

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК



ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД  
ИМЕНИ И. Д. ПАПАНИНА РАН



**СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ  
ЭКОСИСТЕМЫ  
РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА  
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

Москва  
2018

УДК 574.5(285.2)(47)  
ББК 28.082

**Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века** / ред. В.И. Лазарева; РАН, Ин-т биологии внутр. вод им. И. Д. Папанина. – М.: РАН, 2018. – 456 с.

ISBN 978-5-907036-18-5

Коллективная монография обобщает результаты комплексного мониторинга экосистемы и специальных исследований, выполненных на Рыбинском водохранилище за время его существования с акцентом на последние 15 лет. В работе освещены фундаментальные проблемы гидробиологии и экологии, связи многолетней динамики структурных и функциональных показателей сообществ с факторами среды. Подробно проанализированы изменения в экосистеме под влиянием потепления климата. Исследована роль видов-вселенцев в трофической сети водохранилища. Приведена оценка уровня антропогенного воздействия на экосистему, выявлены приоритетные загрязнители.

Книга рассчитана на гидробиологов и экологов широкого профиля.

**Авторский коллектив:**

*В.И. Лазарева, А.С. Литвинов, С.А. Поддубный, В.В. Законнов, И.Л. Пырина, Л.Г. Корнева, Н.М. Минеева, Л.Е. Сигарева, В.Г. Папченков, А.И. Копылов, Ю.В. Герасимов, Г.Х. Щербина, А.В. Макрушин, Г.М. Чуйко, И.Э. Степанова, Е.М. Бикбулатова, Д.Б. Косолапов, Н.А. Тимофеева, И.В. Митропольская, С.Н. Перова, Е.Г. Пряничникова, Е.А. Заботкина, Е.А. Соколова, Н.Г. Косолапова, В.И. Кияшко, А.В. Тютин, Д.П. Карабанов, Т.Б. Лапирова, А.В. Романенко, И.А. Столбунов, Е.А. Боровикова, И.И. Томилина, М.В. Гапеева, О.Л. Цельмович, А.В. Законнова, В.В. Соловьева, Н.Г. Отюкова, С.Ю. Мальцева, Р.А. Ложкина, С.Ю. Бражник, Л.Е. Васюра, И.В. Рыбакова, Е.В. Румянцева, Т.С. Масленникова, И.С. Микрякова, Л.А. Кучай, Е.Н. Соколова, А.А. Бобров, В.А. Подгорная*

**Редактор**

доктор биологических наук **В.И. Лазарева**

**Рецензенты:**

доктор биологических наук, профессор **Т.Д. Зинченко**  
доктор биологических наук, профессор **А.Г. Охапкин**

*Монография подготовлена к публикации по решению  
Ученого совета ИБВВ РАН*

ISBN 978-5-907036-18-5

DOI: 10.31857/S9785907036185000001

© Институт биологии внутренних вод РАН, 2018

UDC 574.5(285.2) (47)  
LBC 28.082

**Structure and Functioning of the Ecosystem in the Rybinsk reservoir at the beginning of the 21st Century** / Ed. V.I. Lazareva. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences. – M.: RAS, 2018. – 456 p.

ISBN 978-5-907036-18-5

The book generalizes the results of the integrated monitoring of the ecosystem and special studies in the Rybinsk Reservoir during the years of its existence with a particular emphasis on the period of the last 15 years. The work highlights fundamental problems of hydrobiology and ecology, and the relationships between the long-term dynamics of structural and functional parameters of the communities and environmental factors. A detailed analysis has been made of changes in the ecosystem under effect of global warming. The role of alien species in the food web of the reservoir has been investigated. The degree of the impact of anthropogenic pollution on the ecosystem has been estimated, and the prior pollutants have been determined.

The book is intended for a wide range of specialists in the area of hydrology and ecology.

