытеснять осочники и заросли двуклесточника.

POLYGONACEAE — ГРЕЧИШНЫЕ

- Rumex acetosella* L. — щавель малый. Изредка в осочниках, в зарослях сорняков.
R. acetosa L. — щавель обыкновенный. Встречается в годы низкого уровня. В воде угнетен.
R. maritimus L. — щавель приморский. Всюду часто, в годы низкого уровня создает сплошные заросли.
R. confertus Willd. — щавель густой. Изредка в южной части водохранилища.
R. hydrolapathum Huds. — щавель прибрежный. Редок. Отмечен в верховьях Моложского плеса.
R. aquaticus L. — щавель водный. Изредка в верхнем поясе зарослей.
R. crispus L. — щавель курчавый. Там же.
R. pseudonatronatus Borb. — щавель ложносолончаковый. Изредка в годы низкого уровня.
Polygonum convolvulus L. — горец вьюнковый. Изредка в зарослях сорняков при низком уровне.
P. amphibium L. — горец земноводный. Очень часто, один из типичных видов литорали. Создает заросли или входит в ассоциации гигро- и гидрофитов.
P. aviculare L. — горец птичий. Редок, не характерен для растительности мелководий, появляется случайно на нарушенных участках.
P. scabrum Moench — горец шероховатый. Повсеместно, в годы низкого уровня один из массовых видов. Хорошо развивается и при затоплении.
P. lapathifolium L. — горец щавелелистный. Изредка, разрастается после спада воды.
P. hydropiper L. — горец перечный. Там же.
P. minus Huds. — горец малый. Редко в зарослях на влажном грунте.

CARYOPHYLLACEAE — ГВОЗДИЧНЫЕ

- Stellaria graminea* L. — звездчатка злаковидная. Повсеместно, часто в верхнем поясе растительности литорали.
S. palustris Retz. — звездчатка болотная. Там же.
Sagina nodosa (L.) Fenzl — мпанка узловатая. Редко по болотистым участкам.
Cerastium holosteoides Fries — ясколка дернистая. Редко в осочниках.

CHENOPODIACEAE — МАРЕВЫЕ

- Chenopodium album* L. — марь белая. Только в годы низкого уровня на обнаженном грунте.

ELATINACEAE — ПОВОЙНИЧКОВЫЕ

Elatine hydropiper L. — повойничек водяной перец. Очень редок. Дарвинский заповедник.

CRUCIFERAE — КРЕСТОЦВЕТНЫЕ

- Rorippa islandica* (Oeder) Borb. — жерушник исландский. Всюду очень часто.
R. sylvestris (L.) Bess. — жерушник лесной. Всюду изредка, в зарослях других видов.
R. anceps (Wahlb.) Grossh. — жерушник обоюдоострый. Изредка всюду на влажном грунте.
R. amphibia (L.) Bess. — жерушник земноводный. Всюду очень часто. Образует густые заросли, особенно по заболоченным захламленным участкам. Один из массовых видов литорали.
Cardamine pratensis L. — сердечник луговой. Всюду, очень часто в верхнем поясе растительности литорали.

LYTHRACEAE — ДЕРБЕННИКОВЫЕ

- Peplis portula* L. — бутерлак портулаковый. Очень редок. Залив на р. Согожа.
Lythrum salicaria L. — дербенник иволистник. Повсеместно, часто, в осочниках, зарослях гигрофитов, хорошо растет в воде.

ONAGRACEAE — КИПРЕЙНЫЕ

- Epilobium palustre* L. — кипрей болотный. В многоводные годы редок, в маловодные — часто.
E. roseum (Schreb.) Pers. — кипрей розовый. Так же.

HALORAGACEAE — СЛАНЯГОДНИКОВЫЕ

- Myriophyllum spicatum* L. — уруть колосистая. Редка. Более широко была распространена в первые годы существования водохранилища. Обычна для других волжских водохранилищ.

CALLITRICHACEAE — БОЛОТНИКОВЫЕ

- Callitriche hermaphroditica* Juslen. emend. Schinz et Thell. — болотник обоеполый. Редок.
C. palustris L. emend. Druce — болотник обыкновенный. Повсюду, часто, в воде и на обсохшем грунте.

HIPPURIDACEAE — ХВОСТНИКОВЫЕ

- Hippuris vulgaris* L. — хвостник обыкновенный. Изредка в зарослях других гидрофитов, преимущественно на заболоченных участках.

UMBELLIFERAE — ЗОТИЧНЫЕ

- Cicuta virosa* L. — вех ядовитый. Редок. Ранее одно из распространенных растений.
Sium latifolium L. — поручейник широколистный. Повсеместно, очень часто.
Oenanthe aquatica (L.) Poig. — омежник водный. Повсеместно, один из массовых видов, доминант или встречается рассеянно в фитоценозах гидрофитов.
Peucedanum palustre (L.) Moench — горичник болотный. Редок.

ERICACEAE — ВЕРЕСКОВЫЕ

- Ledum palustre* L. — багульник болотный. Редок, по затопленным болотам, на торфах.
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench — болотный мирт. Там же.

PRIMULACEAE — ПЕРВОЦВЕТНЫЕ

- Lysimachia thyrsiflora* L. — вербейник кистевидный. Изредка, на илистых и торфянистых грунтах.
L. nummularia L. — вербейник монетчатый. Часто, повсеместно, в воде и на обсохших участках.
L. vulgaris L. — вербейник обыкновенный. Часто в зарослях гигрофитов. В годы низкого уровня массовый вид.

MENYANTHACEAE — БАХТОВЫЕ

Menyanthes trifoliata L. — вахта трехлистная. Редка. Западный берег Каменниковского полуострова, залив Изможево.

SOLANACEAE — ПАСЛЕНОВЫЕ

Solanum dulcamara L. — паслен сладко-горький. Редок, по ивнякам, осочникам.

SCROPHULARIACEAE — НОРИЧНИКОВЫЕ

Linaria vulgaris Mill. — лянка обыкновенная. Изредка в верхнем поясе растительности, по нарушенным участкам.

Limosella aquatica L. — лужайник водный. Редок. Рожновский мыс.

Veronica anagallis-aquatica L. — вероника ключевая. Редка. На мелководьях Волжского плеса.

V. scutellata L. — вероника щитковая. Всюду, единична в осочниках и зарослях гигрофитов.

Rhinanthus minor L. — погребок малый. Изредка, в тех же условиях.

Pedicularis palustris L. — мытник болотный. Очень редко на границе зоны затопления.

LENTIBULARIACEAE — ПУЗЫРЧАТКОВЫЕ

Utricularia intermedia Haune — пузырчатка средняя. Очень редко в заболоченных участках.

U. vulgaris L. — пузырчатка обыкновенная. Редко в верховьях заливов.

BORAGINACEAE — БУРАЧНИКОВЫЕ

Myosotis caespitosa K. F. Schultz — незабудка дернистая. Повсеместно на влажном грунте или в воде.

M. palustris Lam. — незабудка болотная. Повсеместно, часто в поясе осок и зарослях полупогруженных растений.

LABIATAE — ГУБООЦВЕТНЫЕ

Scutellaria galericulata L. — шлемник обыкновенный. Часто, повсеместно в зарослях гигрофитов и гидрофитов.

Prunella vulgaris L. — черноголовка обыкновенная. Изредка в зарослях гигрофитов, преимущественно в маловодные годы.

Stachys palustris L. — чистец болотный. Изредка в осочниках, тростниках, фитоценозах временников.

Lycopus europaeus L. — зюзник европейский. Там же.

Mentha arvensis L. — мята полевая. Повсеместно, часто. При низком уровне занимает большие площади. Содоминантом входит в состав прибрежно-водных фитоценозов.

PLANTAGINACEAE — ПОДОРОЖНИКОВЫЕ

Plantago lanceolata L. — подорожник ландцетлистный. Редко на обсохших участках.

P. major L. — подорожник большой. Изредка в зарослях гигрофитов и земноводных растений. Чаше при низком уровне.

RUBIACEAE — МАРЕНОВЫЕ

Galium palustre L. — подмаренник болотный. Повсюду, очень часто. Хорошо растет на влажном грунте и в воде до глубины 0.5 м.

G. Ruprechtii Pobed. — подмаренник Рупрехта. Очень редко на заболоченных участках.

G. uliginosum L. — подмаренник топяной. Редок. В верхнем поясе растительности.

CAPRIFOLIACEAE — ЖИМОЛОСТНЫЕ

Viburnum opulus L. — калина обыкновенная. Редка, р. Себла.

COMPOSITAE — СЛОЖНОЦВЕТНЫЕ

Gnaphalium uliginosum L. — сушеница топяная. Изредка при низком уровне в зарослях временников.

Bidens tripartita L. — череда трехраздельная. Часто по нарушенным участкам, особенно после спада воды или при низком уровне.

B. cernua L. — череда поникшая. Изредка. Там же.

Achillea ptarmica L. — чихотная трава. Часто, повсеместно на временно затопляемых участках.

A. millefolium L. — тысячелистник обыкновенный. Местами на увлажненном грунте при неполном наполнении водохранилища.

Matricaria inodora L. — ромашка непахучая. Часто в годы низкого уровня.

Cirsium palustre (L.) Scop. — бодяк болотный. Очень редок.

C. arvense (L.) Scop. — бодяк полевой. Изредка в верхнем поясе растительности литорали.

Leontodon autumnalis L. — кульбаба осенняя. Редка. В зарослях сорняков, по границе зоны затопления.

Crepis tectorum L. — скерда кровельная. Повсюду в фитоценозах гигрофитов, часто.

Hieracium umbellatum L. — ястребинка зонтичная. Редка.

ВУТОМАСЕАЕ — СУСАКОВЫЕ

Butomus umbellatus L. — сусак зонтичный. Повсюду, очень часто. Растет одиночными куртинами или является содоминантом в фитоценозах амфибийных и водных растений. Хорошо переносит колебания уровня.

HYDROCHARITACEAE — ВОДОКРАСОВЫЕ

Hydrocharis morsus-ranae L. — водокрас обыкновенный. Редок, одиночные растения в ассоциациях других гидрофитов. В первые годы существования водохранилища был распространен повсеместно.

Stratiotes aloides L. — телорез обыкновенный. Очень редко на глухих заболоченных мелководьях. Характерен для других продолжительно существующих водохранилищ.

Elodea canadensis Michx. — элодея канадская. Очень редка. Самостоятельных сообществ не создает. В прошлом ее заросли занимали большие площади.

АЛИСМАТАСЕАЕ — ЧАСТУХОВЫЕ

Alisma plantago-aquatica L. — частуха подорожниковая. Повсеместно в массе. Хорошо развивается в годы высокого и низкого уровня. Широко была распространена и в первые годы существования водохранилища.

Sagittaria sagittifolia L. — стрелолист обыкновенный. Одно из обычных растений мелководий. Несколько угнетен при низком уровне.

ПОТАМОГЕТОНАСЕАЕ — РДЕСТОВЫЕ

Potamogeton pectinatus L. — рдест гребенчатый. Часто. Преимущественно на песчаных грунтах. Хорошо переносит прибой. В русловых участках растет широкой полосой вдоль открытых прибрежий.

P. compressus L. — рдест сплюснутый. Изредка в затопленных лесах и заболоченных заливах. Характерен для болотистых участков литорали водохранилищ.

P. acutifolius Link — рдест остролистный. Очень редок. Центральный мыс.

P. obtusifolius Mert. et Koch — рдест туполистный. Очень редок.

P. Friesii Rupr. — рдест Фриса. Очень редок. Дарвинский заповедник.

P. Berchtoldii Fieb. — рдест Берхтольда. Редко в небольших заливах, одиночно.

P. natans L. — рдест плавающий. Редко небольшими зарослями в заболоченных заросших участках мелководий.

P. perfoliatus L. — рдест пронзеннолистный. Один из массовых видов. Хорошо растет как в зоне прибоя, так и в закрытых участках. Вдоль берегов речных плесов совместно с рдестом гребенчатым образует прерывистый пояс.

P. heterophyllus Schreb. — рдест разнолистный. Наиболее распространенный из рдестов. Повсеместно в большом количестве от уреза воды до глубины 2 м. Несколько реже на сильно заболоченных участках.

P. lucens L. — рдест блестящий. Часто, преимущественно в заливах по рекам.

ИРИДАСЕАЕ — КАСАТИКОВЫЕ

Iris pseudacorus L. — касатик аировидный. Редок. В верховьях заливов по рекам, в зоне выклинивания подпора (реки Ухра и Сутка, Каменниковский залив).

АРАСЕАЕ — АРОИДНЫЕ

Calla palustris L. — белокрыльник болотный. Изредка на заболоченных мелководьях.

LEMNACEAE — РЯСКОВЫЕ

- Lemna minor* L. — ряска малая. Изредка, одиночные экземпляры в зарослях гидрофитов. Больших скоплений в последние годы не наблюдается.
L. trisulca L. — ряска трехлопастная. Очень редка. Ранее массовый вид.
Spirodela polyrrhiza (L.) Schleid. — многокоренник обыкновенный. Очень редок.
Один из массовых видов в первые годы существования водохранилища.

SPARGANIACEAE — ЕЖЕГОЛОВНИКОВЫЕ

- Sparganium erectum* L. — ежеголовник прямой. Изредка в защищенных участках на глубине 0.4—0.8 м.
S. glomeratum Laest. — ежеголовник скученный. Очень редок. Ранее встречался повсеместно. Вообще ежеголовники, кроме *S. simplex*, постепенно исчезают.
S. simplex Huds. — ежеголовник простой. Повсюду в поясе амфибийной растительности, часто.

TYPHACEAE — РОГОЗОВЫЕ

- Typha latifolia* L. — рогоз широколистный. Повсеместно от уреза воды до глубины 1 м, обилен.
T. angustifolia L. — рогоз узколистный. В южной части водохранилища повсюду, в северной — изредка.

JUNCACEAE — СИТНИКОВЫЕ

- Juncus filiformis* L. — ситник нитевидный. Очень часто в зарослях гидрофитов, обилен.
J. bufonius L. — ситник лягушачий. Обилен повсеместно в годы низкого уровня. При нормальном горизонте встречается изредка на обнаженных участках.
J. articulatus L. — ситник членистый. Редок, по границе зоны затопления.
J. compressus Jacq. — ситник сплюснутый. Довольно часто в зарослях гидрофитов.

CYPERACEAE — ОСОКОВЫЕ

- Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult. — ситняг игольчатый. Повсюду в воде и на обсохших участках, очень обилен. Предпочитает песчаные грунты.
E. palustris (L.) R. Br. — ситняг болотный. Повсеместно в поясе земноводной растительности. Обилен. Хорошо переносит колебания уровня.
E. mammillata Lindb. fil. — ситняг сосочковый. Изредка, в зарослях гидрофитов.
E. intersita Zinserl. — ситняг промежуточный. То же.
Scirpus sylvaticus L. — камыш лесной. Очень редок, в осочниках.
S. radicans Schkuhr — камыш укореняющийся. Часто в речных плесах, заливах, защищенных участках. Обилен.
S. lacustris L. — камыш озерный. Часто в заливах с притоками и на речных плесах. Начал расселяться и на защищенных участках Главного плеса.
Carex leporina L. — осока заячья. Редко по границе зоны затопления.
C. vulpina L. — осока лисья. Изредка в речных плесах, в верхнем поясе растительности.
C. pseudocyperus L. — осока ложносывевидная. Изредка, единично, в верхнем поясе растительности мелководий.
C. rostrata Stokes — осока вздутая. Один из массовых видов. Образует сплошные заросли на большинстве мелководий. В речных участках на богатых грунтах замещается осокой острой.
C. vesicaria L. — осока пузырчатая. Повсеместно, очень обильна. Там же.
C. caespitosa L. — осока дернистая. Редка, на временно затопляемых участках.
C. aquatilis Wahlb. — осока водяная. В северной части водохранилища повсеместно, обильна, в южной — редко.
C. acuta L. — осока острая. Повсеместно, чаще в южных речных плесах, где образует заросли крупноосочников. В северных плесах рассеянно.
C. nigra (L.) Reichard — осока черная. Изредка, одиночными экземплярами в поясе осок.

GRAMINEAE — ЗЛАКОВЫЕ

- Phragmites communis* Trin. — тростник обыкновенный. Очень часто преимущественно небольшими куртинами на глубине 0.4—1.0 м. При низком уровне угнетен и образует смешанные группировки.
Glyceria maxima (Hartm.) Holmb. — манник большой. Обилен в русловых плесах, в остальных редок.
G. fluitans (L.) R. Br. — манник наплывающий. Массовый вид, один из доминантов растительного покрова водохранилища. Хорошо приспособлен к переменному обводнению.

G. plicata Fries — манник складчатый. Редок.

Poa palustris L. — мятлик болотный. Повсюду, часто. Обилен при низком уровне.

Puccinellia distans (L.) Parl. — бескильница расставленная. Очень редка. Урочище

Морозиха в северной части водохранилища.

Elytrigia repens (L.) Nevski — пырей ползучий. Повсеместно, рассеянно в зарослях гигро- и гидрофитов.

Leersia oryzoides (L.) Sw. — леерсия рисовидная. Очень редка. Моложский плес, залив Изможево.

Scolochloa festucacea (Willd.) Link — тростянка овсяничная. Изредка, более обильна в Шекнинском русловом участке.

Calamagrostis epigeios (L.) Roth — вейник наземный. Повсеместно, единичными экземплярами в фитоценозах гигрофитов.

C. canescens (Web.) Roth — вейник сероватый. Изредка. Там же.

C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Schreb. — вейник незамечаемый. На затопленных, заболоченных участках, часто.

Agrostis stolonifera L. — полевица побегообразующая. Наиболее распространенный на водохранилище вид. Растет от уреза воды до глубины 1.5—2.0 м. Хорошо развита при высоком и низком уровне. Содоминант большинства ассоциаций.

Phleum pratense L. — тимopheвка луговая. Очень редка по границе зоны затопления.

Alopecurus geniculatus L. — лисохвост коленчатый. Изредка, единично в фитоценозах гигро- и гидрофитов.

Alopecurus aequalis Sobol. — лисохвост короткоостый. Повсеместно, часто, интенсивно разрастается при спаде воды.

Typhoides arundinacea (L.) Moench — двухисточник тростниковидный. Широко распространен на мелководьях в северной части водохранилища, вытесняя крупноосочники. Создает густые высокие заросли на участках до глубины 0.5 м.

PROTOZOA

ЖГУТИКОВЫЕ (MASTIGOPHORA)

Отряд Kinetoplastida

Сем. Bodonidae

Bodo saltans Ehrenb. Обычен в прибрежных зарослях.

B. angustatus (Duj.) Bütschli. Редок. Там же.

B. repens Klebs. Довольно обычен. Там же.

B. minimus Klebs. Довольно обычен во всем водохранилище.

B. globosus Stein. Довольно обычен. Заросшие мелководья.

B. caudatus (Duj.) Stein. Обычен, но только в местах сброса сточных вод.

B. ovatus (Duj.) Stein. Довольно обычен. Заросшие мелководья.

B. spora Skuja. Очень редок. Там же.

Pleuromonas jaculans Perty. Часто. Там же.

Rhynchomonas nasuta (Stokes) Klebs. Обычен. Повсеместно.

Phyllomitis apiculatus Skuja. Довольно обычен на участках с высшей водной растительностью.

Сем. Cercobodonidae

Cercobodo laciniaegerens Krass. Редок. Мелководье в районе Борка.

C. longicauda (Duj.) Senn. Довольно обычен. Заросшие мелководья.

C. simplex (Moroff) Lemm. Редок. Заросшие мелководья.

C. bodo (Meyer) Lemm. То же.

C. ovatus (Klebs) Lemm. Довольно обычен. Там же.

C. varians Skuja. Довольно обычен. Там же.

C. agilis (Moroff) Lemm. Редок. Там же.

Сем. Thaumatomonadidae

Thaumatomonas lauterborni De Saedel. Довольно обычен в мелком прибрежном водоеме в районе Борка.

КОЛОВРАТКИ (ROTATORIA)

Сем. Philodinidae

Philodina inopinata Milne. Прибрежье, единично.

Dissotrocha sp. То же.

Rotaria rotatoria (Pall.). Прибрежье (заросли). Единично.

R. neptunoida Harring. То же.

R. neptunia (Ehrenb.). То же.

Сем. **Brachionidae**

Brachionus angularis Gosse. Прибрежье. Обычен.

B. calyciflorus Pall. Прибрежье, широко распространен, массовое развитие в июне.

B. quadridentatus Hermann. Прибрежье, единично.

B. urceus L. То же.

B. sericus Ross. То же.

B. rubens Ehrenb. То же.

Platylabus quadricornis (Ehrenb.). То же.

Keratella cochlearis (Gosse). Повсеместно. Массовое развитие в мае и июне.

K. quadrata (Müll.). То же.

K. hiemalis Carl. Повсеместно. Единично.

Notholca squamula (Müll.). Открытая часть водохранилища. Единично.

N. acuminata (Ehrenb.). То же.

N. cornuta Carl. То же.

N. cinetura Skor. То же.

Kellicottia longispina (Kellic.). Открытая часть водохранилища. Массовое развитие в мае и июне.

Сем. **Euchlanidae**

Diplois daviesiae Gosse. Прибрежье, единично.

Euchlanis dilatata Ehrenb. Прибрежье, заросли, обычна.

Сем. **Mytilinidae**

Mytilina ventralis (Ehrenb.). Прибрежье. Единично.

Сем. **Trichotriidae**

Trichotria truncata (Whitelegge). Прибрежье, заросли, в массе в июне.

T. tetractis (Ehrenb.). Прибрежье, заросли, единично.

Сем. **Colurellidae**

Lepadella patella (Müll.). Прибрежье, единично.

Сем. **Lecanidae**

Lecane luna (Müll.). Прибрежье, единично.

L. lunaris (Ehrenb.). То же.

L. gissensis (Eckst.). То же.

L. bulla (Gosse). То же.

Сем. **Notommatidae**

Notommata coreus Ehrenb. Прибрежье, единично.

Cephalodella gibba (Ehrenb.) То же.

Cephalodella sp. То же.

Сем. **Trichocercidae**

Trichocerca tenuior (Gosse). Повсеместно, единично.

T. porcellus (Gosse). То же.

T. rousseleti (Voigt). То же.

T. brachyura (Gosse). То же.

T. cylindrica (Imhof). Повсеместно, часто.

T. capucina (Wierz. et Zach.). То же.

T. bicristata (Gosse). Повсеместно, единично.

T. rattus (O. F. Müller). То же.

T. stylata (Gosse). То же.

T. pusilla (Laut). То же.

Сем. **Dicranophoridae**

Dicranophorus forcipatus (Müll.). Прибрежье, единично.

Сем. Asplanchnidae

Asplanchna herricki de Guerne. Повсеместно, в массе май—июнь.
A. priodonta Gosse. То же.

Сем. Synchaetidae

Synchaeta tremula (Müll.). Повсеместно, единично.
S. grandis Zach. То же.
S. longipes Gosse. То же.
S. pectinata Ehrenb. Повсеместно, в массе май—июнь.
Bipalpus hudsoni (Imhof). Прибрежье, единично.
Ploesoma lenticulare Herrick. То же.
P. triacanthum (Bergend.). То же.
P. truncatum (Levand.). Прибрежье, в массе в мае—июне.
Polyarthra dolichoptera Idels. Повсеместно, в массе май—июнь.
P. longiremis Carl. Повсеместно, единично.
P. euryptera Wierz. То же.
P. proloba Wulfert. То же.
P. remata Skor. То же.

Сем. Testudinellidae

Testudinella incisa (Tern.). Прибрежье, единично.
T. emarginula (Stenr.). То же.
T. patina (Hermann). То же.

Сем. Filiniidae

Filinia longiseta (Ehrenb.). Повсеместно, в массе май—июнь.

Сем. Hexarthridae

Hexarthra propinqua (Bartos). Прибрежье, единично.
H. intermedia (Wiszn.). То же.

Сем. Conochilidae

Conochilus unicornis Rouss. Повсеместно, в массе май—июнь.
Conochiloides natans Seligo. То же.

Сем. Collothecidae

Collotheca pelagica (Rouss.). Прибрежье, единично.
C. mutabilis (Huds.). То же.
Stephanoceros fimrbaiatus (Goldf.). То же.

МОЛЛЮСКИ (MOLLUSCA)

Класс GASTROPODA

Сем. Lymnaeidae

Lymnaea (s. str.) *stagnalis* (L.). Обычна в прибрежной зоне и в прилегающих к ней водоемах, в некоторых многочисленна.
L. (Radix) peregra (Müll.). То же. Часто представлена формой *ovata* (Draparn.).
L. (Galba) palustris (Müll.). Обычна, но встречается несколько реже предыдущих видов. Прибрежье и прилегающие водоемы.
L. (Galba) truncatula (Müll.). Крайне редка. Прибрежье (Овчинников, 1950).

Сем. Physidae

Physa fontinalis (L.). Обычна в зарослях прибрежной зоны.

Сем. Planorbiiidae

Planorbis planorbis (L.). Обычна и многочисленна в зарослях прибрежной зоны.
Planorbarius corneus (L.). Обычен в прибрежных водоемах.
Anisus (s. str.) *spirorbis* (L.). Обычен, но немногочислен в зарослях прибрежной зоны.
A. (Disculifer) vortex (L.). Обычен и многочислен в зарослях прибрежной зоны.
A. (Bathymphalus) contortus (L.). Обычен и многочислен в зарослях прибрежной зоны.

Gyraulus albus (Müll.). То же.
G. laevis (Adler). Крайне редок. Осушная зона.
G. gredleri (Bielz.). Gredl. Крайне редок.
Armiger crista (L.). Обычен и многочислен в зарослях прибрежной зоны.

Сем. Succineidae

Succinea pfeifferi Rossm. Редка. Осушная зона.

Сем. Valvatidae

Valvata (Cincinna) piscinalis (Müll.). Обычна. Распространена по всему водохранилищу.
V. (Atropidina) pulchella Studer. Обычна в прибрежной зоне, многочисленна.

Сем. Bithyniidae

Bithynia tentaculata (L.). Обычна во всем водохранилище.
B. leachi (Shepp.). Редка. Прибрежная зона.

Сем. Viviparidae

Viviparus contectus (Millet). Относительно редок. В мелководье и в прибрежной зоне.
V. viviparus (L.). Обычен во всем водохранилище. Встречается чаще предыдущего вида.

Класс BIVALVIA

Сем. Unionidae

Unio pictorum (L.). Обычен, особенно в предустьевых участках водохранилища и впадающих в них реках.
U. tumidus Philipsson. Там же. Несколько чаще предыдущего вида.
Anodonta (s. str.) *cygnea* (L.). В некоторых мелких прибрежных водоемах. В водохранилище не обнаружена.
A. (s. str.) *piscinalis* Nilss. Обычна во всем водохранилище, чаще на участках старых русел и в притоках. Иногда представлена формой *anatina* (L.).
A. (*Pseudanodonta*) *complanata* Rossm. В прибрежье (Фенюк, 1960).

Сем. Sphaeriidae

Sphaerium (Sphaeriastrum) rivicola Lamarck. Встречалась в участках бывших русел до 50-х годов. В настоящее время в водохранилище отсутствует, но встречается в некоторых притоках.
Sph. (*Cyrenastrum*) *solidum* (Norm.). Обычен, но немногочислен. Повсеместно, преимущественно в старых руслах.
Sph. (*Cyrenastrum*) *scaldianum* (Norm.). Обычен, но немногочислен. Вместе с предыдущим видом.
Sph. (s. str.) *corneum* (L.). Обычен в мелких прибрежных водоемах.
Sph. (*Musculium*) *lacustre* (Müll.). Водоемы осушной зоны прибрежья. Относительно редок.
Pisidium amnicum (Müll.). Обычен, повсеместно. Часто на участках бывших русел. Немногочислен.
P. supinum A. Schmidt. Был обычен на участках бывших русел до середины 50-х годов. В настоящее время не встречается.
P. henslowianum (Shepp.). Обычен, повсеместно, кроме осушной зоны прибрежья. Самый многочисленный представитель семейства.
P. casertanum (Poli). Обычен, повсеместно.
P. casertanum f. *ponderosum* Stelfox. Реже типичной формы.
P. nitidum Jenyns. Встречался до 50-х годов. В настоящее время в водохранилище и в прилежащих водоемах отсутствует.
P. subtruncatum Malm. Обычен, но довольно малочислен. Иногда образует скопления в небольших прибрежных водоемах.
P. liljeborgi Cless. Единичные экземпляры попадались до начала 50-х годов. В настоящее время не встречаются.
P. pulchellum Jenyns. Редок. В малых постоянных прибрежных водоемах.
P. obtusum Jenyns. Прибрежье. Довольно редок. Чаще в дистрофных временных водоемах близ водохранилища.
P. conventus Cless. Единичные случаи нахождения в начале 50-х годов. В настоящее время не встречается.
P. mollesertanum Galad. Обычен во всем водохранилище, кроме прибрежной зоны. Немногочислен.

Сем. Dreissenidae

Dreissena polymorpha (Pall.). Широко распространена по всему водоему. Расселение началось в 1955 г. Вначале встречалась лишь в южной части водохранилища, к 1961 г. достигла центральных районов, а к настоящему времени распространилась до северных участков Моложского и Шекснинского плесов.

МАЛОЩЕТИНКОВЫЕ ЧЕРВИ (OLIGOSCHAETA)

Отряд Naidomorpha

Сем. Aelosomatidae

Aelosoma hemprichi Ehrenb. Малые реки и прибрежные водоемы. Среди зарослей, особенно нитчаток, на илисто-песчаном грунте, в обрастаниях на камнях.

Ae. quaternarium Ehrenb. Р. Треновка, в обрастаниях.

Ae. niveum Leydig. Одно нахождение в устье р. Латки среди зарослей рдеста, осок, элодеи, нитчатки.

Ae. tenebrarum Vejd. Прибрежье Волжского плеса, в зарослях.

Ae. variegatum Vejd. Мелкие прибрежные водоемы, среди зарослей.

Сем. Naididae

Stylaria lacustris L. В прибрежье до глубины 7—8 м и в реках, впадающих в водохранилище. Среди зарослей, в обрастаниях на корягах, на илистом грунте. Нередко в массе. Половозрелые особи в конце июля, августе и сентябре.

Ripistes parasita (Schmidt). Малые реки и прибрежье Волжского плеса, среди зарослей стрелолиста, элодеи, ежеголовника, рдеста. Единично.

Vejdovskyella comata (Vejd.). В прибрежье Волжского и Моложского плесов, среди зарослей, на расстоянии 500—1500 м от берега до глубины 4 м. Единично.

V. intermedia (Bretscher, 1896). Одно нахождение в прибрежье Волжского плеса на илисто-песчаном грунте на глубине 2.5 м.

Slavina appendiculata (Udekem). Прибрежные заросли речных плесов до глубины 3.5 м и малые водоемы. Чаще на илистом грунте среди зарослей стрелолиста, элодеи, ежеголовника, рдеста.

Dero digitata (Müll.). В малых речках Волжского плеса на заиленном песке до глубины 2 м. Во временных водоемах среди растений.

D. obtusa Udekem. Волжский плес и малые водоемы, среди зарослей на глубине 1.0—1.5 м. Довольно многочислен.

Nais pseudobutusa Piquet. В прибрежье Волжского плеса и в малых водоемах среди зарослей. Иногда на каменисто-песчаном грунте. Половозрелые особи — в августе и сентябре.

N. barbatus Müll. Прибрежье речных плесов, часто и в довольно значительном количестве среди зарослей рдестов и водяной гречихи, в обрастаниях на корягах, реже на песчаном грунте до глубины 4 м. Половозрелые особи в августе и сентябре.

N. simplex Piquet. Прибрежье речных плесов, в участках заиленного песка, среди зарослей.

N. communis Piquet. Широко распространен в прибрежье на разных грунтах и в зарослях до глубины 3 м. Половозрелые особи в сентябре.

N. variabilis Piquet. В прибрежье речных плесов и в малых водоемах среди зарослей. Половозрелые особи в августе и сентябре.

N. pardalis Piquet. Среди зарослей в речных плесах до глубины 4 м. Половозрелые особи — в августе и сентябре.

N. bretscheri Mich. Одно нахождение в устье р. Треновки на глубине около 2 м на заиленном песке.

Specaria josinae (Vejd.). Одно нахождение в прибрежье у Борка среди зарослей. Редок.

Haemonais waldvogeli Bretsch. В прибрежье Волжского плеса и в малых водоемах. Редок.

Ophidonais serpentina (Müll.). Прибрежье речных плесов, заросли. Половозрелые особи в сентябре.

Uncinatis uncinata (Oerst.). Прибрежье речных плесов, заросли осок, рдеста, элодеи, на илистом грунте и заиленном песке. Половозрелые особи в конце июля и августе.

Paranais simplex Hgäbe. Прибрежье Волжского плеса, среди зарослей элодеи, нитчаток, ежеголовника, глубина 0.5 м. Редок.

Amphichaeta leydigi Taub. В реках, впадающих в водохранилище, на участках с быстрым течением, илисто-песчаными и каменисто-песчаными грунтами. Половозрелые особи в конце августа и сентябре.

Chaetogaster diastrophus (Gruit.). Прибрежные заросли речных плесов. Речки и малые водоемы. Обычен. Половозрелые особи в сентябре.

- Ch. diaphanus* (Gruit.). Прибрежные заросли речных плесов. Преимущественно массами среди зарослей нитчатки на заиленном песке на глубинах до 5 м. Половозрелые особи в сентябре и октябре.
- Ch. langi* Bretsch. Речные плесы, среди прибрежных зарослей на глубинах до 1 м. Обычен в обрастаниях. Половозрелые особи в сентябре и октябре.
- Ch. limnaii* Baer. На различных видах прудовиков и катушек, в прибрежье среди зарослей. Половозрелые особи в сентябре.
- Pristina longiseta* Ehrenb. Речные плесы и реки, впадающие в водохранилище, среди прибрежных зарослей на участках с илистым и илисто-песчаным грунтом.
- P. aequiseta* Bourne. Прибрежные заросли и обрастания в Волжском плесе и впадающих в него речках.
- P. foreli* Piquet. В речках, впадающих в водохранилище, на участках с быстрым течением и каменистыми перекатами. В малых водоемах на илисто-песчаных грунтах.
- P. rosea* (Piquet). Прибрежье речных плесов, в зарослях. В речках, впадающих в водохранилище, на мелких местах с быстрым течением.
- P. bilobata* (Bretsch). В речках, впадающих в водохранилище, на песчано-илистых грунтах, среди прибрежных зарослей.

Сем. Tubificidae

- Aulodrilus limnobius* Bretsch. Волжский плес, на илистом грунте на глубине 5—15 м.
- A. pluriseta* (Piquet). В Волжском плесе и речках, впадающих в него, среди зарослей и на илистых грунтах на глубине 5—15 м.
- A. pigueti* Kowal. Волжский плес на илистом грунте и глубине 5 м. Очень редок.
- Limnodrilus hoffmeisteri* f. *typica* Clap. Часто, повсеместно, нередко массами на илистых грунтах водохранилища и впадающих в него рек. Размножение — июнь—июль.
- L. hoffmeisteri* f. *parva* South. Волжский плес, на илистом грунте на глубине 6.5—8.0 м. Редок.
- L. udekemianus* Clap. Значительно реже, чем предыдущий. Там же.
- L. claparedeanus* Ratz. Повсеместно, нечасто или единично, преимущественно на песчано-илистых грунтах на глубине 4—19 м.
- L. helveticus* Piquet. Речные плесы, преимущественно на илистых и илисто-песчаных грунтах на глубине 13.5—19.0 м, нечасто, обычно единично.
- Euilodrilus hammoniensis* (Mich.). Повсеместно, преимущественно на илистых и илисто-песчаных грунтах на глубине 0.2—18.0 м, часто. Размножение — конец июня—июль.
- Eu. moldaviensis* (Vejd. et Mrazek). Повсеместно, довольно часто, преимущественно на илистых и илисто-песчаных грунтах. Размножение — июнь—июль.
- Eu. bavaricus* (Oeschm.). В Волжском и Моложском плесах на илисто-песчаных грунтах, на глубине 12—14 м. Редок.
- Psammoryctides albicola* (Mich.). Повсеместно, на различных грунтах в небольшом количестве, иногда единично.
- P. barbatus* (Grube). Повсеместно, обычно на илистых и илисто-песчаных грунтах, преимущественно на глубине 5—17 м. Часто в большом количестве. Размножение — июнь—июль.
- Tubifex tubifex* (Müll.). Повсеместно, на различных грунтах и глубинах. В последние годы реже.
- T. templetoni* South. Довольно редок. В Волжском и Шекнинском плесах, на илистом грунте на глубине 8 м.
- Pelosclex ferox* (Eisen). Повсеместно, на грунтах различного типа. Преимущественно на торфянистых илах, песках и затопленных почвах в небольшом количестве, иногда единично.
- Isochaetides newaensis* (Mich.). Повсеместно, преимущественно на илисто-песчаных грунтах бывших русел рек. В массе. Размножение — конец мая—начало июля.
- I. michaelsoni* (Last.). В Волжском и Главном плесах на илисто-песчаных грунтах, довольно редок.

Отряд Lumbricomorpha

Сем. Lumbriculidae

- Lumbriculus variegatus* (Müll.). Прибрежно-болотный вид, среди зарослей и растительных остатков. Нередок во всех плесах, преимущественно на задернованных почвах.
- Stygotrilus heringianus* Clap. Во всех плесах, преимущественно на торфянистых илах, песках, задернованных почвах. В последние годы в значительном количестве.
- Rhyndelmis limosella* Hoff. Во всех плесах. Часто встречается в 50-е годы на затопленных корягах, пнях, реже на илистых грунтах. В последние годы редок, единично.

Сем. Lumbricidae

- Eiseniella tetraedra* (Sav.). На нерестилищах синца и щуки, в р. Ильдь. В прибрежной полосе на глубине до 1 м и на обсыхающих участках обычно среди зарослей и скоплений растительных остатков.
- Allobophora caliginosa* (Sav.). Побережье Волжского плеса, в сырой почве у воды.
- Dendrobaena octaedra* (Sav.). Побережье Волжского плеса, среди растительных остатков.
- Bimastus tenuis* (Eisen). Побережье Волжского плеса, в сырой почве.
- Octolasion lacteum* (Rosa). На нерестилищах синца, среди зарослей на глубине 0.4 м и на сырых лугах.
- Lumbricus rubellus* Hoffm. На сырых лугах по берегам Волжского плеса и у берегов малых водоемов.

ВОДЯНЫЕ КЛЕЩИ

Сем. Hydrachnidae

- Hydrachna cruenta* Müll. Самый обычный представитель рода. Прибрежье, устья рек и ручьев. Взрослые с конца июня по октябрь.
- H. schneideri* Koen. Прибрежье, устья ручьев, пруды. Май—август.
- H. comosa* Koen. Прибрежье, лужи, пруды. Апрель—июнь.
- H. globosa* (De Geer). Прибрежье, устья ручьев и рек. Июнь—октябрь.
- H. conjecta* Koen. Прибрежье. С конца мая по конец июля.
- H. processifera* Koen. Устья рек и ручьев, пруды. Май—начало июня.
- H. crassipalpis* Piers. Там же, лужи. Май—август.
- H. leegei* Koen. Прибрежье, устья ручьев, прибрежные пересыхающие лужи. Май—июнь.
- H. marita* Wainst. Там же.

Сем. Eylaidae

- Eylais extendens* (Müll.). Самый обычный вид рода. Прибрежье, устья рек и ручьев. Середина июня—середина августа.
- E. rimosa* Piers. Обычен. Там же. Май—август.
- E. mülleri* Koen. Там же. Конец июня—конец августа.
- E. gigas* Piers. Единственная находка в устье р. Сутки 19 июля 1958 г.
- E. mutila* Koen. Прибрежье, ручьи, пруды. Май—июль.
- E. longipalpis* Udalz. Прибрежье, устья рек и ручьев. Конец июня—конец августа.
- E. tantilla* Koen. Обычен. Прибрежье, устья ручьев, пруды. Конец мая—августа.
- E. setosa* Koen. Прибрежье, устья рек и капавы. Июнь—август.
- E. mosquensis* Croneb. Очень обычен. Прибрежье, устья рек. Середина июня—конец июля.
- E. bisinuosa* Piers. Там же. Середина июня—начало сентября.
- E. borkensis* Wainst. Там же. Июнь—сентябрь.
- E. koenikei* Halb. Лужи. Май.
- E. hamata* Koen. Прибрежье, лужи. Май—июнь.
- E. sokolowi* Wainst. Прибрежье, устья рек, пруды, временные лужи. Июнь—июль.
- E. curvipons* Sokol. Прибрежье, временные лужи, канавы. Конец апреля—июнь.
- E. infundibulifera* Koen. Прибрежье, устья ручьев, пруды. В отдельные годы в массе. Начало мая—середина августа.
- E. discreta* Koen. Редок. Прибрежье. Июнь—июль (Соколов, 1955).
- E. glubokensis* Udalz. Прибрежье, устья рек. Конец июня—середина сентября.

Сем. Limnocharidae

- Limnochares aquatica* (L.). Очень обычен. Повсеместно в мелководье на илах. Круглый год.

Сем. Hydryphantidae

- Hydryphantes ruber* (De Geer). Очень обычен. Повсеместно в мелководье. Конец мая—конец июля.
- H. placationis* Thon. То же.
- H. planus* Thon. Устья рек, прибрежье. Май—август.
- H. dispar* (Schaub). Там же. Август (Соколов, 1955).
- H. crassipalpis* Koen. Лужи. Апрель—май.
- Thyas bruzelii* Lundbl. Прибрежные лужи. Апрель—июнь.
- T. dirempta* Koen. Ручьи, прибрежные лужи. Апрель—май.
- Parathyas thoracata* (Piers.). Устье ручья. Май.

Euthyas truncata (Neum.). Прибрежные лужи, канавы, устья ручьев. Май—июнь.
Hydrodroma despicens (Müll.). Очень обычен. Повсеместно. Апрель—октябрь. Возможно, самки зимуют.

Сем. Limnesiidae

Limnesia fulgida Koch. Прибрежье, устья рек и канавы. Май—октябрь.
L. maculata (Müll.). Очень обычна, местами в массе. Повсеместно. Круглый год.
L. undulata (Müll.). Там же. Круглый год.
L. connata Koen. Прибрежные лесные лужи. Конец апреля—июнь.

Сем. Hygrobatidae

Hygrobatas longipalpes (Herm.). Прибрежье, устья рек, пруды. Май—ноябрь.
H. longiporus Thor. Волжский плес. Июнь.
H. nigromaculatus (Lebert). Повсеместно. Круглый год.
H. trigonicus Koen. Устья ручьев, болота. Май.
Piona conglobata (Koch). Очень обычна. Прибрежье, устья рек, ручьев, канавы. Самки круглый год.
P. clavicornis (Müll.). Прибрежные болота. Апрель—май.
P. coccinea (Koch). Очень обычна. Самки все лето. Видимо, зимуют.
P. variabilis (Koch). Там же. Самки с конца июня до начала сентября.
P. pusilla (Neum.). Там же. Самки с начала июня до середины августа.
P. discrepans (Koen.). Прибрежье, пруды. Июнь—июль.
P. neumani (Koen). Устья рек и ручьев. Самки в июне—июле.
P. longipalpis (Krendl.). Там же и прибрежье. Самки в марте—сентябре.
P. carnea (Koch). Редка. Там же. Июнь, август.
P. nodata (Müll.). Прибрежье, устья рек, ручьев, канавы, пруды, лужи. Самки с начала мая до конца июля.
P. coccinoides (Thor). Устья рек и ручьев. Самки с мая по август.
P. alpicola (Neum.). Прибрежье, устья рек, пруды. Самки в марте—июле.
P. annulata (Thor). Прибрежье, лужи. Май.
Forelia liliacea (Müll.). Там же. Май—июль.
F. variegator (Koch). Там же. Конец апреля—август.
Tiphys ornatus (Koch). Устья рек, ручьев, канавы, лужи. Май—июнь, октябрь—ноябрь.
T. bullatus (Thor). Прибрежные водоемы. Май—июнь.
T. latipes (Müll.). Прибрежье, прибрежные лужи, ручьи, пруды. Май—октябрь.
Pionopsis lutescens (Herm.). Прибрежье, ручьи, пруды. Май—июль.
Pionacercus uncinatus (Koen.). Прибрежные лужи. Май.
Hydrochoreutes krameri Piers. Там же. Май—август.
Unicnoda crassipes (Müll.). Повсеместно в прибрежье и в устьях рек, ручьев. Круглый год.
U. aculeata Koen. Прибрежье, устья рек. Октябрь—ноябрь.
Neumania vernalis (Müll.). Устья рек, ручьев, канавы, пруды. Конец мая—август.
N. spinipes (Müll.). Там же. Июнь—октябрь.
N. deltoides (Piers.). Немногочисленна. Волжский плес, устья рек, пруды. Круглый год.
N. limosa Koch. Устья ручьев. Май—август.
Huitfeldtia rectipes Thor. Редка. Устья ручьев. Июль—август.

Сем. Lebertiidae

Lebertia schmidtii Thor. Повсеместно. Все лето.
L. insignis Neum. Устья ручьев. Август.
L. dubia Thor. Волжский плес, ручьи, пруды. Май—сентябрь.
L. inaequalis (Koch). Там же. Март, май, август. (Соколов, 1955).
L. dubiaeformis Sokol. Волжский и Моложский плесы. Июнь—октябрь. (Соколов, 1955).
Oxus ovalis (Müll.). Устья рек, весенние лужи. Апрель—май.
Frontipoda musculus (Müll.). Прибрежная канава. Июнь.

Сем. Aturidae

Brachypoda versicolor (Müll.). Прибрежье, устья рек, пруды, лужи. Май—ноябрь.

Сем. Arrhenuridae

Arrhenurus papillator (Müll.). Устья рек и ручьев, пруды. Май—начало июня.
A. bicuspidator Berl. Устья ручьев. Август.
A. crassicaudatus Kramer. Волжский плес, устья рек и ручьев. Видимо, круглый год.
A. albator (Müll.). Прибрежный непроточный водоем. Октябрь.
A. pustulator (Müll.). То же.
A. neumani Piers. То же.
A. maculator (Müll.). Прибрежье, устья рек, пруды. Август—октябрь.

- A. affinis* Koen. Прибрежье, устья рек. Октябрь. (Соколов, 1955).
A. abbreviator Berl. Там же. Октябрь. (Соколов, 1955).
A. crenatus Koen. Устья рек. Август. (Соколов, 1955).
A. tricuspидator (Müll.). Устья рек. Август. (Соколов, 1955).
A. nobilis Neum. Прибрежье. Октябрь.
A. initiator Wainst. et Tuzovsk. Прибрежье. Август—сентябрь.
A. beklemishevi Wainst. et Tuzovsk. То же.
A. contextus Wainst. et Tuzovsk. Мелкие прибрежные водоемы. Август.
A. absurdus Wainst. et Tuzovsk. То же.
Truncaturus truncatellus Müll. Мелкие прибрежные водоемы, устья ручьев. Май—август.
T. stecki (Koen.). Там же. Июль.
Micruracarus forpicatus (Neum.). Прибрежье, устья ручьев, пруды. Июнь—октябрь.
M. perforatus (George). Там же. Октябрь.
M. sinuator (Müll.). Прибрежные лужи. Октябрь—ноябрь.
M. wainsteini Tuzovsk. То же.
Megaluracarus globator (Müll.). Очень обычен. Прибрежье, устья ручьев, лужи. Май—октябрь.
M. buccinator (Müll.). Прибрежный непроточный водоем. Апрель—июнь, октябрь.

Сем. Mideopsidae

- Mideopsis orbicularis* (Müll.). Повсеместно. Круглый год.
M. crassipes Soar. Весенние лужи. Апрель.
Midea orbiculata (Müll.). Прибрежье, устья рек. Май—июль.

Сем. Porohalacaridae

- Porohalacarus hydrachnoides* (Lohm.). Волжский плес, прибрежье. Октябрь.
Porolohmanella violacea (Gram.). Там же. Сентябрь—октябрь.

РАКООБРАЗНЫЕ (CRUSTACEA)

Отряд Cladocera

Сем. Sididae

- Sida crystallina* (Müll.). В прибрежье многочисленна, в пелагиали реже.
Limnospina frontosa G. Sars. В открытой части обычна, в прибрежье реже. Малочисленна.
Diaphanosoma brachyurum Liev. Там же. Довольно многочисленна.