**Team of authors:**

V.I. Lazareva, A.S. Litvinov, S.A. Poddubny, V.V. Zakonnov, I.L. Pyrina, L.G. Korneva, N.M. Mineeva, L.Ye. Sigareva, V.G. Papchenkov, A.I. Kopylov, Yu.V. Gerasimov, G.Kh. Shcherbina, A.V. Makrushin, G.M. Chuyko, I.E. Stepanova, E. M. Bikbulatova, D.B. Kosolapov, N.A. Timofeyeva, I.V. Mitropol'skaya, S.N. Perova, A.V. Tyutin, D.P. Karabanov, T. B. Lapirova, E.G. Pryanichnikova, E.A. Sokolova, N.G. Kosolapova, E.A. Zabotkina, V.I. Kiyashko, A.V. Romanenko, I. A. Stolbunov, E.A. Borovikova, I.I. Tomilina, M.V. Gapeeva, O.L. Tsel'movich, A.V. Zakonnova, V.V. Solov'yeva, N.G. Otyukova, S.Yu. Mal'tseva, R.A. Lozhkina, S.Yu. Brazhnik, L.E. Vasyura, I.V. Rybakova, E.V. Rumantseva, T.S. Maslennikova, I.S. Mikryakova, L.A. Kuchai, E.N. Sokolova, A.A. Bobrov, V.A. Podgornaya

**Edited by V.I. Lazareva**

*The Monograph prepared for publication by decision of the Scientific Council of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*

ISBN 978-5-907036-18-5  
**DOI:** 10.31857/S9785907036185000001

© Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, 2018

## Введение

Рыбинское – одно из наиболее изученных водохранилищ Волги и других крупных водоемов России. Изучение гидрофизических и гидрохимических параметров вод, фауны и флоры начато с первых лет его существования (с начала 1940-х годов). С середины 1950-х годов до настоящего времени сотрудниками Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН проводятся регулярные (стандартные) комплексные наблюдения состояния экосистемы водоема, а также специальные исследования ее отдельных компонентов.

Первая монография, в которой подведены итоги всего комплекса работ на водохранилище, вышла в 1972 г. под редакцией д.б.н. Б.С. Кузина (Рыбинское водохранилище..., 1972). В последующие годы опубликовано огромное количество книг, касающихся отдельных аспектов изучения водохранилища. Обобщение значительной части полученных данных по Рыбинскому водохранилищу приведено в книге (Волга и ее жизнь, 1978), а также в вышедших в 2000-х годах монографиях по Верхней Волге (Современная экологическая..., 2000; Экологические проблемы..., 2001). До сих пор не сделано отдельной книги с анализом результатов многолетнего мониторинга такой модельной экосистемы крупного равнинного водохранилища, какой является Рыбинское водохранилище.

В настоящей книге акцентировано внимание на материалах исследования водохранилища, полученных в последние 15 лет нового века. Большое внимание уделено обсуждению влияния динамики климата на основные параметры сообщества водоема. Монография включает 13 глав, в которых описаны методы исследования и объем проанализированного материала, схема мониторинга, гидрологический и гидрохимический режим, донные отложения, растительные пигменты в воде и грунтах; традиционно приведен анализ состава, структуры и обилия основных сообществ водоема (фитопланктон, макрофиты, микробное сообщество, зоопланктон, зообентос и рыбы), проанализирована первичная продукция водорослей и макрофитов, дан обзор видов-вселенцев и их роли в экосистеме, а также экотоксикологическая оценка качества воды и донных отложений водохранилища.

Многолетние наблюдения позволили выявить в экосистеме водохранилища такие изменения, как значительный рост температуры воды, увеличение продолжительности “биологического” лета, возникновение и усиление летнего дефицита растворенного кислорода, уменьшение скорости осадконакопления, значительный уровень загрязнения грунтов тяжелыми металлами, увеличение степени зарастания акватории макрофитами и медленное сокращение площади зеркала водоема, а также изменение сезонной динамики и структуры планктона, рост первичной продукции водорослей и продуктивности гетеротрофов, резкое снижение уловов рыбы и вселение в водоем большого количества южных инвазионных видов беспозвоночных и рыб. Впервые детально изучены распространение и роль вирусов в водной толще, обрастания высших водных растений и донных отложениях водохранилища.