Сем. Holopedidae

- Holopedium gibberum* Zadd. В пелагиали северных плесов. Редок.

Сем. Daphnidae

- Daphnia pulex* (de Geer). Прибрежье. Встречается изредка, немногочисленна.
D. longispina Müll. В открытых частях в массе. Преобладает летом. Многочисленна.
 Дициклична.
D. cucullata G. Sars. Довольно многочисленна летом в планктоне Главного плеса.
D. cristata G. Sars. То же.
Simoccephalus exspinosus (Koch). Обычен в прибрежье, встречается в открытой части.
 Малочислен.
S. vetulus (Müll.). В прибрежье в массе, иногда в пелагиали.
Ceriodaphnia affinis Lilljeb. Обычна в прибрежье, реже в пелагиали. Немногочисленна.
C. pulchella G. Sars. То же.
C. quadrangula Müll. Прибрежье, реже в пелагиали. Довольно многочисленна.
Scapholeberis mucronata (Müll.). В прибрежье обычна, в пелагиали редка. Малочисленна.
 Моноциклична.

Сем. Macrothricidae

- Ophryoxus gracilis* G. Sars. Заросли прибрежья. Моноцикличен.
Macrothrix hirsuticornis Norm. et Brady. Заросли и илистые грунты прибрежья. Весь год.
M. rosea (Jur.). Заросли прибрежья. Моноциклична.
M. laticornis (Jur.). Илистые грунты поймы. Моноциклична.
M. spinosa King. Заросли прибрежья. Моноциклична.
Drepanothrix denolata Eugen. На дне прибрежья. Крайне редка. Найдена в кишечниках рыб-бентофагов.

Acantholeberis curvirostris (Müll.). В болоте близ берега. Полициклична.
Lathonura rectirostris (Müll.). Прибрежье. Моноциклична, встречается единично.
Ilyocypris sordidus (Liev.). Илистые грунты. Прибрежье. Моноцикличен.
Il. agilis Kurz. То же.
Il. acutifrons Sars. То же.

Сем. Chydoridae

Eurycercus lamellatus (Müll.). Заросли прибрежья. Многочислен.
Camptocercus rectirostris Schoedl. Там же. Моноцикличен.
Acroperus harpae (Baird). Заросли и пески прибрежья. Моноцикличен. Преобладает в августе.
Peracantha truncata (Müll.). Заросли прибрежья. Моноциклична. Преобладает в августе.
Anchistropus emarginatus G. Sars. Прибрежье. Моноцикличен.
Monospilus dispar G. Sars. Песчано-илистые грунты. Моноцикличен.
Graptoleberis testudinaria (Fisch.). Заросли прибрежья. Моноциклична.
Leydigia leydigii (Schoedl.). Илистые грунты. Весь год.
Leydigia acanthocercoides (Fisch.). Илистые грунты. Полициклична.
Alonopsis elongata G. Sars. Заросли прибрежья. Моноциклична.
Kurzia latissima Kurz. То же.
Chydorus sphaericus (Müll.). Повсеместно. Моно- или дидицикличен.
Ch. ovalis Kurz. Прибрежье. Моноцикличен.
Ch. gibbus Lilljeb. Песчано-илистые грунты прибрежья. Моноцикличен.
Ch. globosus Baird. Прибрежье. Моноцикличен.
Rhynchotalona rostrata (Koch). То же.
Rh. falcata G. Sars. Илистые грунты прибрежья. Весь год.
Pleuroxys aduncus (Jur.). Прибрежье. Моноцикличен.
P. uncinatus Baird. То же. Редок.
P. trigonellus Müll. То же. Обычен.
P. striatus Schoedl. Илистые грунты прибрежья. Моноцикличен. Преобладает в августе.
P. laevis G. Sars. Заросли прибрежья. Моноцикличен.
Alona affinis Leyd. Близ дна. Весь год.
A. quadrangularis (Müll.). Там же. Моноциклична.
A. costata G. Sars. То же.
A. guttata G. Sars. Заросли прибрежья. Близ дна. Моноциклична.
A. rectangula G. Sars. Придонные слои прибрежья. Весь год.
A. karelica Stenroos. Там же. Редок. Моноцикличен.
A. protzi Hartwig. Там же. Редок.
Alonella nana (Baird). Заросли прибрежья. Моноциклична.
A. exigua (Lilljeb.). То же.
A. excisa (Fisch.). То же.
Oxyurella tenuicaudis (Sars). То же.

Сем. Bosminidae

Bosmina longirostris (Müll.). Прибрежье, в массе, в пелагиали реже.
B. coregoni (Baird.). Пелагиаль, в массе. Два максимума размножения. Моноциклична. Многочисленна.

Сем. Polyphemidae

Polyphemus pediculus (L.). Прибрежье, летом в массе.
Bythotrephes longimanus Leyd. Обычен в пелагиали. Довольно многочислен летом (июль—август). Моноцикличен.

Сем. Leptodoridae

Leptodora kindtii (Focke). Обычна в пелагиали. Многочисленна в июле—августе. Моноциклична.

Отряд Ostracoda

Сем. Cypridae

Ilyocypris decipiens Masi. Единично в устье ручья близ Борка в августе. Оба пола.
Notodromas monacha (Müll.). Летняя форма. В прибрежье редок. Довольно многочислен во временных прилежащих водоемах. Оба пола.
Cypris pubera Müll. В хорошо прогреваемом мелководье и прилежащих лужах. Широко распространена, но малочисленна. Весна и лето. Самцы не обнаружены.

- Eucypris crassa* (Müll.). Прибрежье и временные прилежащие водоемы. Редка и малочисленна. Весна и лето. Оба пола.
- Eu. serrata* (Müll.). Прибрежье. Весна. Малочисленна и редка. Самцы не обнаружены.
- Eu. clavata* (Baird). Заросли прибрежья. Редка и малочисленна. Весна и лето. Только самки.
- Eu. affinis* (Fisch.). Прибрежье. Малочисленна и редка. Весна и лето. Самцы и самки.
- Dolerocypris fasciata* (Müll.). Преимущественно в заросшем прибрежье. Летом в массе. Только самки.
- Isocypris priomene* Müll. Прибрежье. Малочисленна. Для фауны СССР указывается впервые. Лето и осень. Только самки.
- Cypridopsis newtoni* Brady et Roberts. Единично. Самки в августе в устье Ухры и Маткомы.
- C. hartwigi* G. W. Müll. Единично. Осенью в прибрежье. Самки.
- C. vidua* (Müll.). Наиболее массовый и широко распространенный вид рода. Почти круглый год, преимущественно в прибрежье, меньше в открытых плесах. Только самки.
- C. orientalis* Bronst. Заросли прибрежья (у Борка и в Моложском плесе). Малочисленна и редка. Летом. Только самки.
- Potamocypris variegata* (Brady et Norm.). Прибрежье Шекснинского плеса. Июнь. Малочисленна и редка. Только самки.
- P. smaragdina* Vavга. Прибрежье. Летом и особенно осенью довольно часто, хотя и малочисленна. Для фауны СССР указана впервые. Самцы не обнаружены.
- Cyclocypris ovum* (Jur.). Прибрежье. Июль. Малочисленна и редка. Самцы и самки.
- C. laevis* (Müll.). Прибрежье и близлежащие водоемы. Многочисленна и широко распространена. Ранняя весна и поздняя осень. Самцы и самки.
- Cypria esculpta* (Fisch.). Илистые грунты на значительных глубинах (русло Мологи) и заросшее прибрежье у Борка. Малочисленна и редка. Самцы и самки в июне—августе.
- C. ophthalmica* (Jur.). На песчаных, илистых, каменистых и заросших участках прибрежья, среди затопленных лесов, а также в пелагиали. Лето и осень. Немногочисленна. Оба пола.
- C. curvifurcata* Klie. Несколько экземпляров в открытой части Моложского плеса в июне на илистых грунтах. Самцы и самки.
- Candona rostrata* Brady et Norm. Во временных водоемах, среди зарослей прибрежья, в открытой части водохранилища. Весна и частично лето. Немногочисленна, но обычна. Самцы обнаружены.
- C. candida* (Müll.). Прибрежье, в массе. Лето и осень. Оба пола.
- C. protzi* Hartw. Заросли прибрежья. Малочисленна и редка. Оба пола.
- C. parallela* G. W. Müll. var. *albicans* Brady. Заросли прибрежья, редко в открытых частях на небольших глубинах. Широко распространена, но малочисленна. Лето и осень. Самцы и самки.
- C. crispata* Klie. Несколько экземпляров самцов и самок в заросшем прибрежье у Борка (июль—август) и прилежащих временных водоемах (апрель).
- C. fabaeformis* (Fisch.). Во временных водоемах в апреле малочислен и редок, в зарослях у Борка в июле—августе. Самцы и самки.
- C. holzkampfi* Hartw. Заросли прибрежья. С мая до сентября. Малочисленна, широко распространена. Самцы и самки.
- C. caudata* Kaufm. Несколько экземпляров в июне—августе среди макрофитов прибрежья у Борка и в Моложском плесе. Оба пола.
- C. compressa* (Koch). В различных биотопах прибрежья. Малочисленна, широко распространена. Лето и осень. Самцы и самки.

Сем. Cytheridae

Limnocythere inopinata (Baird). Заросшее, заиленное и песчаное прибрежье. Малочисленна, широко распространена с августа по октябрь. Только самки.

Отряд Copepoda

Сем. Cyclopidae

- Macrocyclops albidus* (Jur.). Прибрежье и дно открытых частей. В массе. Полицикличен.
- M. fuscus* (Jur.). Обычен в прибрежье. Немногочислен.
- M. distinctus* (Rich.). Прибрежье. Редок. Немногочислен.
- Paracyclops fimbriatus* (Fisch.). Обычен, но немногочислен в прибрежье и в придонных слоях открытых частей водоема.
- Eucyclops serrulatus* (Fisch.). Обычен и многочислен в прибрежье и в прилегающих к водохранилищу временных водоемах.
- E. macruroides* (Lill.). Обычен, но немногочислен в прибрежье.
- E. macrurus* (Sars). То же.

Cyclops strenuus Fisch. Массовый вид открытых частей водохранилища. Широко распространен и многочислен в прибрежье и во временных водоемах. Полициклический. Преобладает в холодное время года.

C. kolensis Lill. Массовый вид открытых частей водохранилища в зимне-весенний период.

C. fuscifer Claus. Редок. Единичные экземпляры. Прибрежье.

C. insignis Claus. Широко распространен в прибрежье в позднелетний-ранневесенний период. Многочислен.

C. vicinus Uljan. Повсеместен и многочислен в летний период.

Acanthocyclops viridis (Jur.). Прибрежье и придонные слои открытых частей водохранилища. В массе. Полициклический.

A. gigas (Claus). Обычен, но немногочислен в прибрежье в зимне-весенний период.

A. vernalis (Fisch.). Обычен, но немногочислен.

A. bisetosus (Rehb.). Обычен, но очень немногочислен.

A. bicuspidatus (Claus). То же.

Microcyclops bicolor (G. Sars). Прибрежье. В массе в летний период.

M. varicans (G. Sars). То же.

Mesocyclops leuckarti Claus. Массовый вид летнего планктона открытых частей водоема. Встречается и в прибрежье. Дициклический.

M. oithonoides G. Sars. Широко распространен и многочислен в летний период.

M. crassus (Fisch.). Обычен, но немногочислен в летнем планктоне.

M. rylovi Smirn. Редок. Прибрежье и временные водоемы осушной зоны.

M. dybowskii (Lande). Редок. Единичные экземпляры в прибрежье.

Сем. Diaptomidae

Eudiaptomus gracilis (G. Sars). Массовый вид планктона. Преобладает летом.

E. graciloides (Lilljeb.). То же.

Acanthodiaptomus denticornis (Wierz.). Небольшие прибрежные водоемы. Отдельные экземпляры в планктоне прибрежья.

Hemidiaptomus amblyodon (Marensz.). Массовый вид временных прибрежных водоемов, из которых попадает в водохранилище в период паводка.

Сем. Temoridae

Eurytemora lacustris (Pörpe). Обычна, но немногочисленна в летнем планктоне открытых участков.

E. velox (Lilljeb.). Обычна в летнем планктоне прибрежья. В отдельные годы многочисленна.

Heteroscope appendiculata G. Sars. Обычна, но немногочисленна в летнем планктоне открытых участков. Встречается также и в прибрежье. Моноциклическая.

H. saliens (Lilljeb.). Редка и единична. Временные водоемы. Случайно попадает в водохранилище.

Сем. Canthocamptidae

Canthocamptus staphylinus (Jur.). Обычен, но немногочислен в придонных слоях.

Bryocamptus minutus (Claus). Многочислен. Временные водоемы, прилегающие к водохранилищу, и небольшие лужи осушной зоны.

Отряд Isopoda

Asellus aquaticus L. В различных биотопах, преимущественно на грунтах с остатками травянистой и древесной растительности. Повсеместно в стоячих водоемах.

Отряд Amphipoda

Rivulogammarus lacustris (G. Sars). Редок и единичен, преимущественно среди остатков древесной растительности. Наиболее постоянным его местонахождением в 50-е годы были затопленные леса у Среднего Двора.

Chaetogammarus warpachowskyi (G. Sars). Составлял небольшую примесь в партии мизид, привезенных из Каунасского водохранилища и выпущенных в Шексинском плесе в июле 1969 г.

Pontogammarus obesus (G. Sars). То же.

Отряд Mysidacea

Paramysis lacustris Czern. (= *Mesomysis kowalewskyi* Czern.). Ввезен из Каунасского водохранилища и выпущен в Шексинском плесе в июле 1969 г.

P. ullskyi (C. Zern.). Был найден в р. Шексне в 1955 и 1958 гг. В последние годы не обнаружен.

Limnomysis benedeni Czern. То же.

Отряд Decapoda

- Astacus leptodactylus* Eschsch. На разных грунтах, предпочтительно плотных. Единично.
- Leander modestus* Heller. Ввезен из дальневосточного озера Ханко в 1957 и 1960 гг., но до сих пор в водохранилище не обнаружен, хотя в первую же зиму и весну было доказано, что может здесь перезимовывать и размножаться.

НАСЕКОМЫЕ (INSECTA)

Отряд Trichoptera

Сем. Hydroptilidae

- Agraylea multipunctata* Curt. Массовый вид. Повсеместно в прибрежных зарослях и медленно текущих притоках. Лёт: конец июня—август.
- Oxyethira costalis* Curt. Обычна, но немногочисленна. Прибрежные заросли водохранилища и медленно текущих притоков. Лёт: июнь—август.

Сем. Polycentropodidae

- Holocentropus picicornis* Steph. В мелких стоячих водоемах бассейна обычен, но немногочислен. В зоне зарослей водохранилища редок. Лёт: конец июня—середина августа.
- Cyrrus flavidus* McL. Мало заросшие участки побережья. Обычен на песчаном грунте и среди зарослей на участках с медленным течением. Лёт: середина июля—начало сентября.
- Neureclipsis bimaculata* L. Обычна и многочисленна на речных и слабо проточных участках. Предпочитаемые скорости течения 0.60—0.30 м/сек. Единично на открытом побережье. Лёт: июль—август.

Сем. Hydropsychidae

- Hydropsyche ornatula* McL. Обычна и многочисленна только на речных участках. Предпочитаемые скорости течения 0.80—0.50 м/сек. Плотные песчаные и гравелистые грунты. Одна полная генерация с периодом лёта июнь—август и частично вторая с летом в конце июля—начале сентября.

Сем. Phryganeidae

- Agrypnia pagetana* Curt. Массовый вид. Заросли открытого и закрытого побережья. Преимущественно на мелководьях. Две генерации. Лёт: июнь—середина июля, август—сентябрь.
- Phryganea grandis* L. Обычна и многочисленна в зоне зарослей. На песчано-илистом и илистом грунте малочисленна. Лёт: середина июля—август.
- Ph. bipunctata* Retz. Обычна и многочисленна в зоне зарослей. Встречается вместе с предыдущим видом, приблизительно одинакова по численности. Лёт: середина июля—первая декада августа.
- Dasytorgia obsoleta* Hag. Спорадически, но в большом количестве. Заросли закрытого побережья, мелководья. Лёт: конец июля—август.
- Oligotricha striata* L. Обычна, но немногочисленна. Прибрежные стоячие водоемы. Лёт: июль—август.
- Oligostomis reticulata* L. В мелких притоках водохранилища, где на участках с илистым грунтом может достигать высокой численности. Лёт: вторая половина мая.

Сем. Limnophilidae

- Ironoquia dubius* Steph. Только в мелких притоках водохранилища в районе Борка. Единично на песчано-илистом грунте, на бревнах и корягах, вместе с личинками *Chaetopteryx villosa* Fabr. и *Halesus interpunctatus* Zett. Лёт: август—сентябрь.
- Nemotaulius punctatolineatus* Retz. Известен только по двум экземплярам имаго и нескольким личинкам из района Борка. Личинки в сильно заиленных стоячих водоемах близ водохранилища.
- Glyptotaelius pellucidus* Retz. Единично в мелких заболоченных прибрежных водоемах и в медленно-текущих притоках.
- Grammotaulius signatipennis* McL. Обычен, но немногочислен. Мелкие стоячие водоемы близ водохранилища. Лёт: июль—август.

Limnophilus bipunctatus Curt. Обычен, но немногочислен в мелких стоячих и слабо проточных водоемах. Среди зарослей на песчано-илистом грунте. Лёт: конец июля—август.

L. decipiens Kol. Несколько экземпляров личинок и куколок из Волжского плеса.

L. griseus L. Обычен, но немногочислен. В отдельные годы в массе. Прибрежные заросли и мелкие стоячие водоёмы. Лёт: конец июня—июль.

L. incisus Curt. Обычен и многочислен. Мелкие постоянные и временные весенние водоёмы поймы. Лёт: июнь.

L. lunatus Curt. Только в мелких притоках водохранилища, немногочислен. Лёт: конец июля—август.

L. nigriceps Zett. Спорадически в прибрежных зарослях разного типа. Никогда не достигает высокой численности. Лёт: конец августа—сентябрь.

L. politus McL. Обычен и довольно многочислен. Прибрежные заросли разного типа. Лёт: август—сентябрь.

L. rhombicus L. Обычен, но немногочислен. Прибрежные заросли, песчано-илистые и илистые грунты открытого и закрытого побережья. Лёт: июнь—август.

L. sparsus Curt. Обычен и многочислен в сильно заросших водной растительностью весенних пойменных лужах. Окукливание часто в пересохшем водоёме, среди корней растительности. Лёт: июнь—начало июля.

L. stigma Curt. В зарослях прибрежной зоны редок и немногочислен. Обычен в весенних пойменных лужах, заболоченных дренажных канавах и медленно текущих мелких притоках, где может развиваться в массе. Лёт: июнь—июль. Единично до начала сентября.

L. centralis Curt. Единично на песчано-илистых грунтах водохранилища и в зарослях мелких притоков. Лёт: июнь—июль.

Phacopteryx brevipennis Curt. Немногочислен. Мелкие слегка заболоченные водоёмы побережья. Лёт: июль—август.

Anabolia sororcula McL. Обычна и обильна в мелких притоках, на песчано-илистом грунте, лишенном зарослей. На открытом песчаном побережье единична. Лёт: конец августа—сентябрь.

Potamophylax stellatus Curt. Найден только в ручье близ Борка, где обилён на песчано-илистом грунте. Лёт: июль—август.

Halesus interpunctatus Zett. Обычен и многочислен в мелких притоках на илистом, лишенном зарослей грунте. Часто на корягах. Лёт: конец августа—сентябрь.

Micropterna lateralis Steph. Обычна в мелких притоках. Весной в большом количестве на песчано-детритном грунте. Лёт: июнь—начало июля.

Chaetopteryx villosa Fabr. Найден только в ручье близ Борка, где обилён на илистом дне, корягах и ветках затопленного кустарника. Лёт: сентябрь—начало октября.

Сем. Brachycentridae

Brachycentrus subnubilus Curt. В верховьях Шексинского плеса, довольно многочислен на песчано-гравелистых грунтах. Лёт: июль—август.

Сем. Molannidae

Molanna angustata Curt. Обычна, но немногочисленна. На песчано-илистых грунтах открытого и закрытого побережья и в зарослях линееид. Лёт: июль—август.

M. albicans Zett. В тех же биотопах, что и предыдущий вид. В Шексинском и Моложском плесах. Немногочисленна. Лёт: июль.

Сем. Leptoceridae

Athripsodes annulicornis Steph. Единично на речном участке Волжского плеса. Плотные песчаные грунты, друсы дрейссены.

A. aterrimus Steph. Многочислен в мелких притоках на песчано-илистом грунте, среди зарослей осок и тростников. Лёт: июль.

A. fulvus Ramb. Единично в зоне зарослей побережья, в мертвых лесах и на плотно-песчаном грунте. Лёт: июль—август.

A. senilis Burm. Обычен, но малочислен. В зоне прибрежных зарослей, на плотных грунтах открытого и закрытого побережья, на слабом течении. Лёт: июль—первая декада августа.

A. cinereus Curt. Единично на песчано-илистом грунте открытых участков.

Athripsodes sp. Единично в различных частях водохранилища на участках со слабым течением.

Homilla sp. Найдены три экземпляра имаго в районе Борка.

Mystacides longicornis L. Массовый вид. Прибрежные заросли разного типа, песчаные грунты открытого и закрытого побережья. Лёт: середина июля—первая декада сентября.

- Trianaodes bicolor* Curt. Обычен и многочислен. Особенно высокая численность в зарослях амфибий и нимфей. Лёт: конец июня—август.
- T. conspersus* Ramb. В мелких, сильно заросших притоках водохранилища среди зарослей амфибий и нимфей. Единично.
- Oecetis furva* Ramb. Обычен и многочислен. В прибрежных зарослях различного типа и на илистых грунтах. Лёт: конец июня—август.
- Oe. lacustris* Pict. Обычен и многочислен. Преимущественно на песчано-илистом грунте и в зарослях амфибий. Лёт: конец июня—июль.
- Oe. ochracea* Curt. Обычен и многочислен. На песчано-илистом грунте и в зарослях различного типа. Лёт: конец июня—август.

Отряд Diptera

Сем. Chironomidae

- Anatopynia plumipes* (Fries.). Повсеместно, но относительно немногочисленна. Личинки в прибрежье на темных илах с большой примесью растительных остатков. Лёт: в мае.
- Psectrotanypus varius* (Fabr.). Обычен, но относительно немногочислен. Личинки в прибрежье и в прилегающих мелких водоемах. Лёт: в мае.
- Procladius choreus* (Mg.). Повсеместно, иногда в массе. Личинки часто многочисленны на серых и темных илах в прибрежье, на старых руслах рек, в открытой части водохранилища на песках, затопленных почвах, торфянистых и переходных илах. Лёт: июнь—август.
- P. ferrugineus* (Kieff.). Повсеместно, относительно многочислен. Биотопы личинок те же, что у предыдущего вида. Лёт: июнь—август.
- P. nigriventris* (Kieff.). То же. Лёт: май—август.
- Psilotanypus rufovitatus* (van der Wulp.). Повсеместно, относительно немногочислен. Личинки в прибрежье, на старых руслах и в стоячих водоемах на серых и темных илах, на песках, на глубинах от уреза воды до 18 м. Лёт: июнь—август.
- Tanypus punctipennis* (Mg.). Редок. Единичные личинки в прибрежье. Лёт: в июне.
- Clinotanypus nervosus* (Mg.). Единичные имаго в районе Борка. Личинки в прилегающих мелких водоемах и в слабопроточных участках ручья близ Борка на илах с большой примесью органических остатков. Лёт: в июле.
- Natarsia punctata* (Fabr.). Один экземпляр имаго найден в районе Борка в июне.
- Arctopelopia griseipennis* (van der Wulp.). Несколько имаго выведены из личинок. Личинки в ручье близ Борка на заиленном песке. Лёт: в августе.
- Rheopelopia maculipennis* (Zett.). Один экземпляр имаго найден в районе Борка в июле.
- Conchapelopia melanops* (Wied). Два экземпляра имаго в районе Борка в июне и июле.
- C. pallidula* (Mg.). Один экземпляр имаго найден в районе Борка в июле.
- Telmatopelopia nemorum* (Goetgh.). Обычна. Личинки иногда в изобилии в мелких стоячих водоемах близ водохранилища. Единично в пересыхающем прибрежье. Лёт: в мае—начале июня.
- Paramerina cingulata* (Walk.). Несколько имаго в районе среднего течения р. Сить в августе.
- Monopelopia tenuicalcar* (Kieff.). Один экземпляр имаго найден в районе Борка в июле.
- Ablabesmyia phaita* (Eggert.). Имаго повсеместно в массе. Личинки в прибрежье и мелких прилегающих водоемах среди растительности. Лёт: май—июль.
- A. monilis* (L.). Многочисленные имаго повсеместно. Личинки в прибрежье, среди растительности, на камнях, на крушом песке. Лёт: июнь—август.
- A. longistyla* Fittkau. Многочисленные имаго в районе среднего течения р. Сить в августе.
- Potthastia campestris* Edw. Единичные личинки на заиленных грунтах.
- Potthastia longimana* (Kieff.). Два имаго найдены близ Борка в мае.
- Proclamesa olivacea* (Mg.). Обычен, иногда в массе, в районе больших и малых притоков. Личинки на заиленном песке, в слабопроточных участках. Лёт: в мае.
- Odontomesa fulva* (Kieff.). Обычна в малых притоках. Личинки на песчаных, слабо заиленных грунтах, на участках с медленным течением. Первый лёт: конец мая—начало июля; второй: конец августа.
- Brillia longifurca* Kieff. Два имаго найдены в районе Борка в начале мая.
- B. pallida* Spärk. Единичные личинки на камнях в слабопроточном участке ручья близ Борка.
- Eurycnemus crassipes* (Panz.). Несколько имаго на берегу р. Шексны выше г. Черешовца в июле.
- Diplocladius cultriger* Kieff. Обычен в малых притоках, личинки (иногда в массе) на заиленных песках. Лёт: конец апреля—начало мая.
- Trissocladius megastylus* Shilova. Многочисленные личинки и куколки во временных лужах близ водохранилища. Лёт: в первой—второй декаде мая.