Глава 1 (Лазарева В.И.), раздел 9.1 (Лазарева В.И., Соколова Е.А.), глава 10 (Перова С.Н., Щербина Г.Х.), разделы 12.3 (Лазарева В.И.), 12.4 (Щербина Г.Х., Перова С.Н., Пряничникова Е.Г.) и 12.6 (Пряничникова Е.Г., Щербина Г.Х., Лазарева В.И.) подготовлены в рамках государственного задания: темы № АААА-А18-118012690106-7 и № АААА-А18-118012690105-0. Глава 2 (Литвинов А.С., Законнова А.В., Поддубный С.А. и др.) и глава 3 (Цельмович О.Л., Отюкова Н.Г., Степанова И.Э. и др.) подготовлены в рамках государственного задания: тема № АААА-А18-118012690104-3. Раздел 2.2. (Пырина И.Л., Законнова А.В.) выполнен в рамках государственных заданий: темы № АААА-А18-118012690104-3 и № ААА-А-А18-118012690096-1 при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 14-05-00346). Разделы 4.1 (Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Романенко А.В. и др.), 7.1 (Копылов А.И., Масленникова Т.С., Косолапов Д.Б.) и глава 8 (Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Заботкина Е.А. и др.) выполнены в рамках государственного задания: тема № АААА-А18-118012690098-5. Глава 5 и раздел 7.2 (Папченков В.Г.) выполнены в рамках государственного задания: тема № АААА-А18-118012690099-2. Раздел 4.2 (Корнева Л.Г., Соловьева В.В., Митропольская И.В.) подготовлен в рамках государственного задания АААА-А18-118012690096-1 при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 18-04-01069), глава 6 (Минеева Н.М., Пырина И.Л., Сигарева Л.Е. и др.) – в рамках государственного задания: тема № ААА-А-А18-118012690096-1. Раздел 9.2 (Макрушин А.В.) выполнен в рамках государственного задания: тема № АААА-А18-118012690123-4.

Разделы 11.1–11.3 (Герасимов Ю.В., Карабанов Д.П., Столбунов И.А. и др.) подготовлены в рамках государственного задания: тема № ААА-А-А18-118012690102-9, раздел 11.4 (Тютин А.В., Кияшко В.И.) – тема № АА-АА-А18-118012690100-5, раздел 11.5 (Заботкина Е.А., Лапирова Т.Б.) – тема № АААА-А18-118012690123-4. Раздел 12.2 (Мальцева С.Ю.) выполнен в рамках государственного задания: тема № АААА-А18-118012690095-4. Раздел 12.5 (Боровикова Е.А., Герасимов Ю.В., Карабанов Д.П.) выполнен в рамках государственного задания: тема № 0149-2018-0001 при частичной поддержке РФФИ (проект № 17-05-00782-а). Данные главы 13 (разделы 13.1, Чуйко Г.М., Подгорная В.А. и 13.2, Томилина И.И., Гапеева М.В., Ложкина Р.А.) подготовлены в рамках государственного задания: тема № ААА-А-А18-118012690123-4 при частичной финансовой поддержке РФФИ (проекты № 10–05–10058, № 10–05–00593 и № 12–05–00572) и приоритетного проекта Правительства РФ «Оздоровление Волги».

Данная монография давно ожидаема и, я надеюсь, она будет принята с большим интересом всеми специалистами, изучающими водные экосистемы.

*В.И. Лазарева*

## Глава 1. Комплексные исследования на Рыбинском водохранилище

### 1.1. Материал и схема мониторинга<sup>1</sup>

Лимнологическая характеристика водохранилища сделана на основе многолетних данных Рыбинской гидрометеорологической обсерватории (ГМО) по среднемесячной температуре воздуха на береговых метеостанциях и поверхностного слоя воды акватории Рыбинского водохранилища. Также с этой целью использованы материалы наблюдений Института биологии внутренних вод РАН в 2000–2013 гг. Согласно климатологическим правилам, для выявления тенденций изменения характеристик климата используют осреднение по тридцатилетиям. В настоящее время Всемирной метеорологической организацией (ВМО) в качестве нормы выбран период 1961–1990 гг. Анализ изменчивости характеристик гидрологического и термического режимов водохранилища выполнен в сравнении с указанным периодом.