- Eukiefferiella breviculcar* (Kieff.). Два имаго найдены в районе Борка в мае.
- E. longipes* Tshern. Многочисленные личинки на камнях в проточных участках ручья Суножки. Лёт: в июле.
- Orthocladius consobrinus* (Holmgh.). Редок. Единичные личинки в прибрежье близ Борка. Лёт в июне.
- Cricotopus algarum* Kieff. Один экземпляр имаго найден в районе Борка в июне.
- C. bituberculatus* Goetgh. Многочисленные имаго в районе Волжского плеса в июне.
- C. dizonias* (Mg.). Редок. Единичные имаго в районе Волжского плеса в июне и июле.
- C. pilitarsis* Zett. Редок. Один экземпляр имаго выведен из личинки в июле. Личинки в прибрежных стоячих водоемах.
- C. silvestris* (F.). Повсеместно в массе. Личинки — обрастатели, прикрепляют домики к растениям, корягам, в массе развиваются на камнях, в открытой части водохранилища на подводных частях биев, пирамид, вех. Лёт: июнь—август.
- C. tibialis* (Mg.). Один экземпляр имаго найден в районе Борка в июле.
- Acricotopus ligidus* (Staeg.). Редок. Имаго в районе Борка. Единичные личинки в прибрежье близ Борка на темном иле. Лёт: в начале мая.
- Psectrocladius psilopterus* Kieff. Обычен. Личинки на песке открытого прибрежья на глубинах от уреза воды до 2 м. Лёт: июнь—август.
- P. obuius* (Walk.). Редок. Единичные личинки в стоячих прибрежных водоемах и лесных лужах. Лёт: май—июнь.
- P. simulans* Johan. Обычен. Личинки в мелких, сильно заросших прибрежных водоемах. Лёт: в мае.
- Microcricotopus bicolor* (Zett.). Редок. Единичные имаго в Борке. Личинки в прибрежье и в стоячих водоемах близ Борка, живут свободно среди растительности.
- Bryophaeonocladus aestivus* Brund. Имаго многочисленны. Личинки в почве близ прибрежья водохранилища. Лёт: в мае.
- Limnophyes pusillus* Eat. Имаго в районе Борка многочисленны в мае.
- Metriocnemus fuscipes* (Mg.). Редок. Единичные имаго близ малых притоков в мае.
- Parametriocnemus stylatus* (Kieff.). Обычен. В больших и малых притоках. Лёт: май—август.
- Smittia aterrima* (Mg.). Имаго в районе Борка в мае.
- S. edwardsi* Goetgh. То же.
- Lapposmittia parvibarba* (Edw.). Многочисленные личинки и куколки во временных водоемах в районе Борка. Лёт: в начале мая.
- Thienemanniella* sp. Многочисленные личинки и куколки на камнях в ручье близ Борка.
- Corynoneura celeripes* Winn. Имаго повсеместно, многочисленны. Личинки в прибрежье и прилегающих стоячих водоемах, живут свободно среди растительности. Лёт: май—август.
- C. edwardsi* Brund. Редок. Несколько имаго выведены из личинок. Личинки в мелких прилегающих к водохранилищу водоемах. Лёт: в мае.
- Pentapedilum sordens* (van der Wulp.). Имаго повсеместно, многочисленны. Лёт: июнь—август.
- P. exectum* Kieff. Единичные личинки на серых илах в р. Суде.
- P. tritum* (Walk.). Редок, единичные имаго в районе Борка в июне—июле.
- P. uncinatum* Goetgh. Личинки обильны в стоячих, в том числе временных водоемах близ водохранилища, единично в прибрежье. Лёт: в мае.
- Lenzia flavipes* (Mg.). Четыре имаго найдены в районе Борка в июле—августе.
- L. punctipes* (Wied). Имаго единичны, но встречаются относительно часто в районе Борка в июле—августе.
- Pseudochironomus prasinatus* (Staeg.). Немногочисленные имаго в районе Шексинского плеса, личинки в том же плесе на серых илах с большой примесью песка на глубине до 6 м.
- Chironomus anthracinus* Zett. Редок, но в районе Углицкого водохранилища имаго и личинки встречены в массе. Лёт: май—начало июня.
- Ch. cingulatus* Mg. Повсеместно в массе. Личинки в прибрежье и прибрежных водоемах. Лёт: май—июль.
- Ch. dorsalis* Mg. Немногочислен, но встречается часто. Личинки в прибрежье и прилегающих водоемах. Лёт: май—август.
- Ch. macani* Freeman. Немногочисленные имаго в районе Борка с июня по август. В большом количестве на Волге в районе г. Мышкина в июне.
- Ch. plumosus* L. Повсеместно в массе. Личинки в прибрежье и открытой части водохранилища, на серых сапропелевых илах и плотных серых почвах на глубине до 18 м (наибольшая численность 2000 экз./м², биомасса 40 г/м²). В прибрежье вылетает дважды — в мае и августе, на глубинах более 2 м один раз — в июне.
- Ch. pilicornis* Fabr. Многочисленные имаго повсеместно. Личинки в прибрежье и прилегающих водоемах. Лёт в первой половине мая.

- Camptochironomus grandivalva* Shilova. Два экземпляра найдены близ Борка в конце июня.
- C. pallidivittatus* Malloch. Повсеместно в массе. Личинки в прибрежной зоне, преимущественно на илах на глубине до 2 м. Лёт: июнь—август.
- C. tentans* F. Повсеместно в массе. Личинки в защищенном и открытом прибрежье на коричневато-серых илах и супесчаной серой почве на глубине до 2 м (наибольшая численность 7000 экз./м², биомасса 40 г/м²). Лёт: июнь—август.
- Einfeldia carbonaria* Mg. Немногочисленна, но обычна. Личинки в прибрежье и прибрежных стоячих водоемах на плотных почвах. Лёт: середина июня—середина августа.
- E. longipes* Staeg. Редка. Единичные экземпляры в районе Борка и г. Мышкина в июне—августе.
- E. paganà* Mg. Повсеместно, имаго многочисленны. Лёт: июнь—август.
- Limnochironomus lobiger* Kieff. Имаго немногочисленны. Личинки в прибрежье, в устьях рек и в прилегающих водоемах на сером иле. Лёт: июнь—август.
- L. nervosus* (Staeg.). Имаго повсеместно, многочисленны. Личинки преимущественно в прибрежье. Лёт: конец мая—август.
- L. pulsus* Walk. Многочисленные имаго в районе Борка и на берегах малых рек. Лёт: июнь—август.
- L. tritonus* Kieff. Два имаго найдены в районе Борка в июле.
- Cryptochironomus albofasciatus* Staeg. Немногочисленные имаго повсеместно в июне—августе.
- C. defectus* Kieff. Редок. Личинки в прибрежных водоемах на илах на глубине до 2 м. Лёт: в июле.
- C. obreptans* Walk. Многочисленные имаго повсеместно. Личинки в прибрежье, в открытой части и в прилегающих к водохранилищу стоячих водоемах на песках и илах. Лёт: конец июня—начало сентября.
- C. psittacinus* Mg. Редок. Различные участки водохранилища. Личинки на песках и илах. Лёт: июнь—июль.
- C. redekei* Krus. Немногочисленные имаго повсеместно. Личинки и куколки в прибрежье и открытой части на заиленных песках и сапропелевых илах с примесью песка на глубине до 18 м. Лёт: июнь—июль.
- C. supplicans* Mg. Немногочисленные имаго повсеместно. Личинки преимущественно в прибрежье и на бывших руслах рек на илах и заиленных песках. Лёт: июнь—начало августа.
- C. ussuriensis* Goetgh. Немногочисленные имаго повсеместно. Личинки в прибрежье и в открытой части на илах разного типа и заиленных песках; наибольшая плотность (160 экз./м²) на серых сапропелевых илах, где в массе развивается основной корм этого вида — тубифициды. Лёт: июнь—июль.
- C. vulneratus* Zett. Редок. Немногочисленные личинки и куколки в прибрежье и на старых руслах рек на заиленных песках и сапропелевых илах на глубине до 18 м. Лёт: конец июня—июль.
- Parachironomus arcuatus* Goetgh. Имаго многочисленны, повсеместно. Личинки в домках из ила и водорослей в прибрежье. Первый вылет в конце мая—середине июня, второй — в конце июля—августе.
- P. biannulatus* Staeg. Имаго многочисленны, повсеместно. Личинки — обрастатели разлагающихся растений. Лёт: середина июня—август.
- P. kuzini* Shilova. Массовый вид. Личинки в весенних лужах близ водохранилища, в IV возрасте питаются водными животными и икрой лягушек. Лёт: первая половина мая.
- P. longiforceps* Kieff. Имаго многочисленны, повсеместно. Ранние преимагинальные стадии получены из кладок в лаборатории, личинки III—IV возраста, по-видимому, паразитируют в каком-то водном животном. Лёт: вторая половина июня—конец июля, единично в августе.
- P. monochromus* (van der Wulp.). Редок, только имаго найдены в районе Борка в июне и августе.
- P. nigronitens* Edw. Немногочисленные имаго в различных районах близ водохранилища в июне—августе.
- P. parilis* (Walk.). Имаго немногочисленны, но обычны в районе Борка в июне—августе.
- P. tener* Kieff. Имаго повсеместно, многочисленны. Личинки на сапропелевых илах на глубине до 18 м. Лёт: июль—август.
- P. vitiosus* Goetgh. Имаго повсеместно, многочисленны. Личинки на плотных грунтах с примесью растительных остатков, в массе в районе г. Мышкина. Лёт: июнь—август.
- Harnischia fuscimana* Kieff. Повсеместно, имаго единичны. Личинки в прибрежье и в открытой части на черных и серых илах с примесью песка на глубине 2—16 м. Лёт: в августе.

- H. pseudosimplex* Goetgh. Повсеместно, имаго многочисленны. Местообитания личинок те же, что у предыдущего вида. Лёт: середина июня—июль.
- H. virescens* Mg. Крайне редок. Только имаго найдены близ Борка и на берегах малых притоков водохранилища в августе.
- H. viridula* F. Немногочисленные имаго близ Борка. Личинки в прибрежье, на бывшем русле Волги близ Борка, в соседних малых реках на сапропелевых темных и серых илах, часто с примесью песка, на глубине 2—18 м. Лёт: середина июля—август.
- Endochironomus albipennis* Mg. Повсеместно в массе. Личинки в прибрежье. Обрастатели, строят домики, которые прикрепляют к живым растениям. Две сильно растянутые, заходящие одна за другую генерации. Лёт: июнь—август.
- E. impar* Walk. Повсеместно, имаго многочисленны. Личинки минируют отмершие растения. Лёт: 1-й генерации — первая половина мая, 2-й — конец июля—август.
- E. tendens* F. Повсеместно, имаго многочисленны. Личинки в прибрежье, минируют живые и отмершие растения. Лёт: июнь—август.
- Demeijerea rufipes* L. Повсеместно, но единично. Личинки внутри губки (*Spongilla lacustris* L.). Лёт: конец июля—середина августа.
- Lipiniella arenicola* Shilova. Повсеместно в массе. Личинки преимущественно в открытом прибрежье на заиленных песках, на глубинах от уреза воды до 6 м. Наибольшая численность (6740 экз./м²) и биомасса (48 г/м²) на песках в районе Первомайских островов. Первый вылет в конце июня, второй — в конце июля—августе.
- Glyptotendipes barbipes* Staeg. Два имаго найдены близ Борка в августе.
- G. glaucus* Mg. Повсеместно в массе. Личинки в прибрежье, прикрепляют домики к живым растениям, минируют отмершие водные растения и древесину. Лёт: июнь—август.
- G. gripekoveni* Kieff. Пять экземпляров имаго найдены в районе Борка. Личинки минируют живые и отмершие растения. Лёт: июль—август.
- G. imbecillis* Walk. Повсеместно, имаго многочисленны. Личинки минируют живые растения. Лёт: июнь—август.
- G. manciunianus* Edw. Крайне редок. Немногочисленные имаго в районе Борка в июне.
- G. paripes* Edw. Повсеместно, имаго многочисленны. Личинки в прибрежье, в открытой части и в стоячих водоемах, преимущественно на затопленных почвах и на плотных грунтах. Лёт: июнь—август.
- G. varipes* Goetgh. Имаго встречается единично, но относительно часто. Многочисленные личинки и куколки внутри колоний мшанки *Plumatella fungosa* (Pall.). Лёт: июнь—август.
- Stenochironomus fascipennis* (Zett.). Редок. Единичные имаго близ малых притоков в июле—августе. Личинки минируют отмершую древесину.
- S. gibbus* Fabr. Редок. Имаго в районе Борка и г. Мышкина в июне и июле.
- Paratendipes albirmanus* (Mg.). Личинки в водохранилище на глубине до 8 м редки. В малых притоках обычны. В массе в ручье близ Борка на заиленном песке при слабом течении, на глубине до 0.5 м. Лёт: май—первая декада июля.
- Paralauteborniella nigrochalteralis* (Mall.). Имаго повсеместно, многочисленны. Личинки (иногда в массе) на сапропелевых илах в бывших руслах рек и в малых притоках. Лёт: начало июня—первая декада августа.
- Microtendipes chloris* (Mg.). Обычен. Личинки единично в прибрежье и в стоячих водоемах близ водохранилища, в массе в ручье близ Борка. Лёт: май—июнь.
- M. pedellus* (de Geer). Относительно редок. Имаго в районе Борка. Лёт: июнь—август.
- Stictochironomus histrio* Fabr. Редок. Имаго в районе Борка в начале июня и начале августа.
- S. crassiforceps* (Kieff.). Повсеместно в массе. Личинки на илах и заиленных песках, на глубинах от уреза воды до 18 м (преимущественно на глубине 2—5 м). Лёт: середина мая—первая декада июня.
- Polypedium amaenum* Goetgh. Два имаго найдены в районе Борка в июне.
- P. convictum* (Walk.). Немногочисленные имаго близ Борка и в районе р. Согожи в июле и августе.
- P. nubeculosum* (Mg.). Имаго повсеместно, но единично. Личинки на серых илах и заиленных песках на глубинах от уреза воды до 18 м. Лёт: июнь—август.
- P. pullum* (Zett.). Обычен, многочислен. Личинки в изобилии в прибрежье и в открытой части на серых и темных илах и заиленных песках. Лёт: июнь—август.
- P. scalaenum* Schr. Несколько имаго выведены из личинок в июне. Личинки близ Борка в прибрежье на глубине 1.5—2.0 м на мелком, слегка заиленном песке, а также на бывшем русле Волги на сером сапропелевом иле с примесью песка, на глубине до 16 м.
- Micropsectra praecox* Mg. Обычен, имаго многочисленны. Личинки в массе в слабoproточных участках малых притоков на заиленных песках, единично в прибрежье. Лёт: май—июль.

Cladotanytarsus mancus (Walk.) Edw. Повсеместно в массе. Личинки в прибрежье и открытых частях на серых илах и заиленных песках. Лёт: июнь—июль.

Paratanytarsus quintuplex Kieff. Несколько имаго в районе Борка в конце августа.

P. laetipes Zett. То же.

P. intricatus Goetgh. Один экз. имаго найден в районе Волжского плеса в августе.

P. austriacus Kieff. Одно нахождение имаго в районе Борка в августе.

Stempellina almi Brund. Имаго в районе Волжского плеса в массе. Лёт: июнь—август.

S. subglabripennis Brund. Имаго в районе Волжского плеса, многочисленны. Лёт: июнь—август.

Stempellinella minor Edw. Один экз. имаго найден в районе Волжского плеса в июне.

Tanytarsus lacteipennis Goetgh. Несколько имаго близ малых притоков в мае.

T. verralli Goetgh. Несколько имаго собраны в районе Борка в июне, в районе устья р. Кондоши в июле.

T. lestagei Goetgh. Обычен. Имаго в районе Волжского плеса в массе. Лёт: май—август.

T. excavatus Edw. Несколько имаго в районе Борка в июле. Многочисленные личинки в прибрежных водоемах.

T. incisus Reiss. Редок. Имаго в районе Волжского плеса и устье р. Сить. В июле.

РЫБЫ

Сем. Acipenseridae

Acipenser ruthenus L. — стерлядь. Водилась в Волге и Шексне. После зарегулирования стока ловится единичными экземплярами в соответствующих плесах водохранилища. Вселена в 1955 г. икрой и разновозрастными особями. Места икрометания в водохранилище не найдены.

Сем. Salmonidae

Stenodus leucichthys nelma (Pall.) — нельма. Разновозрастными особями завезена из Кубенского озера в период с 1955 по 1958 гг., но только единичные экземпляры ежегодно попадают в уловах в Шекснинском плесе. Поймка рыб разных возрастов свидетельствует все же о естественном размножении нельмы в водохранилище. Нерестится осенью, видимо, в малых реках, впадающих в водохранилище.

Coregonus albus *infrasp. ladogensis* Pravdin — ладожский рипус. Вселен в 1945 и 1955 гг. икрой на стадии выклева. Единично встречался в уловах наряду с другими сигами. В последние годы не обнаружен.

C. sardinella vesticus Drjagin — белозерская ряпушка. Проникла по Шексне из Белого озера. К 1950 г. расселилась по всему водохранилищу и достигла значительной численности, дальнейшему росту препятствует зимняя сработка уровня и частичное осушение нерестилищ. Икрометание во время ледостава на песчаных участках с глубинами от 1,5 м и более. Промыслом не используется.

C. lavaretus ludoga Poljakow — сиг-лудога. Вселен икрой на стадии выклева в 1955 г. В 1957 г. было поймано 46 сеголетков. В течение последующих лет единично встречался в промысловых уловах. В настоящее время в водохранилище отсутствует.

C. lavaretus maraenoides Poljakow — чудской сиг. Вселен в 1955 г. икрой на стадии выклева. В 1959 и 1960 гг. было выловлено 5 половозрелых рыб с резорбирующимися половыми продуктами. Единично встречался в промысловых уловах. В последние годы не обнаружен.

C. lavaretus nelmusca Pravdin — сиг-нельмушка. 3,6 тыс. производителей вселено из Кубенского озера с 1955 по 1958 гг. В настоящее время единичные экземпляры разных возрастов попадают в уловах в тех же районах, что и нельма.

Сем. Osmeridae

Osmerus eperlanus eperlanus m. *spirinchus* Pall. — озерная корюшка, сеток. Проник по Шексне из Белого озера. В 1945 г. было ввезено 10 тыс. производителей. Сеток расселился по всему водохранилищу и к 1948 г. достиг высокой численности, которая, как у большинства короткоциклового рыб, подвержена значительным колебаниям по годам в зависимости от водного режима. Нерестует в водохранилище и в реках. Икрометание в апреле—мае. За последние годы продолжительность жизни сетка увеличилась с 1—3 до 6 лет, стали встречаться крупные особи, напоминающие типичную корюшку. Питается планктоном и молодью других рыб, в свою очередь является одним из основных объектов питания хищников. Промыслом используется слабо.

Сем. Esocidae

Esox lucius L. — щука. Основное местообитание — прибрежная зона, частично выходит в открытую часть водохранилища. В первый период формирования фауны водохранилища дала резкую вспышку численности, которая в настоящее время сильно снизилась вследствие размыва берегов и сокращения площадей прибрежной растительности. Размножается на защищенных мелководьях. В годы низкого уровня нерестилищами не обеспечена. Зимой при падении уровня много молоди гибнет в остаточных водоемах. Широко используется промыслом и является полезным хищником-мелиоратором.

Сем. Cyprinidae

Rutilus rutilus (L.) — плотва. Массовый, распространенный по всему водохранилищу вид. Мечет икру в прибрежье на прошлогодней растительности, размытых корнях, торфах, древесных остатках. Очень неприхотлива. До семилетнего возраста основная масса особей держится на мелководьях, питается бентосом, планктоном и растительностью. Старшие возрастные группы (преимущественно самки) уходят в открытое водохранилище и поедают дрейссену; по товарным качествам они не уступают лещу и представляют интерес для промысла. Мелкая плотва широко используется хищниками.

Leuciscus leuciscus (L.) — елец. Реофильный вид. В начальные периоды формирования фауны водохранилища встречался в уловах единично. После размыва берегов и первичных грунтов, с образованием обширных песчаных пляжей и прекращением зимних заморозов численность ельца возросла. В настоящее время он обычен в Волжском, Моложском и в верховьях Шекснинского плесов, иногда встречается и в других районах водохранилища. Нерестится в конце апреля—начале мая, места икротметания не найдены.

L. cephalus (L.) — голавль. Обитал в Волге. Был отмечен в водохранилище в первые годы. В настоящее время встречается в верховьях притоков.

L. idus (L.) — язь. Обычен в водохранилище. Обитает преимущественно в заливах и устьях рек. Икротметание ранней весной, одновременно со щукой, в прибрежной зоне водохранилища и на бывших поймах рек. Субстрат — прошлогодняя растительность, размытые корни, торф, ветки кустарников. Численность молоди почти ежегодно высокая, тогда как взрослые особи в промысловых уловах почти не имеют значения.

Aspius aspius (L.) — жерех. Реофильный вид, обычен для Волги. Из разных участков водохранилища встречается в уловах лишь единичными экземплярами, чаще в Шекснинском плесе. Места икротметания в водохранилище неизвестны.

Tinca tinca (L.) — линь. В водохранилище попал из водоемов зоны затопления. Достигал значительной численности в начальный период формирования фауны водохранилища и играл существенную роль в промысле. Встречались особи весом 3 кг и более. Обитал в районах больших массивов затопленного леса, главным образом в водах Дарвинского заповедника. Нерест порционный (в июне, июле и августе). Икра откладывается на мелководьях на зеленую растительность. Не реагирует на снижение уровня и не отходит на зимовку в центральную часть водоема. Во время зимнего замора 1957/58 г. почти полностью вымер и при изменившихся условиях (разрушение затопленных лесов и размыв берегов) численность его не восстановилась. Встречается единично в отдельных участках прибрежных мелководий.

Gobio gobio (L.) — пескарь. Обычен в Волге. В водохранилище и его притоках встречается повсеместно на песчаных грунтах. Ловятся преимущественно рыбы младших возрастов, единично. Нерестится весной несколько раньше плотвы или одновременно с ней. Икру откладывает на размытые корни растений на участках с песчаным дном или на камни.

Alburnus alburnus (L.) — уклей. Эврибионтный вид, обитавший в Волге и других реках, стал массовым и в водохранилище. Обитает в целагиали, на нерест подходит на мелководья, икротметание порционное в мае—июне. Икра откладывается на растительность и на любой твердый субстрат. Молодь держится в прибрежной зоне, часто среди растительности вместе с молодью густеры. Несмотря на высокую численность, промыслом не используется. Наряду с обычной формой встречается широкотелая уклей (*Alburnus alburnus* m. *lacustris* Heck.).

Blicca bjoerkna (L.) — густера. Обычна в бассейне Волги. В водохранилище стала массовым видом. Взрослая обитает главным образом над бывшими поймами. Нерест в зависимости от погоды несколько растянут (с середины мая до середины июня). У большинства особей икротметание единовременное. Нерестится на заросших мелководьях, где в течение лета держится и молодь. Серьезного промыслового значения не имеет.

Abramis brama orientalis Berg — лещ. Был обычен в бассейне Волги, а в водохранилище стал основным промысловым видом. Уловы достигли максимума в 1956—1960 гг.

В настоящее время численность падает ввиду сокращения нерестовых площадей. Населяет все водохранилище. Популяция состоит из отдельных локальных стад, каждое из которых приурочено к определенному нерестовому району. Икрометание в мае в защищенных участках побережья на прошлогодней растительности. В маловодные годы субстратом не обеспечен, икра откладывается на торфяниках и сохранившихся древесных остатках. Молодь до осени держится в прибрежье, неполовозрелые особи нагуливаются обычно на пойме, а крупные — на бывших руслах больших рек.

A. sapa (Pall.) — белоглазка. Реофильный вид, обитавший в Волге и ее притоках. В водохранилище в первые годы встречалась сравнительно широко. В настоящее время ловится единично в верхней части Шексинского плеса. Падение численности вызвано исчезновением нерестилищ; икра откладывается в проточных участках на твердые грунты.

A. ballerus (L.) — синец. Широко распространен в бассейне Волги. В водохранилище нашел благоприятные условия размножения, питания и достиг высокой численности. Икрометание в мае в прибрежной зоне на прошлогодней растительности, другие субстраты использует неохотно; в маловодные годы нерестилищами не обеспечен. Молодь первое время держится среди растительности, но довольно скоро ее основная масса несколько отходит от берегов, хотя в открытой части водохранилища скоплений не образует. Взрослые особи встречаются повсеместно. Играет существенную роль в промысле. В отличие от других водоемов, в Рыбинском водохранилище обладает лучшим темпом роста, упитанностью и жирностью, чем в реках, дает отличный товарный продукт.

Pelecus cultratus (L.) — чехонь. Обычна в бассейне Волги. В водохранилище достигла значительной численности и высоких товарных качеств к 1951 г. В период с 1956 по 1960 г. играла заметную роль в промысле. Обитатель пелагиали. Рыбы младших возрастных групп — планктофаги, взрослые — хищники. Нерестится на плотных грунтах (глинистых) в местах циркуляционных течений и выхода грунтовых вод. В последнее время в связи с заиливанием нерестилищ и нарушением воспроизводства численность чехони резко упала и она потеряла промысловое значение.

Carassius carassius (L.) — золотой карась. В водохранилище попал из водоемов зоны затопления. В период с 1956 по 1960 г. достиг значительной численности и играл заметную роль в промысле на участках, защищенных затопленными лесами. Нерест порционный с июня по август. Икра откладывается на мягкую растительность, преимущественно на ряску. Как и лень, погиб в массе зимой 1957/58 г. В настоящее время встречается единично.

Cyprinus carpio L. — сазан. В Верхней Волге встречался в небольшом количестве, в водохранилище дополнительно ввозились с 1944 по 1949 г. сеголетки и производители. В течение ряда лет промыслом добывались единичные экземпляры. В последнее время не встречается.

Cobitis taenia L. — щиповка. Обычна в водоемах бассейна Волги. В водохранилище и его притоках ее численность значительна. Обитает в прибрежной зоне, заливах и речках на участках с илистым дном, часто среди растительности. Размножается весной. Питается разнообразными придонными, планктонными и зарослевыми беспозвоночными.

C. sibirica Gladkov — сибирская щиповка. Также обычна в водоемах бассейна Волги. В водохранилище и его притоках встречается часто. Обитает на открытых прибрежных мелководьях с песчаным дном. Питается бентосом. Размножается в мае—июне в прибрежье. Икринки приклеиваются к нитчатке, к другим растениям и к плавающим растительным остаткам. Промыслового значения оба вида щиповок не имеют.

Misgurnus fossilis (L.) — вьюн. Обитатель речных стариц и мелких озер. В водохранилище отсутствует. Иногда встречается в его притоках.

Сем. Siluridae

Silurus glanis L. — европейский сом. Обитал раньше в Волге и ее притоках, сохранился единично в водохранилище, главным образом в районе бывшего русла Шексны. В последние годы численность его возросла, в Волжском плесе в уловах стала встречаться и молодь, что говорит об улучшении условий размножения. Нерестилища в водохранилище не изучены. Икрометание весной и в начале лета.

Сем. Anguillidae

Anguilla anguilla (L.) — речной угорь. Был вселен личинками в озеро Селигер и мигрировал вниз по Волге. Были случаи поймки в Рыбинском и нижележащих водохранилищах. Вероятнее всего, в Рыбинском водохранилище не задерживается.

Сем. Gadidae

Lota lota (L.) — налим. Обычен в бассейне Волги. В водохранилище нашел благоприятные условия обитания и расселился по всему водоему. Размножается в конце декабря—январе на песчаных грунтах. За последнее время в связи с переформированием грунтов исчезли нерестилища в речных плесах, а вместе с этим сильно снизилась численность этих локальных стад. Одновременно несколько возрастает численность налима в открытых участках водохранилища. Молодь на ранних стадиях мигрирует в прибрежье и держится до осени на мелководных закоряженных или каменистых участках, а также среди растительности.

Сем. Percidae

Lucioperca lucioperca (L.) — судак. Обычен в бассейне Волги. В водохранилище достиг высокой численности в 50-х годах. Наиболее ценный промысловый вид. В водохранилище имеется две экологические формы: одна размножается на озерных нерестилищах, другая заходит в реки. За последние годы в связи с исчезновением озерных нерестилищ воспроизводство этой части популяции судака нарушилось, что обусловило общее снижение численности. Размножается в мае, основная масса молоди на ранних стадиях мигрирует в открытые участки водоема, где до осени питается планктоном. Некоторое количество сеголетков остается близ берегов и хищничает. Взрослый судак пищей обеспечен, обитает в открытых участках водохранилища. В конце лета почти ежегодно значительная часть молоди гибнет, причины этого не установлены.

Lucioperca volgensis (Gmel.) — берш. Реофильный вид, был обычен в бассейне Волги. В водохранилище сохранился в верховьях Шекснинского плеса. Почти не имеет промыслового значения. Икрометание в мае.

Perca fluviatilis L. — окунь. Массовый вид. В больших массивах затопленных лесов нашел прекрасные условия размножения. Икрометание в конце апреля—начале мая. Субстратом для икры служат любые твердые предметы. Обитает по всему водохранилищу: в открытых участках — крупные, хищничающие особи, у берегов — медленнорастущие с питанием смешанного типа. Существенной роли в промысле не играет, но является основным объектом спортивного рыболовства. Сеголетки окуня в массе потребляются всеми видами хищных рыб.

Acerina cernua (L.) — ерш. Массовый вид. Встречается повсеместно как в открытом водохранилище, так и в прибрежной зоне, избегает густых зарослей. Нерест порционный (в мае), икра откладывается на редкую растительность или прямо на грунт на участках с песчаным дном. Промыслом не используется. Объект питания хищников.

Сем. Cottidae

Cottus gobio L. — подкаменщик. Обитал раньше в Волге. В водохранилище сохранился в малой численности на небольших участках с каменистыми грунтами в районе Рожновского мыса и по северо-восточному прибрежью.

П А Р А З И Т Ы Р Ы Б

ПРОСТЕЙШИЕ (PROTOZOA)

Отряд Myxosporidia

Сем. Myxidiidae

Myxidium lieberkühni Bütschli. Щука (мочевой пузырь). Повсеместно, круглогодично, много.

M. pfeifferi Auerb. Лещ (желчный пузырь). Мало, преимущественно зимой.

Zschokkella nova Klok. Плотва (желчный пузырь). Мало.

Сем. Sphaerosporidae

Chloromyxum fluviatile Thel. Лещ, чехонь (желчный пузырь). Мало.

Сем. Myxosomatidae

Myxosoma dujardini Thel. Плотва, синец (жабры). Мало.

Сем. Myxobolidae

- Myxobolus carassii* Klok. Окунь (жабры). Мало. Налим (жабры). Мало, преимущественно Волжский плес.
M. dispar Thel. Плотва, лещ, густера (жабры). Мало, но зимой больше.
M. ellipsoides Thel. Лещ (жабры). Мало.
M. exiguus Thel. Лещ (жабры). Зимой много, в остальные сезоны года мало.
M. macrocapsularis Reuss. Плотва (жабры). Мало.
M. magnus Awer. Ерш (стекловидное тело глаза).
M. musculi Keyssel. Чехонь (мышцы). Мало.
M. mülleri Bütschli. Лещ, густера (жабры). Много весной, в остальные сезоны мало.
M. oviformis Thel. Лещ, густера (жабры). Мало.
M. pseudodispar Gorbun. Плотва (жабры, мышцы). Мало.
M. sandrae Reuss. Судак, берш (жабры, жаберные крышки, кожа, плавники, роговица глаза). Повсеместно. Особенно много зимой.
Henneguya coeplini (Gurley). Ерш (жабры). Обычно мало, больше в Шекснинском плесе.
H. lobosa (Cohn). Щука (жабры). Мало.
H. oviperda (Cohn). Щука (гонады). Особенно много зимой и весной.
H. psorospermica Thel. Щука (жабры). Мало.

Отряд Microsporidia

Сем. Nosematidae

- Glugea anomala* (Moniez). Налим (плавники). Мало.

Отряд Holotricha

Сем. Chlamydodontidae

- Chilodonella cyprini* (Moroff). Лещ, плотва, язь, густера (жабры). Мало.

Сем. Ophryoglenidae

- Ichthyophthyrus multifiliis* Fouquet. Лещ, синец, плотва, окунь (жабры, кожа). Мало.

Отряд Peritricha

Сем. Urceolariidae

- Trichodina* sp. sp. До недавнего времени паразитирующих на жабрах и покровах рыб инфузорий этой группы относили к одному виду *T. gomergruei* Walleng. Исследования последних лет показали, что род *Trichodina* на самом деле состоит из 5 родов и многих видов (Определитель паразитов пресноводных рыб СССР, 1962). Плотва, лещ, густера, синец, карась, окунь, ерш, щука, судак. Чаще весной и летом.
T. urinaria Dogiel. Окунь (мочевой пузырь).

МОНОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СОСАЛЬЩИКИ (MONOGENOIDEA)

Отряд Dactylogyridea

Сем. Dactylogyridae

- Dactylogyrus alatus* Linst. Уклея (жабры). Мало.
D. amphibothrium Wegen. Ерш (жабры). Мало.
D. anchoratus (Dujard.). Карась (жабры).
D. auriculatus (Nordm.). Лещ (жабры). Повсеместно, единично.
D. chranilowi Bych. Синец (жабры). Много, круглогодично.
*D. cornoides** Gläs. et Guss. Густера (жабры).
D. cornu Linst. Густера (жабры). Мало.
D. crassus Kulw. Карась (жабры). Мало (определение вызывает сомнение).
D. crucifer Wegen. Плотва (жабры). Часто.
D. difformis Wegen. Красноперка (жабры).
*D. difformoides** Gläs. et Guss. Красноперка (жабры).
*D. distinguendus** Nybel. Густера и лещ, молодь (жабры).

* Виды, отмеченные звездочкой, описаны за последние 5—6 лет. Они обнаружены в коллекции Института биологии внутренних вод АН СССР и на водохранилище (Гусев, 1967; Изюмова, 1969). Род *Diplozoen* до недавнего времени был представлен всего одним видом — *D. paradoxum*. Исследования последних лет показали, что он включает ряд видов, строго специфичных к своим хозяевам. Поэтому мы относим формы, найденные на определенных хозяевах, к описанным видам.

Dactylogyrus extensus Müll. et Van Cleave. Сазан (жабры). Мало.
D. falcatus (Wedl.). Лещ (жабры). Много, повсеместно.
D. fallax Wegen. Плотва, густера (жабры).
D. formosus Kulw. Карась (жабры).
*D. hemiamphibothrum** Ergens. Ерш (жабры).
D. intermedius Wegen. Карась (жабры).
D. inexpectatus Izjum. Карась (жабры).
*D. izjumovae** Guss. Красноперка (жабры).
D. macracanthus Wegen. Линь (жабры).
D. minor Wagen. Уклея (жабры).
D. nanus Dog. et Bych. Плотва (жабры).
D. parvus Wegen. Уклея (жабры).
D. propinquus Bych. Белоглазка (жабры).
D. ramulosus Malew. Язь (жабры).
*D. rarissimus** Guss. Плотва, молодь (жабры).
D. robustus Malew. Язь (жабры).
*D. rutili** Gläs. Плотва (жабры).
D. similis (Wegen.). Плотва (жабры).
D. simplicimalleata Bych. Чехонь (жабры). Много, повсеместно.
D. sphyrna Linst. Лещ (жабры).
*D. tincae** Guss. Линь (жабры).
D. tuba Linst. Язь (жабры).
D. vastator Nybel. Сазан, карась (жабры). Мало.
D. wegneri Kulw. Карась (жабры).
D. wunderi Bych. Лещ (жабры).
D. zandti Bych. Лещ (жабры).
*Ancylodiscoides magnus** Bych. et Nagib. Сом (жабры).
A. siluri (Zandt). Сом (жабры).
*A. vistulensis** Sivak. Сом (жабры).
Ancyrocephalus paradoxus Стер. Судак, берш (жабры).
*A. percae** Ergens. Окунь (жабры).

Отряд Tetraonchidea

Сем. Tetraonchidae

Tetraonchus monenteron Diesing. Щука (жабры). Много.

Отряд Gyrodactylidea

Сем. Gyrodactylidae

Gyrodactylus elegans Bych. Густера (жабры).
G. katharineri Malmb. Сазан (жабры, плавники).
G. lucii Kulak. Щука (плавники, кожа).
G. medius Kathar. Сазан (жабры).
G. rarus Wegen. Густера (плавники).

Отряд Mazocraelidea

Сем. Discocotyleidae

*Diplozoon bergi** Gawr. Белоглазка (жабры).
*D. gussewi** Gläs. Густера (жабры).
*D. hamoion** Bych. et Nagib. Язь (жабры).
*D. nagibinae** Gläs. Синец (жабры).
D. paradoxum Nordm. Лещ (жабры).

ЛЕНТОЧНЫЕ ЧЕРВИ (CESTOIDEA)

Отряд Caryophyllidea

Сем. Caryophyllaeidae

Caryophyllaeus laticeps (Pall.) L. Лещ, густера, белоглазка (кишечник).
C. fimbriceps Annenk.-Chlor. Сазан (кишечник).
Caryophyllaeides fennica (Schneid.). Плотва, лещ (кишечник).

Отряд Pseudophyllidea

Сем. Triaenophoridae

Triaenophorus nodulosus (Pall.). Щука (кишечник). Плероцеркоиды у окуня и налима.
T. crassus Forel. Щука (кишечник). Плероцеркоиды у ряпушки, мускулатура.

Сем. Amphicotyliidae

Eubothrium rugosum (Batsch). Налим (кишечник). Особенно много зимой.

Сем. Diphyllbothriidae

Diphyllbothrium latum L. Щука, окунь, налим, судак, ерш (мышцы, полость тела, стенки желудка) — личинки.

Сем. Ligulidae

Ligula intestinalis (L.). Лещ, густера, белоглазка, плотва, укля, язъ, чехонь (полость тела).

Digramma interrupta (Rud.). Лещ (полость тела).

Отряд Proteocephalidea

Сем. Proteocephalidae

Proteocephalus cernuae (Gmel.). Окунь, ерш (кишечник).

P. exiguus La Rue. Ряпушка (кишечник).

P. longicollis (Zeder). Снеток (кишечник).

P. percae (Müll.). Окунь (кишечник).

P. torulosus (Batsch). Язь, жерех (кишечник).

ДИГЕНЕТИЧЕСКИЕ СОСАЛЬЩИКИ (TREMATODA)

Отряд Gasterostomata

Сем. Bucephalidae

Bucephalus polymorphus Ваг. Судак, окунь, налим (кишечник). Личинки в уклее, плотве (жабры).

Rhipidocotyle illense (Ziegl.). Щука (кишечник).

Отряд Sanguinicolata

Сем. Sanguinicolidae

Sanguinicola volgensis (Razin). Щука (аорта). Редко.

S. inermis Plehn. Линь (аорта). Редко.

Отряд Fasciolata

Сем. Gorgoderidae

Phyllodistomum angulatum Linst. Судак (почки, мочеточники).

Ph. elongatum Nybel. Лещ, густера, синец (почки, мочеточники).

Ph. folium (Olfers). Щука (мочевой пузырь, мочеточники).

Ph. megalorchis Nybel. Налим (мочевой пузырь, мочеточники).

Ph. pseudofolium Nybel. Ерш, окунь (мочевой пузырь, мочеточники).

Сем. Azygiidae

Azygia lucii (Müll.). Щука (желудок).

Сем. Allocreadiidae

Allocreadium isoporum (Looss). Густера (кишечник).

A. transversale (Rud.). Карась (кишечник).

Sphaerostoma bramae (Müll.). Лещ, плотва, густера, чехонь, судак (кишечник).
Bunodera luciopercae (Müll.). Ерш, окунь, щука, налим (кишечник).

Сем. Monorchidae

Asymphylodora imitans (Mühling). Густера (кишечник).
A. tincae (Modeer). Линь, плотва (кишечник).

Отряд Strigeidida

Сем. Strigeidae

Apharyngostrigea cornu (Zeder). Белоглазка (стенка кишечника).
Cotylurus pileatus (Rud.). Густера, лещ, плотва, чехонь, ерш (сердце, плавательный пузырь, печень, гонады).
Tetracotyle percae-fluviatilis Linst. Окунь, щука (полость тела).

Сем. Diplostomatidae

Diplostomum spathaceum (Rud.). Лещ, густера, плотва, чехонь, ерш, окунь (хрусталик глаза).
Diplostomulum clavatum Nordm. Плотва, ерш, окунь, судак, налим, щука (стекловидное тело глаза).
Tylodelphys podicipina Kozicka et Niewiad. Ерш, налим (стекловидное тело глаза).
Neodiplostomum pseudattenuatum (Dubois). Густера (мозг).
Posthodiplostomum cuticola (Nordm.). Плотва (мышцы).
Paracoenogonimus ovatus (Katsur.). Плотва, чехонь (мышцы).

НЕМАТОДЫ (NEMATODA)

Отряд Ascaridida

Сем. Anisakidae

Contracaecum squalii (Linst.). Окунь (мезентерий).
Raphidascaris acus (Bloch). Судак, щука (кишечник); чехонь, синец, плотва, лещ, густера (печень).

Отряд Spirurida

Сем. Rhabdochonidae

Rhabdochona denudata (Dujard.). Язь (кишечник).
Cystidicola farionis Fischer. Ряпушка (плавательный пузырь).

Сем. Desmidiocercidae

Desmidocercella numidica (Seurat). Лещ, чехонь, синец, судак (стекловидное тело глаза).

Сем. Camallanidae

Camallanus lacustris (Zoega). Плотва, чехонь, судак, налим, щука, окунь (кишечник).
C. truncatus (Rud.). Окунь, щука, ерш, налим, судак (кишечник).

Сем. Dracunculidae

Philometra abdominalis Nybel. Язь (брюшная полость).
Ph. ovata (Zeder). Плотва, лещ, густера (полость тела).
Ph. rischta Skrjab. Язь (ротовая полость).
Ph. sanguinea Rud. Карась (плавники).

Сем. Skrjabillanidae

Skrjabillanus tincae Schigin et Schigina. Линь (почки).

Отряд Trichocephalida

Сем. Capillariidae

Capillaria brevispicula (Linst.). Густера (кишечник).

СКРЕБНИ (ACANTHOCEPHALA)

Отряд Neoechinorhynchida

Сем. Neoechinorhynchidae

Neoechinorhynchus rutili (Müll.). Синец, плотва, лещ, окунь (кишечник).

Отряд Echinorhynchida

Сем. Echinorhynchidae

Pseudechinorhynchus clavula (Dujard.). Чехонь, плотва, окунь (кишечник).

Acanthocephalus anguillae (Müll.). Лещ, плотва, чехонь, окунь, налим (кишечник).

A. lucii (Müll.). Щука, окунь, налим (кишечник).

Сем. Pomphorhynchidae

Pomphorhynchus laevis (Müll.). Ряпушка (кишечник).

ПИЯВКИ (HIRUDINEA)

Сем. Piscicolidae

Piscicola geometra (L.). Лещ, густера, плотва, окунь, налим (кожа, плавники).

P. fadjejewi Epstein. Густера, синец, плотва (кожа, плавники).

МОЛЛЮСКИ (MOLLUSCA)

Glochidia sp. Густера, синец, чехонь, окунь, налим, судак (жабры).

РАКООБРАЗНЫЕ (CRUSTACEA)

Отряд Copepoda

Сем. Ergasilidae

Ergasilus briani Mark. Плотва, густера (жабры).

E. sieboldi Nordm. Густера, плотва, лещ, щука, окунь (жабры).

Сем. Dichelethiidae

Lamproglana pulchella Nordm. Язь (жабры).

Сем. Lernaeidae

Lernaea cyprinacea L. Лещ (жабры, кожа).

Achtheres percarum Nordm. Окунь, судак (жабры).

Tracheliastes maculatus Kollar. Лещ, густера (чешуя).

Отряд Branchiura

Сем. Argulidae

Argulus foliaceus (L.). Лещ, плотва, густера, синец, окунь, судак (кожа, жабры).

ЛИТЕРАТУРА

- Аничкова Н. И. 1959. Некоторые черты гидрохимического режима северной части Рыбинского водохранилища. Тр. Дарвинск. гос. заповедника, вып. 5.
- Антипова О. П. 1961. Рыбинское водохранилище. Изв. ГосНИОРХ, т. 50.
- Арнольд И. Н. 1925. Материалы по описанию рыболовства на Белом озере. Изд. Отд. прикл. ихтиол., т. III, вып. 1.
- Атлас Вологодской области. 1965. Изд. ГУГиК, М.
- Атлас Ярославской области. 1964. Изд. ГУГиК, М.
- Ауслендер В. Г. 1967. История развития Молого-Шекснинского озера. В сб.: История озер северо-запада СССР. Матер. 1-го симпозиума по истории озер северо-запада СССР. Изд. Геогр. общ. СССР, Л.
- Бакастов С. С. 1960. Некоторые данные по донным температурам Рыбинского водохранилища в подледный период. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 8—9.
- Бакастов С. С. 1965. Распределение и динамика температуры дна Рыбинского водохранилища в зимний период. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 7 (10). Изд. «Наука», Л.
- Бакастов С. С. 1968. Основные факторы формирования температуры в грунтах Рыбинского водохранилища. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 2.
- Бакастов С. С. и А. С. Литвинов. 1971. Опыт расчета горизонтального переноса сообществ планктона. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 22 (25).
- Бакулин К. А. 1968. Морфометрическая характеристика Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 16 (19), изд. «Наука», Л.
- Баранов Ф. И. 1925. Рыболовство и предельный возраст рыб. Бюлл. рыбн. хоз., № 11.
- Барашков Г. К. 1963. Химия водорослей. Изд. АН СССР, М.
- Барсуков В. В. 1959. Возрастной состав стада и темп роста судака Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1(4), Изд. АН СССР, М.—Л.
- Безлер Ф. И. 1963. Сезонные изменения химических свойств воды Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 5 (8), Изд. АН СССР, М.—Л.
- Безлер Ф. И. и Н. А. Трифонова. 1960. Материалы по распределению кислорода в Рыбинском водохранилище в зимний период. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 8—9.
- Беккер В. Э. 1958. О возрастном составе и росте густеры Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Беклемишев В. Н. (ред.). 1949. Учебник медицинской энтомологии. Медгиз, М.
- Белавская А. П. 1958. Изменение высшей растительности Рыбинского водохранилища в связи с колебаниями его уровня (1954—1955 гг.). Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Белавская А. П. 1961. Ботанические наблюдения с вертолета и самолета на Рыбинском водохранилище. Бот. журн., т. 46, № 1.
- Белавская А. П. и Т. Н. Кутова. 1966. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 11 (14), изд. «Наука», М.—Л.
- Белых Ф. И. 1959. О методе расчета среднего уровня Рыбинского водохранилища. Сб. работ Рыбинской гидрометеорол. обсерв., вып. 1, Гидрометеиздат, М.
- Берг Л. С. 1953. Яровые и озимые расы у проходных рыб. В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Богачев В. К. 1950. О развитии водной растительности в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 1, Изд. АН СССР, М.—Л.