**Полевой материал.** Материал, характеризующий современное состояние экосистемы водохранилища, собирали в 2001–2016 гг. Он представлял:

1. Данные сезонных наблюдений (каждые две недели или ежемесячно с мая по октябрь) на шести стандартных станциях в Главном и Волжском плесах водохранилища в 2004–2016 гг. (табл. 1.1 и рис. 1.1);

2. Крупномасштабные пространственные съемки, охватывавшие все четыре плеса водохранилища, в том числе мелководные заливы и устья рек (15–28 станций). В 2001–2006 и 2011–2014 гг. их проводили 1–3 раза за сезон, а в 2007–2010 гг. – 4–8 раз (табл. 1.2 и рис. 1.1);

3. Маршрутные съемки, выполнявшиеся на нескольких водохранилищах Волжского каскада в сжатые сроки, в которых как часть общих работ обследовали 12–20 пелагических станций на Рыбинском водохранилище (2005, 2007, 2008, 2010, 2013 и 2014 гг.).

Всего в период с 2004 по 2014 гг. было проведено около 100 рейсов по программе долговременного мониторинга экосистемы (стандартные рейсы) и 33 рейса по расширенной сетке станций в целях изучения пространственного распределения биотических и абиотических параметров. Долговременные изменения в экосистеме анализировали с учетом архивных данных мониторинга водохранилища (с начала 1950-х годов) и литературных сведений.

Стандартные наблюдения в пелагиали водохранилища сотрудниками ИБВВ РАН начаты в 1952 г. на 9-ти станциях, которые к 1954 г. были сокращены до шести (Рыбинское водохранилище..., 1972; Романенко, 1985). Шесть станций стандартных наблюдений (табл. 1.1 и рис. 1.1) – это минимально необходимое количество, они охватывают все типичные участки открытого водохранилища и водные массы главных его притоков (рек Волги, Мологи и Шексны). Непрерывные ежегодные наблюдения на этих станциях проводили в 1953–1997 гг. и в 2004–2016 гг., шесть лет с 1998 по 2003 гг. мониторинг прерывался по причине отсутствия финансирования.

<sup>1</sup> Автор раздела В.И. Лазарева

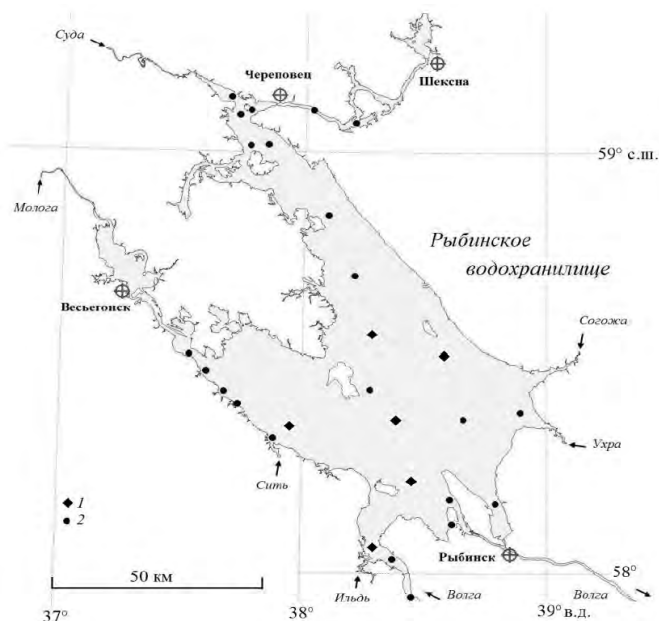
Пространственное распределение сообществ гидробионтов и характеристик среды их обитания на больших участках акватории или всем водохранилище периодически проводилось с начала 1950-х годов (Рыбинское водохранилище..., 1972; Структура и функционирование..., 1988; Современная экологическая..., 2000; Экологические проблемы..., 2001). До конца 1990-х годов большие планктонные съемки (15–76 станций) и бентосные (грунтовые) на 60–90 станциях выполнялись отдельными рейсами. Наиболее полное обследование планктона на акватории водохранилища проведено летом 1989 г. по 42 пелагическим глубоководным и 33 мелководным литоральным станциям (Современное состояние..., 1993). В большинстве таких съемок планктон собирали летом (июнь–август), а бентос весной (май) и осенью (сентябрь).

**Таблица 1.1.** Основные станции отбора проб на Рыбинском водохранилище.

| Плес     | №  | Станция         | Координаты                     | Привязка к местности                                    | Примечания            |
|----------|----|-----------------|--------------------------------|---|-----------------------|
| Волжский | 1  | Коприно         | 58° 04.228' N<br>38° 17.563' E | русло Волги у с. Коприно                                | стандартная           |
|          | 2  | Молога          | 58° 12.472' N<br>38° 27.336' E | русло Волги у затопленного г. Молога                    | стандартная           |
|          | 7  | Мышкин          | 57° 47.121' N<br>38° 27.518' E | русло Волги у г. Мышкин                                 | против устья р. Юхоть |
|          | 8  | Глебово         | 58° 00.121' N<br>38° 27.518' E | русло Волги у г. Мышкин                                 |                       |
|          | 9  | Каменники       | 57° 10.145' N<br>38° 38.117' E | русло Волги у п. Каменники                              |                       |
|          | 10 | Югский залив    | 58° 07.478' N<br>38° 37.570' E | к югу от о. Юршинский                                   | с лодки               |
| Главный  | 3  | Наволоч         | 58° 22.378' N<br>38° 23.217' E | у затопленного с. Наволоч                               | стандартная           |
|          | 4  | Измайлово       | 58° 27.444' N<br>38° 28.473' E | против с. Измайлово                                     | стандартная           |
|          | 5  | Средний Двор    | 58° 30.305' N<br>38° 21.006' E | русло Шексны против убежища Средний Двор                | стандартная           |
|          | 6  | Брейтово        | 58° 19.198' N<br>37° 56.577' E | русло Мологи против п. Брейтово                         | стандартная           |
|          | 11 | Сить            | 58° 23.457' N<br>37° 44.545' E | 3 км выше устья р. Сить против п. Брейтово              |                       |
|          | 12 | Первомайка      | 58° 17.546' N<br>37° 52.543' E | русло Мологи у Первомайских островов                    |                       |
|          | 13 | Тереха          | 58° 24.044' N<br>37° 42.758' E | 500 м выше устья р. Тереха против островов Первомайских | с лодки               |
| Главный  | 14 | Центральный мыс | 58° 26.537' N<br>38° 17.056' E | у затопленного с. Пчелье                                |                       |
|          | 15 | Всехсвятское    | 58° 23.061' N<br>38° 37.583' E | русло Шексны у затопленного с. Всехсвятское             |                       |
|          | 16 | Ухра            | 58° 22.061' N<br>38° 52.583' E | против устья р. Ухра                                    |                       |
|          | 17 | Волково         | 58° 09.401' N<br>38° 47.476' E | русло Шексны у с. Волково                               |                       |
|          | 18 | Ягорба          | 58° 43.487' N<br>38° 16.057' E | русло Шексны у затопленного с. Ягорба                   |                       |
|          | 19 | Мякса           | 58° 51.370' N<br>38° 06.514' E | русло Шексны против с. Мякса                            |                       |