- Богачев В. К. 1952. Формирование водной растительности Рыбинского водохранилища. Уч. зап. Ярославск. пед. инст., вып. 14 (24).
- Болдина И. К. 1960. Питание густеры волжских водохранилищ. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6), Изд. АН СССР, М.—Л.
- Буторин Н. В. 1962. О температурном расслоении водной массы Рыбинского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 12.
- Буторин Н. В. 1963. Уровень Рыбинского водохранилища и его колебания. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 5 (8), Изд. АН СССР, М.—Л.
- Буторин Н. В. 1965. К изучению водных масс Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 7 (10), изд. «Наука», М.—Л.
- Буторин Н. В. 1966. Сезонное изменение характеристик водных масс и распределение их в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 12 (15), изд. «Наука», М.—Л.
- Буторин Н. В. 1968. О механизме трансформации водных масс в водохранилищах. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 16 (19), изд. «Наука», Л.
- Буторин Н. В. 1969. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах волжского каскада. Изд. «Наука», Л.
- Буторин Н. В., С. С. Бакастов и М. Г. Ершова. 1962. Размеры затопляемых площадей береговой зоны Рыбинского водохранилища при различной высоте его уровня. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 13.
- Буторин Н. В. и Т. Н. Курдина. 1965. Характеристика гидрологических сезонов Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 9 (12). Изд. «Наука», М.—Л.
- Буторин Н. В. и А. С. Литвинов. 1963. О течениях Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 6 (9). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Буторин Н. В. и Н. П. Смирнов. 1968. Исследование водных масс континентальных водоемов статистическим методом с использованием ЭВМ. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 18 (21). Изд. «Наука», М.—Л.
- Буторина Л. Г. 1963. Некоторые данные по распределению и жизненному циклу *Polyphemus pediculus* L. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 6 (9). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Буторина Л. Г. 1969. О причинах образования стай у *Polyphemus pediculus* (L.). Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 3.
- Буторина Л. Г. 1970. Интенсивность питания *Polyphemus pediculus* (L.) в зависимости от концентрации корма. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 10.
- Буторина Л. Г., Л. А. Кутикова и Л. А. Луферова. 1960. О коловратках рода *Notholca* Рыбинского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 8—9.
- Буторина Л. Г. и Ю. И. Сорокин. 1966. О питании *Polyphemus pediculus*. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 12 (15). Изд. «Наука», М.—Л.
- Буторина Л. Г. и Ю. И. Сорокин. 1970. Некоторые особенности питания *Polyphemus pediculus* (L.). Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 7.
- Буйнова О. Ф. 1954. Заращение Рыбинского водохранилища и его анофелогенность в первые годы существования. В сб.: Строительство водохранилищ и проблема малярии. Медгиз, М.
- Быликина А. А. и Л. А. Петухова. 1971. Поступление соединений фосфора в Рыбинское водохранилище с местным стоком и сточными водами. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 20 (23). Изд. «Наука», Л.
- Быховский Б. Е. и Л. Ф. Нагибина. 1959. О систематике рода *Diplozoon* Nordmann (*Monogenoidea*). Зоол. журн., т. 38, вып. 3.
- Вайнштейн Б. А. 1960а. Водяные клещи Рыбинского водохранилища и прилегающих водоемов. Сообщ. I. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 6.
- Вайнштейн Б. А. 1960б. Водяные клещи Рыбинского водохранилища и прилегающих водоемов. Сообщ. II. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 7.
- Вайнштейн Б. А. 1961. Водяные клещи Рыбинского водохранилища и прилегающих водоемов. Сообщ. III. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 11.
- Вайнштейн Б. А. 1968. Новые находки водяных клещей в фауне Советского Союза. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 1.
- Васильев Л. И. 1950. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища. Сообщ. I. Изменение видового состава ихтиофауны Верхней Волги в первые годы после образования водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 1. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Васильев Л. И. 1952. О ряпушке Рыбинского водохранилища. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. IV.
- Васильев Л. И. 1955. Некоторые особенности формирования промысловой ихтиофауны Рыбинского водохранилища за период 1941—1952 гг. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 2. Изд. АН СССР, М.—Л.

- Васнецов В. В. 1950. Влияние первого года заливания на рыбное население Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 1. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Вендров С. Л., Г. Г. Гангардт, С. Ю. Геллер, Д. В. Коренистов, Г. Л. Саруханов. 1964. Проблема преобразования и использования водных ресурсов Волги и Каспия. Матер. к IV съезду Геогр. общ. СССР. Изд. Геогр. общ. СССР, Л.
- Винберг Г. Г. 1950. Материалы к количественной характеристике макробентоса Волжского отрога Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 1. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Винберг Г. Г. 1960. Первичная продукция водоема. Изд. БГУ, Минск.
- Винберг Г. Г. 1969. Поток энергии в экосистеме эвтрофного озера. ДАН СССР, т. 186, № 1.
- Винберг Г. Г. и О. И. Кобленц-Мишке. 1966. Проблемы первичной продукции водоемов. В сб.: Экология водных организмов. Изд. АН СССР, М.
- Виноградов А. П. 1944. Химический элементарный состав организмов моря, ч. III. Тр. Биогеохим. лаборатории АН СССР, т. VI. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Владимиров В. И., П. Г. Сухойван, К. С. Бугай. 1963. Размножение рыб в условиях зарегулированного стока реки (на примере Днепра). Изд. АН УССР, Киев.
- Володин В. М. 1960. Влияние температуры на эмбриональное развитие щуки, синца и густеры. Тр. инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Володин В. М. 1966. Нерестилища налима в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 10 (13). Изд. «Наука», М.—Л.
- Володин В. М. 1967. Размножение и развитие налима (*Lota lota* L.) в Рыбинском водохранилище. Автореф. канд. дисс. Ярославль.
- Воронина Н. М. 1959а. О придонном зоопланктоне Рыбинского водохранилища. Тр. Дарвинск. гос. заповедника, вып. 5.
- Воронина Н. М. 1959б. Горизонтальное распределение планктона в северных отрогах Рыбинского водохранилища. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. IX.
- Воронина Н. М. 1960. О вертикальном распределении зоопланктона в Рыбинском водохранилище. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. X.
- Воронков П. П. 1951. Основные черты формирования гидрохимического режима Рыбинского водохранилища. Тр. Гос. гидрол. инст., вып. 11. Л.
- Воронков П. П. 1953а. Основные черты режима биогенных соединений водохранилищ волжской системы в связи с их первичной продукцией. Тр. Гос. гидрол. инст., вып. 37. Л.
- Воронков П. П. 1953б. Общие черты режима растворенного кислорода и процесса фотосинтеза водохранилищ Волжской системы. Тр. Гос. гидрол. инст., т. 37. Л.
- Гаевская Н. С. 1948. Этапы развития и некоторые основные проблемы и задачи трофологии. Сб., посвящ. памяти акад. С. А. Зернова. Изд. АН СССР, М.
- Галковская Г. А. 1963. О продукционных возможностях планктонных коловраток. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, № 3.
- Галковская Г. А. 1965. Планктонные коловратки и их роль в продуктивности водоемов. Автореф. канд. дисс. Минск.
- Гамбарян М. Е. 1962. К методике определения интенсивности деструкции органического вещества в донных отложениях глубоководных водоемов. Микробиол., т. 31, вып. 5.
- Гамбарян М. Е. 1965. К методике определения времени генерации микроорганизмов в донных отложениях. Микробиол., т. 34, вып. 6.
- Гидрологический ежегодник 1950—1955, т. 4, вып. 0—4. Гидрометеиздат, Л.
- Гидрологический ежегодник 1956—1964, т. 4, вып. 1—3. Гидрометеиздат, Л.
- Гидрологический ежегодник 1965—1966, т. 4, вып. 1—3. Горький.
- Гинецкая Т. А. 1959а. К фауне церкарий моллюсков Рыбинского водохранилища. Ч. I. Систематический обзор церкарий. В сб.: Экол. паразитология. Изд. ЛГУ.
- Гинецкая Т. А. 1959б. К фауне церкарий моллюсков Рыбинского водохранилища. Ч. 2. Влияние экологических факторов на зараженность моллюсков паразитами трематод. Вестн. ЛГУ, № 21.
- Гордеев Н. А. 1968. Новый этап в формировании ихтиофауны Рыбинского водохранилища. Первая конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Тез. докл. Тольятти.
- Грезе Б. С. 1928. О планктоне Шексны, Мологи и Сити. Тр. Ярославск. естеств.-историч. и краеведч. общ., т. IV, вып. 2.
- Грезе В. Н. 1960. Холодостойкость литоральной фауны Камского водохранилища и его биологическая продуктивность. Зоол. журн., т. 39, вып. 12.
- Гусев А. В. 1967. О морфологических критериях и признаках в современной систематике пресноводных *Monogenoidea*. Паразитол., т. 1, вып. 1.
- Гусева К. А. 1952. «Цветение» воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. 4.

- Гусева К. А. 1968. О роли перемешивания вод в периодичности развития планктонных диатомей. Гидробиол. журн., № 3.
- Гущин В. Ф. 1968. Характеристика некоторых косвенных показателей воднобалансового режима верхневолжских водохранилищ. Сб. работ Рыбинской гидрометеорол. обсерв., вып. 4, Гидрометеоздат, Л.
- Гущина Л. А. 1966а. Ветровой режим Рыбинского водохранилища. Сб. работ Рыбинской гидрометеорол. обсерв., вып. 3, Гидрометеоздат, Л.
- Гущина Л. А. 1966б. Распределение осадков в районе Рыбинского водохранилища. Сб. работ Рыбинской гидрометеорол. обсерв., вып. 3, Гидрометеоздат, Л.
- 25 лет Угличской и Рыбинской ГЭС. 1967. Сб. под ред. Н. А. Малышева и М. М. Мальцева. Изд. «Энергия», М.
- Дексбах Н. К. 1921. Коловратки Волги и некоторых ее притоков в пределах губерний Ярославской, Костромской и отчасти Новгородской. Тр. Ярославск. естеств.-историч. и краеведч. общ., т. III, вып. 1.
- Дзержевский Б. А., З. М. Витвицкая, В. М. Курганская. 1964. Типизация циркуляционных механизмов в северном полушарии. Тр. научн. исслед. учережд. Гидрометеослужбы, сер. 2, вып. 21. Гидрометеоздат, Л.
- Дзюбан И. Н. 1958. К вопросу о способности к самоочищению волжских водохранилищ от нефтяных загрязнений. Булл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- Догель В. А. 1958. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб. В сб.: Основные проблемы паразитологии рыб. Изд. ЛГУ.
- Доманевский Л. Н. 1958. Промыслово-биологическая характеристика щуки Цимлянского водохранилища. Изв. ВНИОРХ, т. XIV.
- Драчев С. М. 1951. Клязьминское водохранилище как источник питьевого водоснабжения. В сб.: Санитарная характеристика водоемов. Изд. АН СССР, М.
- Драчев С. М. 1956. Водохранилища и каналы как источники хозяйственно-питьевого водоснабжения. Медгиз, М.
- Драчев С. М., А. А. Былинкина и Л. А. Калинина. 1971. Антропогенный фактор формирования качества воды и режима биогенных элементов в водохранилищах Верхней Волги. Материалы Первой конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Куйбышев.
- Драчев С. М. и А. М. Сологуб. 1956. Рыбинское водохранилище как источник хозяйственно-питьевого водоснабжения. Тр. научн. конф. по изучению Вологодской области. Вологда.
- Дрягин П. А. 1961. Биологические основы направленного формирования рыбных ресурсов в водохранилищах. Тр. Совещ. Иктиол. комиссии АН СССР, вып. 10. Изд. АН СССР, М.
- Дубинина М. Н. 1957. Лигулез рыб и борьба с ним. Совещ. по болезням рыб. Тез. докл. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Дьяконов К. Н. и А. Ю. Ретюм. 1964. Местный климат Рыбинского водохранилища. Изв. АН СССР, сер. геогр., № 4.
- Ершова М. Г. 1968. Водные массы Череповецкого водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 16 (19). Изд. «Наука», Л.
- Есырева В. И. 1945. Флора водорослей р. Волги от Рыбинска до Горького. Уч. зап. МГУ, вып. 82.
- Живаго А. В. 1954. Современные геоморфологические процессы на берегах Кубенского озера и Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. океанол. АН СССР, вып. 10. Изд. АН СССР, М.
- Житенева Т. С. 1958. О питании леща в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Житенева Т. С. 1962. Некоторые особенности поздних этапов развития леща (*Abramis brama* L.) Рыбинского водохранилища. Вопр. иктиол., т. 2, вып. 2 (23).
- Заречная С. Н. 1959. Фауна ручейников Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Захарова Л. К. 1955. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 2. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Захарова Л. К. 1958. Распределение нерестилищ промысловых рыб в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 3. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Зимина Н. А. 1963. Количественная характеристика взвесей Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 6 (9). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Зимина Н. А. 1965. Состав взвесей Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод. АН СССР, вып. 7 (10). Изд. «Наука», М.—Л.
- Зимина Н. А. 1966. О влиянии гидрометеорологических условий на процесс взмучивания в Рыбинском водохранилище. Сб. работ Рыбинской гидрометеорол. обсерв., вып. 3. Гидрометеоздат, Л.

- Зимина Н. А. и В. П. Курдин. 1968. О заилении Рыбинского водохранилища. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 2.
- Зимина Н. А. и В. П. Курдин. 1969а. О величине объемного веса грунтов Рыбинского водохранилища. Метеорол. и гидрол., № 6.
- Зимина Н. А. и В. П. Курдин. 1969б. Опыт составления баланса взвешенных веществ в крупном озеровидном водохранилище. Тез. докл. Второго совещ. по вопр. круговорота вещества и энергии в озерных водоемах. Пос. Лиственичное.
- Иванов А. Н., В. А. Новский. 1959. Геологическое строение и полезные ископаемые. В сб.: Природа и хозяйство Ярославск. обл., ч. I. Природа. Ярославль.
- Иванов В. С. 1965. Прогноз переформирования берегов Рыбинского водохранилища. Сб. работ Рыбинской гидрометеорол. обсерв., вып. 2. Гидрометеиздат, Л.
- Иванов М. В. 1955. Метод определения продукции бактериальной биомассы в водоемах. Микробиол., т. 24, вып. 1.
- Иванова М. Н. 1961. О питании чехони Рыбинского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 10.
- Иванова М. Н. 1965. Сезонные изменения в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища. Вопр. ихтиол., т. 5, вып. 1 (34).
- Иванова М. Н., И. Е. Пермитин, С. Н. Половкова. 1969. Структурные особенности и численность популяции сетка Рыбинского водохранилища. Вопр. ихтиол., т. 9, вып. 3 (56).
- Извекова Э. И. и Ю. И. Сорокин. 1969. Исследование питания *Chironomus anthracinus* с помощью C^{14} . Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 3.
- Изюмова Н. А. 1956. О заражении хищных рыб Рыбинского водохранилища личинками широкого лентеца. ДАН СССР, т. 110, № 4.
- Изюмова Н. А. 1958. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Изюмова Н. А. 1959а. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Изюмова Н. А. 1959б. К вопросу о динамике паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Изюмова Н. А. 1960. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Изюмова Н. А. 1969. О биологии и специфичности *Dactylogyrus chranilowi* Burchowsky, 1931. Паразитол. сб. Зоол. инст. АН СССР, т. 24. Изд. «Наука», Л.
- Ильина Л. К. 1960. Рост и возраст леща, густеры, плотвы и белоглазки Горьковского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Ильина Л. К. 1968. Местные перемещения и структура стай молоди рыб в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 16 (19). Изд. «Наука», Л.
- Ильина Л. К. 1969. О разнокачественности молоди и неравномерности роста чешуи у сеголетков окуня. Вопр. ихтиол., т. 9, вып. 4 (57).
- Ильина Л. К. и Н. А. Гордеев. 1970. Динамика условий размножения фитопланктонных рыб на разных этапах формирования водохранилища. Вопр. ихтиол., т. 10, вып. 3 (62).
- Иоффе Ц. И. 1954. Формирование донной фауны Рыбинского водохранилища. Тр. пробл. и тематич. совещ. Зоол. инст. АН СССР, вып. 2. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Казаровец Н. М. 1963. Санитарно-бактериологическая характеристика вод Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 6 (9). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Калашникова Э. П. и Ю. И. Сорокин. 1966. Изучение микрофлоры Братского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 13 (16). Изд. «Наука», М.—Л.
- Калинина Л. А. 1969. Содержание цинка и меди в водах Верхней Волги. Матер. к совещ. по прогнозированию содержания органич. вещества и биогенных элементов. Рыбинск.
- Кашкин Н. И. 1961. О размерах использования высших водных растений некоторыми беспозвоночными-фитофагами. Тр. Мурманск. морск. биол. инст. АН СССР, вып. 3 (7). Л.
- Киреева А. С. 1955. Некоторые данные по гидрохимии Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 2. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Киселев И. А. 1956. Методы исследования планктона. В кн.: Жизнь пресных вод, т. IV, ч. I. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Киселева Е. И. 1954. Планктон Рыбинского водохранилища. Тр. пробл. и тематич. совещ. Зоол. инст. АН СССР, вып. 2. Изд. АН СССР, Л.

- Климатический атлас СССР. 1960. Т. 1, М.
 Климатический атлас СССР. 1962. Т. 2, М.
 Кобленц-Мишке О. И. 1967. Первичная продукция. В кн.: Тихий океан, т. 7. Кн. 1. Планктон. Изд. «Наука», М.
- Ковальский В. В. и С. В. Летунова. 1961. Роль фито-и зоопланктона водоемов в миграции кобальта. Зоол. журн., т. 40, вып. 6.
- Кожевников Г. П. 1961. Горьковское водохранилище. Изв. ГосНИОРХ, т. 50.
- Кожевников Г. П. 1965. Формирование рыбных запасов Горьковского водохранилища в первые годы его существования. Изв. ГосНИОРХ, т. 59.
- Колкутин В. И. и С. Н. Тачалов. 1968. Некоторые особенности ледоотермического режима Рыбинского водохранилища в переходные периоды. Сб. работ Рыбинской гидрометеорол. обсерв., вып. 4. Гидрометеозидат, Л.
- Кольцов Г. В. 1965. Распределение редких и рассеянных элементов в воде Рыбинского водохранилища осенью 1961 г. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 7 (10). Изд. «Наука», М.—Л.
- Конаков Н. А. 1959. Рыбинское водохранилище и сооружение Рыбинского гидроузла. Тр. Совещ. по вопр. эксплуатации Камского водохр., Пермь.
- Кордэ Н. В. 1941. Об объеме понятия «речной планктон» в связи с вопросом о генезисе последнего. Изв. Ивановск. сельхозхоз. инст., вып. 3.
- Корелякова И. Л. 1958. Некоторые наблюдения над распадом перезимовавшей прибрежно-водной растительности Рыбинского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- Корелякова И. Л. 1959. О распаде скошенной прибрежно-водной растительности. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 3.
- Крашенинникова С. А. 1958. Микробиологические процессы распада водной растительности в литорали Рыбинского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 2.
- Крашенинникова С. А. 1959. О распределении метанооксиляющих бактерий в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 3.
- Кренке А. Н. 1958. Материалы по течениям Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Кудрявцев Д. Д. 1950а. Материалы к гидрохимической характеристике Волжского отрога Рыбинского водохранилища 1943—1946 гг. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 1. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Кудрявцев Д. Д. 1950б. Сравнительная характеристика гидрохимического режима водохранилищ Верхней Волги: Ивановского, Угличского и Рыбинского. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 1. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Кузнецов С. И. 1952. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. Изд. «Наука», М.
- Кузнецов С. И. 1954. Основные подходы к изучению соотношений между первичной продукцией органического вещества и биомассой бактерий. Тр. пробл. и тематич. совещ. Зоол. инст. АН СССР, вып. 11. Изд. АН СССР, Л.
- Кузнецов С. И. 1955. Использование радиоактивной углекислоты для определения сравнительной величины фотосинтеза и хемосинтеза в ряде озер различных типов. В сб.: Изотопы в микробиологии. Изд. АН СССР, М.
- Кузнецов С. И. 1958. Численность бактерий в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- Кузнецов С. И. 1959а. Динамика численности бактерий в Рыбинском водохранилище в 1958 г. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 5.
- Кузнецов С. И. 1959б. Микробиологическая характеристика волжских водохранилищ. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Кузнецов С. И. 1959в. Микробиологическое исследование Горьковского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 3.
- Кузнецов С. И. 1960. Основные пути изучения микрофлоры водохранилищ. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Кузнецов С. И. 1961. Основные факторы формирования бактериального населения волжских водохранилищ. Ихтиол. комис. АН СССР. Тр. Всесоюз. совещ. по биол. основам рыбхоз. освоения водохр., вып. 10. Изд. АН СССР, М.—Л.
- (Кузнецов С. И.) Kuznetsov S. I. 1961. Haupttrichtungen in der Erforschung der Biomasse heterotropher Bakterien und die Geschwindigkeit ihrer Vermehrung im Rybinsk-Stausee. Verh. Int. Ver. Limnol., Warszawa, Bd. 16, S. 3.
- Кузнецов С. И. 1962. Численность бактерий в Рыбинском водохранилище в 1959 и 1960 гг. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 13.
- Кузнецов С. И. 1967. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. В сб.: Круговорот веществ и энергии в озерных водоемах, изд. «Наука», М.
- Кузнецов С. И. и Ф. И. Безлер. 1971. Опыт составления баланса органического вещества в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 21 (24). Изд. «Наука», Л.

- Кузнецов С. И. и И. Н. Дзюбан. 1960. Использование гуминовых веществ при развитии микобактерий. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 7.
- Кузнецов С. И. и Н. С. Карпова. 1966. Динамика численности бактерий в Рыбинском водохранилище в 1961 и 1962 гг. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 13 (16). Изд. «Наука», М.—Л.
- Кузнецов С. И. и В. И. Романенко. 1963. Микробиологическое изучение внутренних водоемов. Изд. АН СССР, М.—Л.
- (Кузнецов С. И. и В. И. Романенко) Kuznetsov S. I. und W. I. Romanenko. 1966. Produktion der Biomasse heterotropher Bakterien und die Geschwindigkeit ihrer Vermehrung im Rybinsk-Stausee. Verh. Int. Ver. Limnol., Warszawa, Bd. 16, S. 3.
- Кузнецов С. И., В. И. Романенко и Н. С. Карпова. 1966. Численность бактерий и продукция органического вещества в водной массе Рыбинского водохранилища в 1963 и 1964 гг. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 13 (16). Изд. «Наука», М.—Л.
- Кузнецов С. И., В. И. Романенко и Н. С. Карпова. 1967. Численность бактерий и продукция органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1965 г. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 15 (18). Изд. «Наука», М.—Л.
- Кузнецов С. И., В. И. Романенко, Н. С. Карпова и В. А. Романенко. 1971а. Численность бактерий и продукция органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1966 г. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 21 (24). Изд. «Наука», Л.
- Кузнецов С. И., В. И. Романенко, Н. С. Карпова и В. А. Романенко. 1971б. Численность бактерий и продукция органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1967 г. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 21 (24). Изд. «Наука», Л.
- Кузьмин Г. В. и В. А. Елизарова. 1967. Фитопланктон Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища в 1963—1965 гг. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 15 (18). Изд. «Наука», Л.
- Кулемин А. А. 1944. Промысловая икhtiофауна бассейна Верхней Волги в связи с проблемой рыбохозяйственного освоения Рыбинского водохранилища. Уч. зап. Ярославск. пед. инст., вып. 2.
- Куперман Б. И. 1967. Особенности распространения ленточных червей рода *Triaenophorus* Rud. в СССР. Паразитол., т. I, вып. 1.
- Куперман Б. И. 1968. Новые виды рода *Triaenophorus* Rud. (*Cestoda*, *Pseudophyllidae*). Паразитол., т. 2, вып. 6.
- Куперман Б. И. и Л. И. Смирнова. 1968. Влияние *Triaenophorus nodulosus* (Pallas) (*Cestoda*, *Pseudophyllidae*) на сеголетков окуня. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 17 (20). Изд. «Наука», Л.
- Курдин В. П. 1959. Классификация и распределение грунтов Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Курдин В. П. 1965. Формирование рельефа и грунтов банок расширенной части Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 7 (10). Изд. «Наука», М.—Л.
- Курдин В. П. и Н. А. Зиминова. 1968а. Изменение количества органического вещества в илстых отложениях Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 16 (19). Изд. «Наука», Л.
- Курдин В. П. и Н. А. Зиминова. 1968б. Об изменениях в грунтовом комплексе Рыбинского водохранилища. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 2.
- Курдин В. П. и Н. А. Зиминова. 1968в. Формирование рельефа и грунтов мелководий Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 16 (19). Изд. «Наука», М.—Л.
- Курдин Т. Н. 1958. Температура воды в Рыбинском водохранилище и ее динамика. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Кутова Т. Н. 1953. Формирование водной и прибрежной растительности на Рыбинском водохранилище. В сб.: Рыбинское водохранилище, ч. I. Изд. Московск. общ. испыт. природы.
- Кутова Т. Н. 1956. Роль гидрологического режима водохранилища в жизни растений зоны временного затопления. Тр. научн. конф. по изуч. Вологодск. обл. Вологда.
- Кутова Т. Н. 1957а. Экологическая характеристика растений зоны временного затопления Рыбинского водохранилища. Тр. Дарвинск. гос. заповедника, вып. 4.
- Кутова Т. Н. 1957б. Растительность зоны временного затопления. В кн.: Дарвинский заповедник. Вологда.
- Кутова Т. Н. 1961. Опыт изучения и разведения дальневосточного риса на Рыбинском водохранилище. Тр. Дарвинск. гос. заповедника, вып. 7.

- К у ч и н И. В. 1902. Рыболовство на Белом озере, Чарандском и других озерах Белозерского и Кирилловского уездов. Вестн. рыбопромышл., № 6, 7, 8.
- Л а п и н Ю. Е. 1955. Снеток Рыбинского водохранилища. Автореф. канд. дисс. М.
- Л а с т о ч к и н Д. А. 1947. Рыбинское водохранилище. Природа, № 5.
- Л е б е д е в Н. В. 1946. Элементарные популяции рыб. Зоол. журн., т. 25, вып. 2.
- Л е б е д е в Н. В. 1950. О возможности определения степени устойчивости промысловых скоплений воблы в период ее откормки. Вестн. МГУ, № 2, сер. физ.-мат. и естеств. наук, вып. 1.
- Л е б е д е в Н. В. 1967. Элементарные популяции рыб. Пищепромиздат, М.
- Л е о н т ь е в А. М. 1956. Об изменениях растительности под влиянием первых лет затопления и подтопления Рыбинским водохранилищем. Тр. Дарвинск. гос. заповедника, вып. 3.
- Л и т в и н о в А. С. 1965. Гидрологическая характеристика сбросного плеса Рыбинского водохранилища в навигационный период. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 7 (10). Изд. «Наука», М.—Л.
- Л и т в и н о в А. С. 1966. Некоторые данные о ветровых течениях в Рыбинском водохранилище. Сб. работ Рыбинской гидрометеорол. обсерв., вып. 3. Гидрометеорол. изд., Л.
- Л и т в и н о в А. С. 1968. О распространении волн попусков в нижнем бьефе Угличской ГЭС. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 2.
- Л у з а н с к а я Д. И. 1965. Рыбохозяйственное использование внутренних водоемов СССР (озера, реки и водохранилища). Справочник. Пищепромиздат, М.
- Л у к и н А. В. 1958. Первые годы существования Куйбышевского водохранилища и условия формирования в нем стада промысловых рыб. Тр. Татарск. отд. ВНИОРХ, вып. 8.
- Л у к и н А. В. 1960. Краткая характеристика условий существования рыб и водных животных в Куйбышевском водохранилище в 1958 и 1959 гг. Тр. Татарск. отд. ГосНИОРХ, вып. 9.
- Л у ф е р о в В. П. 1965. О пагоне побережья Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 8 (11). Изд. «Наука», М.—Л.
- Л у ф е р о в а Л. А. 1962. Прибор для изучения влияния течения на водных беспозвоночных. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 12.
- Л у ф е р о в а Л. А. 1968. К фауне *Ostracoda* Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 17 (20). Изд. «Наука», Л.
- Л у ф е р о в а Л. А. и А. В. М о н а к о в. 1966. Зоопланктон Рыбинского водохранилища в 1956—1963 гг. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 12 (15). Изд. «Наука», М.—Л.
- Л у ф е р о в а Л. А. и Ю. И. С о р о к и н. 1971. К биологии *Dolerocypris fasciata* (*Ostracoda*). Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 21 (24). Изд. «Наука», М.—Л.
- М а л и н и н Л. К. 1969. Использование ультразвуковых передатчиков для мечения леща и щуки в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 7.
- М а н т е й ф е л ь Б. П., Д. В. Р а д а к о в. 1960. Об изучении адаптивного значения стайного поведения рыб. Успехи совр. биол., т. 50, вып. 3 (6).
- М а л о в и ц к а я Л. М. 1959. О нахождении *Eurytemora lacustris* в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 5.
- М а л о в и ц к а я Л. М. 1961. Сезонная динамика *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides* в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 10.
- М а л о в и ц к а я Л. М. 1962. Биология диаптомид Рыбинского водохранилища. Автореф. канд. дисс. Ростов-на-Дону.
- М а л о в и ц к а я Л. М. и Ю. И. С о р о к и н. 1961. Экспериментальные исследования питания *Diaptomus* с помощью C^{14} . Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7). Изд. АН СССР, М.—Л.
- М а н у й л о в а Е. Ф. 1954. Некоторые данные о динамике численности ветвистоусых рачков в озерах в связи с термическими и пищевыми факторами. Тр. пробл. и тематич. совещ. Зоол. инст. АН СССР, вып. 2. Изд. АН СССР, Л.
- М а н у й л о в а Е. Ф. 1955. Об условиях массового развития ветвистоусых рачков. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 2. Изд. АН СССР, М.—Л.
- М а н у й л о в а Е. Ф. 1958. Биология *Daphnia longispina* в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3. Изд. АН СССР, М.—Л.
- М а н у й л о в а Е. Ф. 1959. Влияние синезеленых водорослей на развитие зоопланктона. Бюлл. Московск. общ. испыт. природы, т. 64, отд. биол., вып. 1.
- М а н у й л о в а Е. Ф. 1961. Гибель зоопланктона как фактор нарастания численности бактерий в водоемах. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, № 2.
- М а р г о л и н а Г. Л. 1958. Сравнительная характеристика животного населения зарослей высшей водной растительности Рыбинского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 2.

- Марголина Г. Л. 1961. К вопросу о питании *Tendipes plumosus* в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Марголина Г. Л. 1965. Микробиологическая характеристика Череповецкого водохранилища в первый год его заполнения. Микробиол., т. 34, вып. 4.
- Марголина Г. Л. 1967. Распространение бактерий, окисляющих углеводороды нефтяных загрязнений в водохранилищах Волги и Дона. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 15 (18). Изд. «Наука», М.—Л.
- Марголина Г. Л. 1969. Интенсивность процессов бактериального разрушения органических веществ в водохранилищах. Автореф. канд. дисс. М.
- Марков К. К., М. П. Гричук, Г. И. Лазуков. 1961. Основные закономерности развития природы территорий СССР в четвертичный период, ч. I. Изд. МГУ.
- Митропольский В. И. 1963. К распределению бентоса Рыбинского водохранилища. Матер. по биол. и гидрол. волжских водохр. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Митропольский В. И. и В. П. Луферов. 1966. Распределение бентоса в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 12 (15). Изд. «Наука», М.—Л.
- Мишустин Е. Н. и В. А. Мирзоева. 1946. О величине клеток у естественных вариантов *Vac. mycoides*. Микробиол., т. 15, вып. 1.
- Михеев В. П. и Ю. И. Сорокин. 1966. Количественное исследование питания дрейссены радиоуглеродным методом. Журн. общ. биол., т. 27.
- Монаков А. В. 1958. Зоопланктон Волжского устьевых участка Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Монаков А. В. 1959. Основные черты биологии циклопов. Автореф. канд. дисс. М.
- Монаков А. В. 1967. Роль конечностей *Calanoida* в передвижении и захвате пищи. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 1.
- Монаков А. В. 1968. Фауна циклопид прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 17 (20). Изд. «Наука», Л.
- Монаков А. В. и Л. М. Семенова. 1966. Горизонтальное распределение зоопланктона по данным синхронных съемок. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 12 (15). Изд. «Наука», М.—Л.
- Монаков А. В. и Ю. И. Сорокин. 1961. Количественные данные о питании дафний. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 4 (7). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Монаков А. В. и Ю. И. Сорокин. 1971. Роль инфузорий и бактерий в питании циклопид Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 22 (25). Изд. «Наука», Л.
- Монакова С. В. 1968. Минеральный и органический фосфор в воде Рыбинского водохранилища в 1965 г. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 18 (21). Изд. «Наука», Л.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. 1955. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 2. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. 1958. Предварительные данные по питанию хищных клadoцер *Leptodora* и *Bythotrephes*. ДАН СССР, т. 122, № 4.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. 1960. О питании хищных клadoцер *Leptodora* и *Bythotrephes*. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 6.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. 1962. Биология хищных клadoцер *Leptodora* и *Bythotrephes*. Автореф. канд. дисс. М.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. 1965а. Материалы по биологии инфузорий Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 8 (11). Изд. «Наука», М.—Л.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. 1965б. Материалы по распределению и сезонной динамике *Asplanchna priodonta* и *A. herricki* Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 8 (11). Изд. «Наука», М.—Л.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. и Ю. И. Сорокин. 1965. Питание парамеций водорослями и бактериями. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 8 (11). Изд. «Наука», М.—Л.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1955а. О методике количественного учета фауны во временных водоемах и периодически затопляемых зонах водохранилищ. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 2. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1955б. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 2. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1957. Развитие фауны беспозвоночных в нерестово-выростных водоемах на Дону в связи с выращиванием в них молоди рыб. Ихтиол. комисс. АН СССР. Тр. совещ. по рыбоводству, вып. 7. Изд. АН СССР, М.

- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1958а. К вопросу о продуктивности Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1958б. Усовершенствованная конструкция трубчатого дочерпателя. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1961. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1963. Основные трофические связи в волжских водохранилищах. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 5 (8). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1965. Итоги работы по изучению зоопланктона, зообентоса и биологии водных беспозвоночных. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 9 (12). Изд. «Наука», М.—Л.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Э. Д. Мордухай-Болтовская и Г. Я. Яновская. 1958. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. и А. В. Монаков. 1963. Распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище в весенний период. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 6 (9). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. и Т. Л. Поддубная. 1958. О зимних исследованиях бентоса в волжском предустьевом районе Рыбинского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 2.
- Мосевич Н. А. и М. В. Мосевич. 1954. Основные черты гидрохимического режима и микробиологические процессы в Рыбинском водохранилище. Тр. пробл. и тематич. совещ. Зоол. инст. АН СССР, вып. 2. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Москвитин А. И. 1947. Молого-Шекснинское межледниковое озеро. Тр. Инст. геол. наук АН СССР, вып. 88, геол. сер., № 26. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Муселиус-Богоявленская В. А. 1957. Инвазии леща и их влияние на организм рыбы. Автореф. канд. дисс. М.
- Никольский Г. В. 1965. Теория динамики стада рыб. Изд. «Наука». М.
- Новожилова М. И. 1955. Динамика численности и биомассы бактерий в водной массе Рыбинского водохранилища. Микробиол., т. 24, вып. 6.
- Новожилова М. И. 1957. Время генерации бактерий и продукция бактериальной биомассы в воде Рыбинского водохранилища. Микробиол., т. 26, вып. 2.
- Новожилова М. И. 1958. Бактериальное население водной толщи Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 3. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Новожилова М. И. 1959. Определение вероятной ошибки при учете бактерий в водоемах методом прямого счета. Тр. 6-го совещ. по пробл. внутр. вод. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Носков А. С. 1956. Ряпушка Рыбинского водохранилища. Автореф. канд. дисс. М.
- Овчинников И. Ф. 1949. Эколого-биологический очерк периодически осушаемой зоны Рыбинского водохранилища. Автореф. канд. дисс. Л.
- Овчинников И. Ф. 1950. Краткий очерк Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 1. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. 1962. Под ред. Б. Е. Быховского. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Остроумов А. А. 1955. О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 2. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Остроумов А. А. 1957. Икhtiологические исследования верхневолжских водохранилищ. Тез. докл. совещ. по биол. пробл. новых водоемов (2—5 февраля). Горький.
- Остроумов А. А. 1961. О динамике численности основных рыб верхневолжских водохранилищ. Икhtiол. комис. АН СССР. Тр. Всесоюз. совещ. по биол. основам рыбхоз. освоения водохр., вып. 11. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Панов Д. А. и Ю. И. Сорокин. 1965. О роли фитопланктона в питании личинок леща, плотвы и густеры. В сб.: Экол. и физиол. синезеленых водорослей. Изд. «Наука», М.—Л.
- Панов Д. А. и Ю. И. Сорокин. 1967. Определение пороговой концентрации пищи для личинок рыб при помощи радиоуглеродного метода. Вспр. икhtiол., т. 7, вып. 1.
- Паюсова А. Н. 1960. Элементарные популяции леща в авандельте Волги. Вестн. МГУ, сер. биол., № 3.
- Паюсова А. Н. 1961. Об элементарных популяциях молоди воблы в авандельте Волги. Тр. Астраханск. гос. заповедника, вып. 5.
- Перельман А. И. 1966. Геохимия ландшафта. Изд. «Высшая школа», М.
- Пермитин И. Е. 1959. Возраст и темп роста щуки Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 6 (9). Изд. АН СССР, М.—Л.

- Пермитин И. Е. 1966. Некоторые результаты дистанционных наблюдений за скоростью движения леща и судака во время миграций. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 10 (13). Изд. «Наука», М.—Л.
- Петрова М. А., Н. А. Бочкарева и Н. В. Салова. 1969. Биомасса и время генерации простейших в прудах и озерах Горьковской области. Тез. докл. Второго совещ. по вопр. круговорота вещества и энергии в озерных водоемах. Пос. Лиственичное.
- Подаруева З. С. 1960. О питании ерша в верхневолжских водохранилищах и в Белом озере. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Поддубная Т. Л. 1958. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953—1955 гг. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Поддубная Т. Л. 1959. О динамике популяций тубифицид (*Oligochaeta*, *Tubificidae*) в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Поддубная Т. Л. 1961. Материалы по питанию массовых видов тубифицид Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Поддубная Т. Л. 1963. Жизненный цикл и темп роста невского лимнодрила. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 5 (8). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Поддубная Т. Л. 1965. Питание *Chaetogaster diaphanus* Gruit. в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 9 (12). Изд. «Наука», М.—Л.
- Поддубная Т. Л., В. И. Митропольский, А. И. Шилова и Н. И. Зеленцов. 1971. Донная фауна Рыбинского водохранилища по материалам 1968 г. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 22 (25). Изд. «Наука», Л.
- Поддубная Т. Л. и Ю. И. Сорокин. 1961. Глубина слоя оптимального питания тубифицид в связи с их перемещениями в грунте. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 10.
- Поддубный А. Г. 1955. Некоторые данные о распределении и возрастном составе чехони Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 2. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Поддубный А. Г. 1958а. Особенности роста чехони Рыбинского водохранилища и смежных водоемов. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Поддубный А. Г. 1958б. Условия размножения чехони в Рыбинском водохранилище. Зоол. журн., т. 37, вып. 11.
- Поддубный А. Г. 1959. Некоторые особенности распределения рыбинского леща в нагульный период. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 5.
- Поддубный А. Г. 1960а. Первые результаты мечения рыб в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 6.
- Поддубный А. Г. 1960б. О локальных стадах леща в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Поддубный А. Г. 1965. Некоторые результаты наблюдений за поведением мигрирующих рыб. В сб.: Бионика. Изд. «Наука», М.
- Поддубный А. Г. 1966а. Об адаптивном ответе популяции плотвы на изменение условий обитания. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 10 (13). Изд. «Наука», М.—Л.
- Поддубный А. Г. 1966б. О степени устойчивости ареала локального стада рыб. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 13 (16). Изд. «Наука», М.—Л.
- Поддубный А. Г. 1966в. Результаты мечения леща в Горьковском водохранилище. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 13 (16). Изд. «Наука», М.—Л.
- Поддубный А. Г. и Н. А. Гордеев. 1966. Результаты облова открытых плесов водохранилищ кольцевой сетью. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 13 (16). Изд. «Наука», М.—Л.
- Поддубный А. Г. и Н. А. Гордеев. 1968. Оценка общей численности промыслового запаса синца (*Abramis ballerus* L.) в Рыбинском водохранилище. В сб.: Биол. и гидрол. факторы местных перемещений рыб. Изд. «Наука», М.—Л.
- Поддубный А. Г., Н. А. Гордеев и И. Е. Пермитин. 1968. Направление движения нагульных скоплений рыб и его связь с элементами среды. В сб.: Биол. и гидрол. факторы местных перемещений рыб. Изд. «Наука», М.—Л.
- Полокова С. Н. 1969. Состав пищи и суточные вертикальные миграции снетка. Бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 6.
- Поляков Ю. А., Н. И. Аничкова и А. М. Леонтьева. 1964. Бета-активность воды, ила и растительности Рыбинского водохранилища. В сб.: Радиоактивная загрязненность морей и океанов Изд. «Наука», М.
- Полянский В. И. 1941. Новые формы пресноводных водорослей из окрестностей г. Череповца Вологодской области. Ботан. матер. Отд. споров. растений Бот. инст. АН СССР, т. V, вып. 7—9.

- П о л я н с к и й В. И. 1950. К флоре водорослей Череповецкого района Вологодской области. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. II, вып. 6.
- П о т о ц к а я И. В. и Н. П. Ц ы б а. 1964. Первичная продукция планктона в Цимлянском водохранилище. ДАН СССР, т. 115, № 3.
- П р и в о л ь н е в Т. И. 1954. Физиологические приспособления у рыб к новым условиям существования. Тр. совещ. по проблеме акклиматизации рыб и кормовых беспозвоночных, вып. 3. М.
- П р и м а ч е н к о А. Д. 1959. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4). Изд. АН СССР, М.—Л.
- П ы р и н а И. Л. 1966. Первичная продукция фитопланктона в Ивановском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 13 (16). Изд. «Наука», М.—Л.
- П ы р и н а И. Л. 1967а. Эффективность утилизации солнечной энергии при фотосинтезе планктона волжских водохранилищ. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 14 (17). Изд. «Наука», Л.
- П ы р и н а И. Л. 1967б. Зависимость фотосинтеза фитопланктона от его биомассы и содержания хлорофилла. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 14 (17). Изд. «Наука», Л.
- Р а д а к о в Д. В. 1961. Об особенностях оборонительного поведения стай некоторых пелагических рыб. Тр. Инст. морфол. животных АН СССР, вып. 39.
- Р а з у м о в А. С. 1932. Прямой метод учета бактерий в воде. Сравнение его с методом Коха. Микробиол., т. 1, вып. 2.
- Р и в ь е р И. К. 1971. Материалы по размножению хищных *Cladocera* (*Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus*) в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 22 (25). Изд. «Наука», Л.
- Р о з а н о в а Е. П. и М. И. Н о в о ж и л о в а. 1958. Количественное распределение и видовой состав дрожжей Рыбинского водохранилища. Микробиол., т. 27, вып. 3.
- Р о м а н е н к о В. И. 1959. Учет метанооксиляющих бактерий в воде методом радиоавтографии колоний с мембранных фильтров. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 5.
- Р о м а н е н к о В. И. 1962. Количество летучих жирных кислот в илах Рыбинского водохранилища, определенное методом хроматографии. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 13.
- Р о м а н е н к о В. И. 1963. Потенциальная способность микрофлоры воды к гетеротрофной ассимиляции углекислоты и к хемосинтезу. Микробиол., т. 32, вып. 4.
- Р о м а н е н к о В. И. 1964а. Потенциальная способность микрофлоры иловых отложений к гетеротрофной ассимиляции углекислоты и к хемосинтезу. Микробиол., т. 33, вып. 1.
- Р о м а н е н к о В. И. 1964б. Гетеротрофная ассимиляция CO_2 бактериальной флорой воды. Микробиол., т. 33, вып. 4.
- Р о м а н е н к о В. И. 1965. Сравнительная характеристика микробиологических процессов в водохранилищах различных типов. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 9 (12). Изд. «Наука», М.—Л.
- Р о м а н е н к о В. И. 1966а. Метод быстрого определения радиоактивности растворов $\text{Na}_2\text{C}^{14}\text{O}_3$ и $\text{Na}_2\text{S}^{35}\text{O}_4$. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 13 (16). Изд. «Наука», М.—Л.
- Р о м а н е н к о В. И. 1966б. Характеристика микробиологических процессов образования и разрушения органического вещества в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 13 (16). Изд. «Наука», М.—Л.
- Р о м а н е н к о В. И. 1967а. Соотношение между фотосинтезом фитопланктона и деструкцией органического вещества в водохранилищах. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 15 (18). Изд. «Наука», М.—Л.
- Р о м а н е н к о В. И. 1967б. Сравнение кислородного и радиоуглеродного методов определения интенсивности фотосинтеза фитопланктона. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 15 (18). Изд. «Наука», Л.
- Р о м а н е н к о В. И. 1969а. Продукция бактерий и фитопланктона в пресных водоемах. Гидробиол. журн., т. 5, вып. 2.
- Р о м а н е н к о В. И. 1969б. Время генерации и время удвоения ассимиляции CO_2 гетеротрофными бактериями. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 4.
- Р о м а н е н к о В. И. и А. Ф. Д а у к ш т а. 1968. Влияние света на интенсивность фотосинтеза фитопланктона в поверхностных слоях воды. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 3.
- Р о м а н е н к о В. И. и В. А. Р о м а н е н к о. 1969. Деструкция органического вещества в иловых отложениях Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. внутр. вод АН СССР, вып. 19 (22). Изд. «Наука», М.—Л.

- Россолимо Л. Л. 1932. Явление газоотделения на Белом озере в Косино. Тр. Лимнол. ст. в Косино, вып. 15. Гидрометеиздат, Л.
- Россолимо Л. Л. 1967. Необратимые типологические изменения озер культурных ландшафтов. В сб.: Типология озер. Изд. «Наука», М.
- Рутковский В. И. 1963. Температурный режим Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 5 (8). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Рутковский В. И. и Т. Н. Курдина. 1959. Водный баланс Рыбинского водохранилища за период с 1947 по 1955 гг. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Савватеев В. А. 1968. Фиксация азота в море. В сб.: Методы рыбохозяйственных химико-океанографических исследований, ч. II. М.
- Салманов М. А. и Ю. И. Сорокин. 1961. Первичная продукция и деструкция органического вещества в Куйбышевском водохранилище. Ихтиол. комис. АН СССР. Тр. Всесоюз. совещ. по биол. основам рыбохоз. освоения водохр., вып. 11. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Сауков А. А. 1966. Геохимия. Изд. «Наука», М.
- Себенцов Б. М., Д. И. Биск, Е. В. Мейснер. 1940. Режим и рыбы Иваньковского водохранилища в первые годы его существования. Тр. Воронежск. отд. Всероссийск. научн.-исслед. инст. пруд. рыбн. хоз., т. 3, вып. 2. Воронеж.
- Семенова Л. М. 1968. Некоторые данные по биологии *Bosmina coregoni* Baird. в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 17 (20). Изд. «Наука», Л.
- Семенова Л. М. 1971. О вертикальном распределении и суточных миграциях *Bosmina coregoni* Baird. в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 22 (25). Изд. «Наука», Л.
- Сергеев Р. С. 1959. Материалы по биологии налима Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4). Изд. «Наука», М.—Л.
- Синельников В. Е. 1969а. Методика определения битумоидов в открытых водоемах. Гидрохим. матер., т. 50.
- Синельников В. Е. 1969б. Содержание битумоидов в зарегулированных водоемах как показатель загрязнения их нефтепродуктами. Гидрохим. матер., т. 50.
- Синельников В. Е. 1971. О распределении битумоидов в водохранилищах Верхней Волги в связи с ее загрязнением нефтью. Материалы Первой конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Куйбышев.
- Скопичев Б. А. и А. Г. Бакулина. 1966. Органическое вещество в водах Рыбинского водохранилища в 1964 г. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 13 (16). Изд. «Наука», М.—Л.
- Скопичев Б. А., А. Г. Бакулина и Н. С. Кузнецова. 1971. Органическое вещество в водах Рыбинского и Шекснинского (Череповецкого) водохранилищ, Белого и Сиверского озер в многоводные 1965 и 1966 гг. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 20 (23). Изд. «Наука», Л.
- Сметанич В. С. 1961. Рыбинское водохранилище. (Аннотированный указатель литературы). Ярославль.
- (Смирнов Н. Н.) Smirnov N. N. 1963. On inshore Cladocera of the Volga Water reservoirs. Hydrobiol., v. XXI, № 1—2.
- (Смирнов Н. Н.) Smirnov N. N. 1964. On the quantity of allochthonous pollen and spores received by the Rybinsk reservoir. Hydrobiol., v. XXIV, № 1—3.
- Соколов И. И. 1955. Водяные клещи Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 2. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Соколова Г. А. и Ю. И. Сорокин. 1957. Бактериальное восстановление сульфатов в илах Рыбинского водохранилища. Микробиол., т. 26, вып. 2.
- Соколова Н. Ю. 1957. Бентос Шенсинского отрога Рыбинского водохранилища. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. 8.
- Соколова Н. Ю. 1968. Продукция хирономид Учинского водохранилища. Сб. «Методы определения продукции водных животных». Изд. БГУ, Минск.
- Соколова Н. Ю. и А. А. Львова-Качанова. 1971. Продуктивность бентоса водохранилищ водоснабжения бассейна Верхней Волги. Материалы Первой конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Куйбышев.
- Сорокин Ю. И. 1956а. О бактериальном хемосинтезе в иловых отложениях. Микробиол., т. 25, вып. 3.
- Сорокин Ю. И. 1956б. О применении радиоактивного C^{14} для изучения первичной продукции водоемов. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. 7.
- Сорокин Ю. И. 1957. Роль хемосинтеза в продукции органического вещества в водоемах. Микробиол., т. 25, вып. 6.
- Сорокин Ю. И. 1958а. Роль хемосинтеза в продукции органического вещества в водохранилищах. 2. Изучение хемосинтеза в иловых отложениях с помощью C^{14} . Микробиол., т. 27, вып. 2.
- Сорокин Ю. И. 1958б. Роль хемосинтеза в продукции органического вещества в водохранилищах. 3. Продукция хемосинтеза в водной толще в летний период. Микробиол., т. 27, вып. 3.

- Сорокин Ю. И. 1958в. Микрофлора и химический состав грунтов Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 3. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Сорокин Ю. И. 1958г. Первичная продукция органического вещества в водной толще Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 3. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Сорокин Ю. И. 1959а. Определение изотопического эффекта при фотосинтезе в культурах *Scenedesmus*. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 4.
- Сорокин Ю. И. 1959б. Биомасса бактерий и химический состав грунтов Рыбинского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 4.
- Сорокин Ю. И. 1960а. Метан и водород в воде волжских водохранилищ. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Сорокин Ю. И. 1960б. О методике определения первичной продукции моря при помощи C^{14} . Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. 10.
- Сорокин Ю. И. 1961а. Продукция фотосинтеза в волжских водохранилищах в конце июня 1959 г. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 11.
- Сорокин Ю. И. 1961б. Содержание сульфидов и скорость их образования в илах волжских водохранилищ в 1959 г. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 11.
- Сорокин Ю. И. 1962. Поправки на самопоглощение излучения C^{14} при определении продукции фотосинтеза и хемосинтеза в водоемах. Микробиол., т. 31, вып. 1.
- Сорокин Ю. И. 1964. Продукция фотосинтеза фитопланктона в Черном море. Изв. АН СССР, сер. биол., № 5.
- Сорокин Ю. И. 1966. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 12 (15). Изд. «Наука», М.—Л.
- Сорокин Ю. И. 1967. Некоторые итоги изучения трофической роли бактерий в водоемах. Гидробиол. журн., т. 3, № 5.
- Сорокин Ю. И. 1969. Сезонная динамика продуктивности планктона прибрежья и открытой части Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 3.
- Сорокин Ю. И. 1971а. Количественная оценка роли бактериопланктона в биологической продуктивности тропических вод Тихого океана. В сб.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. Изд. АН СССР, М.
- Сорокин Ю. И. 1971б. Сравнительная оценка продуктивности планктона мелководий Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 21 (24). Изд. «Наука», Л.
- Сорокин Ю. И., Е. П. Розанова и Г. А. Соколова. 1959. Изучение первичной продукции в Горьковском водохранилище. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. 9.
- Сорокин Ю. И., А. В. Монаков, Э. Д. Мордухай-Болтовская и Р. А. Родова. 1965. Опыт применения радиоуглеродного метода для изучения трофической роли синезеленых водорослей. В сб.: Экол. и физиол. синезеленых водорослей. Изд. «Наука», М.—Л.
- Сорокин Ю. И. и Э. Д. Мордухай-Болтовская. 1962. Изучение питания коловраток с помощью C^{14} . Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 12.
- Сорокин Ю. И. и В. К. Федоров. 1969. Первичная продукция фотосинтеза в Онежском озере. Предварит. результаты работ Комплексн. экспед. по исслед. Онежского оз., вып. 4. Карельское книжн. изд., Петрозаводск.
- Сорокин Ю. И. и Л. М. Чердынцева. 1971. Эффективность и механизм использования растворенного органического вещества в планктонных сообществах. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 22 (25). Изд. «Наука», Л.
- Старикова Д. М. и Ю. И. Сорокин. 1970. Сезонные наблюдения над динамикой биологических процессов в Волжском плесе и прибрежной зоне Рыбинского водохранилища. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 11.
- Столяров В. П. 1952. К паразитофауне рыб Рыбинского водохранилища. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., т. 71, вып. 4.
- Столяров В. П. 1954а. Динамика паразитофауны промысловых рыб Рыбинского водохранилища. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., т. 72, вып. 4.
- Столяров В. П. 1954б. Паразитофауна промысловых рыб Рыбинского водохранилища за первые 7 лет существования. Тр. пробл. и тематич. совещ. Зоол. инст. АН СССР, вып. 4. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Столяров В. П. 1958. Формирование паразитической фауны промысловых рыб Рыбинского водохранилища. Тр. Ленингр. сельскохоз. инст., вып. 14.
- Столяров В. П. 1959. Паразитическая фауна рыб Рыбинского водохранилища и закономерности ее формирования. Автореф. докт. дисс. Л.
- Тачалов С. Н. 1959. Термический режим Рыбинского водохранилища. Сб. работ Рыбинск. гидрометеорол. обсерв., вып. 1. Гидрометеиздат, Л.

- Т а ч а л о в С. Н. 1965. Динамика изменения площадей затопленной древесной растительности и торфяных славин на Рыбинском водохранилище. Сб. раб.от Рыбинской гидрометеорол. обсерв., вып. 2. Гидрометеиздат, Л.
- Т о м и л и н а Т. Б. 1959. Динамика растительности зоны временного затопления Рыбинского водохранилища в районе станции «Борок». Бот. журн., т. 42, № 2.
- Т о м и л и н а Т. Б. 1960. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища в районе поселка Борок. Бот. журн., т. 45, № 1.
- Т р и б у ш Т. М. 1960. Некоторые наблюдения над коловратками семейства *Asplanchnidae* Рыбинского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 6.
- Т р и ф о н о в а Н. А. 1963. Обмен растворимыми формами азота между грунтом и придонным слоем воды Рыбинского водохранилища. Матер. по биол. и гидрол. волжск. водохр. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Т р и ф о н о в а Н. А. 1966. Гидрохимические материалы и характеристика санитарного состояния Верхней Волги. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 13 (16). Изд. «Наука», М.—Л.
- Т р и ф о н о в а Н. А. 1967. О накоплении соединений азота в донных отложениях Рыбинского водохранилища. В сб.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Изд. «Наука», М.
- Т р и ф о н о в а Н. А. 1968. О содержании аминокислот в воде Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 18 (21). Изд. «Наука», Л.
- Т р и ф о н о в а Н. А. 1969. О накоплении соединений азота в Рыбинском водохранилище в вегетационный период. Матер. к совещ. по прогнозированию биогенных элементов и органич. веществ в водохранилищах. Рыбинск.
- Т р и ф о н о в а Н. А. 1971. Распределение соединений азота в Рыбинском водохранилище в зимне-весенний период. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 20 (23). Изд. «Наука», Л.
- Т р и ф о н о в а Н. А. и Л. А. К а л и н и н а. 1972. Содержание и распределение азота в Рыбинском водохранилище в летне-осенний период. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 23 (26). Изд. «Наука», Л.
- Т р о и ц к и й А. С. и Ю. И. С о р о к и н. 1967. К методике расчета биомассы бактерий в водоеме. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 15 (18). Изд. «Наука», М.—Л.
- Т ю р и н П. В. 1963. Биологические обоснования регулирования рыболовства на внутренних водоемах. Пищепромиздат, М.
- Ф е н ю к В. Ф. 1958. Материалы по фауне отмирающей водной растительности в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- Ф е н ю к В. Ф. 1960. Состав и распределение бентоса в Моложемском отроге Рыбинского водохранилища. Тр. Дарвинск. гос. заповедника, вып. 6.
- Ф е н ю к В. Ф. 1961. Донное население временно затопляемой зоны Рыбинского водохранилища. Тр. Дарвинск. гос. заповедника, вып. 7.
- Ф о р т у н а т о в М. А. 1959. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища как показатели его режима. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Ф о р т у н а т о в М. А. 1971. Цветность и прозрачность воды Верхне-волжских водохранилищ. Тр. Инст. внутр. вод АН СССР, вып. 20 (23). Изд. «Наука», Л.
- Ф о т и е в А. В. 1968. К изучению природы гумусовых веществ воды приемом тонкослойной хроматографии. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 1.
- Ф р а н ц е в А. В. 1959. Очистной эффект Учинского водохранилища и некоторые пути его повышения. Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Ц и х о н - Л у к а н и н а Е. А. 1965. Питание и рост пресноводных брюхоногих моллюсков. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 9 (12). Изд. «Наука», М.—Л.
- Ц и х о н - Л у к а н и н а Е. А. и Ю. И. С о р о к и н. 1965а. Усвоение затворкой различных видов пищи. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 8 (11). Изд. «Наука», М.—Л.
- Ц и х о н - Л у к а н и н а Е. А. и Ю. И. С о р о к и н. 1965б. Усвоение затворкой взвешенных водорослей в зависимости от их концентрации в среде. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 8 (11). Изд. «Наука», М.—Л.
- Ч и р к о в а З. Н. 1955. О распределении и росте сеголетков окуня в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 2. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Ч о р и к Ф. П. 1969. Методика сбора, определения и количественного учета свободноживущих инфузорий. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 3.
- Ш а р о н о в И. В. 1963. Влияние уровневого режима на формирование стад рыб в Куйбышевском водохранилище. Матер. 1-го научн.-техн. совещ. по изуч. Куйбышевск. водохр., вып. 3.

- Шенников А. П. 1950. Обзор ботанических исследований в Борке в 1938—1947 гг. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 1. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Шенякова Л. Ф. 1959. Некоторые особенности роста окуня. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (14). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Шигин А. А. 1957. Паразитические черви цапель и поганок Рыбинского водохранилища. Тр. Дарвинск. гос. заповедника, вып. 4.
- Шигин А. А. 1961. Гельминтофауна чайковых птиц Рыбинского водохранилища. Тр. Дарвинск. гос. заповедника, вып. 7.
- Шилова А. И. 1958а. О сроках вылета и количестве генераций *Tendipes plumosus* в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- Шилова А. И. 1958б. Материалы по биологии мотыля (*Tendipes* Mg.) Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Шилова А. И. 1960а. О сезонном изменении популяции *Tendipes plumosus* L. и *T. tentans* F. в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Шилова А. И. 1960б. О сезонных изменениях численности и биомассы тендипед в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 6.
- Шилова А. И. 1961. Новый род и вид тендипедид (*Diptera*, *Tendipedidae*). Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 11.
- Шилова А. И. 1963. Метаморфоз *Lipiniella arenicola* Shilova (*Diptera*, *Tendipedidae*). Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 5 (8). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Шилова А. И. 1965. Метаморфоз и биология *Stictochironomus crassiforceps* Kieff. (*Diptera*, *Tendipedidae*). Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 8 (11). Изд. «Наука», М.—Л.
- Шушкина Э. А. 1966. Соотношение продукции и биомассы зоопланктона озер. Гидробиол. журн., № 11, вып. 1.
- Щербаков А. П. 1950. Гидрохимический режим рек Волги, Мологи и Шексны в районе Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 1. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Щербаков А. П. 1963. Продуктивность зоопланктона Глубокого озера. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. 13.
- Щербаков А. П. 1967. Озеро Глубокое. Изд. «Наука», М.
- Щетинина Л. А. 1954. Снеток Рыбинского водохранилища. Зоол. журн., т. 33, вып. 6.
- Эдельштейн К. К. 1963. О слое температурного скачка и его динамике в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 6 (9). Изд. АН СССР, М.—Л.
- Эдельштейн К. К. 1965. Водные массы речной части Горьковского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 7 (10). Изд. «Наука», М.—Л.
- Яковлева А. Н. 1962. Формирование запасов рыб в Волгоградском водохранилище в первые годы его существования. Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ, т. 7.
- Allen M. B. 1963. Nitrogen fixation. In: Physiology and biochemistry of algae. N. Y.—London.
- Comita G. W. and W. T. Edmondson. 1953. Some aspects of the limnology of an Arctic lake. Standford Univ. Publ., ser. biol., № 11.
- Dugdale R., V. Dugdale, J. Neess and J. Goering. 1959. Nitrogen fixation in lakes. Science, v. 130, № 3379.
- Dugdale V. and R. Dugdale. 1962. Nitrogen metabolism in lakes. II. Role of nitrogen fixation in Sanctuary lake Pennsylvania. Limnol. and Oceanogr., v. 7, № 2.
- Fogg G. E., C. Nalevaiko and W. D. Watt. 1965. Extracellular products of phytoplankton photosynthesis. Proc. Roy. Soc. B, v. 162, № 989. Publ. by the Royal Society Burlington House. London.
- Gerloff G. C. and F. Skoog. 1954. Cell content of nitrogen and phosphorus as a measure of the availability for growth of *Microcystis aeruginosa*. Ecol., v. 35, № 3.
- Goering J. and J. Neess. 1964. Nitrogen fixation in two Wisconsin lakes. Limnol. and Oceanogr., v. 9, № 4.
- Goering J., R. Dugdale and D. Menzel. 1966. Estimates of in situ rates of nitrogen uptake by *Trichodesmium* sp. Limnol. and Oceanogr., v. 11, № 4.
- Henrich A. T. and D. E. Johnson. 1935. Studies of freshwater bacteria. 2. Stalked bacteria, a new order of *Schizomycetes*. J. Bacteriol., v. 30, № 1.
- Ketchum B. H. 1939. The development and restoration of deficiencies in the phosphorus and nitrogen composition of unicellular plants. J. Cellular and Compar. Physiol., v. 13.
- Keys A., E. H. Christensen and A. Krogh. 1935. The organic metabolism of sea-water with special reference to the ultimate food cycle in the sea. J. Mar. Biol. Assoc., v. 20.

- K u r o k i T. 1965. A new method of analyzing space conditions for salmon fish-schools. Reprinted from Bulletin of the Faculty of Fisheries, Hokkaido Univ., v. 16, № 1.
- P r i n g s h e i m E. G. 1968. Cyanophyceen-Studien. Archiv Microbiol., Bd. 63, H. 4.
- S a u n d e r s G. W., F. B. T r a m a and R. W. B a c h m a n n. 1962. Evolution of a modified C^{14} technique for the shipboard estimation of photosynthesis in large lakes. Great Lakes Res. Div., Univ. of Michigan Publ., № 8.
- S i e b e c k O. 1968. «Uferflucht» und optische Orientierung pelagischer Crustaceen. Arch. Hydrobiol., v. 35, Suppl. № 1.
- S t e e m a n n N i e l s e n E. 1952. On the use of radioactive carbon (C^{14}) for measuring of organic production in the sea. J. Cons. Expl. Mer., v. 18.
- S t r i c k l a n d J. D. H. 1965. Production of organic matter in the primary stages of the marine food chain. Chemical Oceanogr. Acad. Press. N. Y.
- W a t t W. D. 1966. Release of dissolved organic material from the cells of phytoplankton population. Proc. Roy. Soc. B, v. 164, № 997.
- W u n d s c h H. H. 1949. Grundlagen der Fischwirtschaft in den Grosstaubecken. Abhandl. a. d. Fischerei, Lief. 1.

О Г Л А В Л Е Н И Е

	Стр.
П р е д и с л о в и е	5
Введение	8
Г л а в а 1. Гидрология	20
Морфометрия. Рельеф дна. Берега	20
Характеристика водного питания	25
Водный баланс и режим уровня	25
Водные массы	29
Термика	38
Взвешенные вещества. Формирование донных отложений. Заиление	45
Г л а в а 2. Гидрохимический режим	55
Химическая характеристика притоков	55
Химическая характеристика водохранилища	59
Главные ионы	64
Органическое вещество	74
Растворенные газы	84
Биогенные элементы	90
Азот	91
Фосфор	105
Калий	112
Железо	114
Кремний	117
Г л а в а 3. Санитарное состояние водохранилища и качество воды	119
Г л а в а 4. Живое население	129
Микрофлора	129
Общее количество бактерий в воде и иловых отложениях	129
Формы микроорганизмов	135
Биомасса бактерий	136
Размножение бактерий и продукция их биомассы	137
Группы бактерий	146
Фитопланктон	152
Высшая водная растительность	168
Зоопланктон	176
Зообентос	193
Фауна зарослей высших водных растений	209
Ихтиофауна	217
Паразитофауна рыб	249

Глава 5. Промысел рыбы и состояние ее запасов	255
Состояние запасов промысловых рыб	260
Пути повышения рыбопродуктивности	263
Глава 6. Биологическая продуктивность	267
Продукция фотосинтеза фитопланктона	267
Методы исследования	269
Горизонтальное распределение продукции фотосинтеза под 1 м ² . .	271
Сезонные изменения продуктивности фотосинтеза фитопланктона . .	273
Годовая продукция фотосинтеза и ее многолетние колебания	274
Эколого-физиологические особенности фотосинтеза фитопланктона	277
Питание и пищевые связи массовых видов водных организмов	280
Зависимость интенсивности питания от концентрации пищи и обеспе-	
ченность водных животных пищей в естественных условиях . . .	283
Элементы балансового равенства питания массовых видов водных жи-	
вотных	286
Эффективность использования растворенного органического вещества	286
Поток энергии в экосистеме Рыбинского водохранилища	289
Заключение	297
Приложение. Списки видов растений и животных Рыбинского водохра-	
нилища	304
Водоросли (Г. В. Кузьмин)	304
Высшие растения (В. А. Экзерцев)	311
Жгутиковые (Б. Ф. Жуков)	317
Коловратки (Т. М. Владимирова)	317
Моллюски (В. И. Митропольский)	319
Малощетинковые черви (Т. Л. Поддубная)	321
Водяные клещи (Б. А. Вайнштейн)	323
Ракообразные	325
Отряд <i>Cladocera</i> (Т. М. Владимирова, Л. М. Семенова)	325
Отряд <i>Ostracoda</i> (Л. А. Луферова)	326
Отряд <i>Copepoda</i> (А. В. Монаков)	327
Отряд <i>Isopoda</i> (Ф. Д. Мордухай-Болтовской)	328
Отряд <i>Amphipoda</i> (Ф. Д. Мордухай-Болтовской)	328
Отряд <i>Mysidacea</i> (Ф. Д. Мордухай-Болтовской)	328
Отряд <i>Decapoda</i> (Ф. Д. Мордухай-Болтовской)	329
Насекомые	329
Отряд <i>Trichoptera</i> (С. Н. Заречная)	329
Отряд <i>Diptera</i> . Сем. <i>Chironomidae</i> (А. И. Шилова)	331
Рыбы (Л. К. Ильина)	335
Паразиты рыб (Н. А. Изюмова)	338
Литература	344

CONTENTS

	Page
Preface	5
Introduction	8
Chapter 1. Hydrology	20
Morphometry. Relief of bottom. Shores	20
Characteristic of water feeding	25
Water balance and level regime	25
Water masses	29
Thermics	38
Suspended matter. Formation of bottom sediments. Silting	45
Chapter 2. Hydrochemical regime	55
Chemical characteristic of tributaries	55
Chemical characteristic of the reservoir	59
Main ions	64
Organic matter	74
Dissolved gases	84
Biogenic elements	90
Nitrogen	91
Phosphorus	105
Potassium	112
Iron	114
Silicon	117
Chapter 3. Sanitary conditions of the reservoir and quality of water	119
Chapter 4. Living population	129
Microflora	129
Total amount of bacteria in water and silt deposits	129
Forms of microorganisms	135
Bacterial biomass	136
Reproduction of bacteria and production of their biomass	137
Groups of bacteria	146
Phytoplankton	152
Higher aquatic vegetation	168
Zooplankton	176
Zoobenthos	193
Fauna of higher plants	209
Ichthyofauna	217
Parasitic fauna of fishes	249

Chapter 5. Fish stock Fishery and state of fishes stock	255
Stock of food fishes	260
Means of rising of fishing productivity	263
Chapter 6. Biological productivity	267
Production of photosynthesis of phytoplankton	267
Methods of investigation	269
Horizontal distribution of production of photosynthesis under 1 m ²	271
Seasonal changes of productivity of phytoplanktonic photosynthesis	273
Annual production of photosynthesis and its long term fluctuations	274
Ecologo-physiological peculiarities of photosynthesis of phytoplankton	277
Nutrition and food relations of mass species of water organisms	280
Dependence of intensity of feeding on food concentration and supply of aquatic organisms with food under natural conditions.	283
Elements of balance equation of feeding of mass species of aquatic animals	286
Effectiveness of utilization of dissolved organic matter	286
Energy flux in the ecosystem of the Rybinsk reservoir	289
Conclusion	297
Appendix. List of plants and animals of the Rybinsk reservoir	304
Algae (G. V. Kuzmin)	304
Higher plants (V. A. Ekzertsev)	311
Flagellates (B. F. Zhukov)	317
Rotatoria (T. M. Vladimirova)	317
Mollusca (V. I. Mitropolsky)	319
Oligochaeta (T. L. Poddubnaya)	321
Water mites (B. A. Wainstein)	323
Crustacea	325
Order <i>Cladocera</i> (T. M. Vladimirova, L. M. Semenova)	325
Order <i>Ostracoda</i> (L. A. Luferova)	326
Order <i>Copepoda</i> (A. V. Monakov)	327
Order <i>Iso-poda</i> (F. D. Mordukhai-Boltovskoi)	328
Order <i>Amphipoda</i> (F. D. Mordukhai-Boltovskoi)	328
Order <i>Mysidacea</i> (F. D. Mordukhai-Boltovskoi)	328
Order <i>Decapoda</i> (F. D. Mordukhai-Boltovskoi)	329
Insecta	330
Order <i>Trichoptera</i> (S. N. Zarechnaya)	329
Order <i>Diptera</i> . Fam. <i>Chironomidae</i> (A. I. Shilova)	331
Fishes (L. K. Il'ina)	335
Parasites of fishes (N. A. Izyumova)	338
References	344

РЫБИНСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ И ЕГО ЖИЗНЬ

Утверждено к печати
Институтом биологии внутренних вод
Академии наук СССР

Редактор издательства В. В. Тарнягина
Технический редактор О. Н. Скобелева
Корректоры М. А. Горилас,
Н. И. Журавлева и Г. И. Суворова

Сдано в набор 16 XI 1971 г. Подписано к печати
13 VI 1972 г. Формат бумаги 70×108¹/₁₆. Бумага
№ 2. Печ. л. 23³/₄=33,25 усл. печ. л. Уч.-изд. л.
35,81. Изд. № 4593. Тип. зак. № 498. М-14521. Ти-
раж 1300. Цена 3 р. 98 к.

Ленинградское отделение издательства «Наука»
199164, Ленинград, Менделеевская линия, д. 1
1-я тип. издательства «Наука»,
199034, Ленинград, 9 линия, д. 12