*Продолжение таблицы 1.1*

| Плес        | №  | Станция            | Координаты                     | Привязка к местности                 | Примечания |
|-------------|----|--------------------|--------------------------------|--------------------------------------|------------|
| Шекснинский | 20 | Любец              | 59° 00.914' N<br>37° 51.124' E | русло Шексны у затопленного с. Любец |            |
|             | 21 | мелководье у Любца | 58° 59.762' N<br>37° 52.808' E | к югу от с. Любец                    | с лодки    |
|             | 22 | Ваганиха           | 59° 05.979' N<br>37° 43.720' E | русло Шексны у о. Ваганиха           |            |
|             | 23 | Торово             | 59° 07.564' N<br>37° 42.133' E | р. Суда против турбазы Торово        |            |
|             | 24 | Кошта              | 59° 06.330' N<br>36° 46.470' E | русло Шексны против устья р. Кошта   |            |
|             | 25 | Кабачино           | 59° 05.962' N<br>38° 01.986' E | русло Шексны у п. Кабачино           |            |
| Моложский   | 26 | Себла              | 58° 27.189' N<br>37° 38.030' E | устьевой створ р. Себла              |            |
|             | 27 | Ламь               | 58° 30.070' N<br>37° 33.150' E | 0.5 км выше устья р. Ламь            | с лодки    |
|             | 28 | Противье           | 58° 31.220' N<br>37° 32.030' E | русло Мологи против д. Противье      |            |



**Рис. 1.1.** Схема расположения основных точек отбора проб в комплексных экспедициях на Рыбинском водохранилище в 2004–2014 гг. 1 –станции стандартных наблюдений, 2 –прочие станции.

В современный период с 2004 по 2014 гг. проводили комплексное исследование основных компонентов экосистемы водохранилища, направленное на выявление закономерностей функционирования ее трофической сети. Эти работы включали масштабные пространственные съемки по всей акватории (15– 33 станции), которые в 2007–2010 гг. проводили 4–8 раз за сезон (май–октябрь) (табл. 1.2).

**Таблица 1.2.** Объем и структура материала, собранного в комплексных рейсах на Рыбинском водохранилище в 2004–2014 гг.

| Год  | Количество |        |      | Дата, мес. | Плеса | Материал             |
|------|------------|--------|------|------------|-------|----------------------|
|      | точек      | рейсов | проб |            |       |                      |
| 2004 | 6*         | 9      | 378  | V–X        | Г, В, | ГФ, ГХ, БП, ЗП,      |
|      | 15–22      | 3      | 236  | V, VI, X   | М, Ш  | ФП, ПФП, ППФ         |
| 2005 | 6*         | 5      | 210  | V–X        | Г, В, | ГФ, ГХ, БП, ЗП,      |
|      | 15–23      | 2      | 172  | VII, IX    | М, Ш  | ФП, ЗБ, ПФП, ППФ     |
| 2006 | 6*         | 7      | 294  | V–X        | Г, В, | ГФ, ГХ, БП, ЗП,      |
|      | 18         | 1      | 72   | X          | М, Ш  | ФП, ПФП, ППФ         |
| 2007 | 6*         | 10     | 420  | V–X        | Г, В, | ГФ, ГХ, БП, ЗП,      |
|      | 9–21       | 8      | 487  | V–IX       | М, Ш  | ФП, ПФП, ППФ         |
| 2008 | 6*         | 7      | 336  | V–X        | Г, В, | ГФ, ГХ, БП, ЗП,      |
|      | 11–28      | 5      | 464  | V–IX       | М, Ш  | ФП, ПФП, ППФ, ДО     |
| 2009 | 6*         | 9      | 486  | VI–X       | Г, В, | ГФ, ГХ, БП, ЗП,      |
|      | 22–26      | 4      | 579  |            | М, Ш  | ЗБ, ФП, ПФП, ППФ, ДО |
| 2010 | 6*         | 9      | 486  | V–X        | Г, В, | ГФ, ГХ, БП, ЗП,      |
|      | 18–23      | 5      | 643  | VII–X      | М, Ш  | ЗБ, ФП, ПФП, ППФ, ДО |
| 2011 | 6*         | 9      | 486  | V–IX       | Г, В, | ГФ, ГХ, БП, ЗП,      |
|      | 22         | 1      | 154  | VIII       | М, Ш  | ЗБ, ФП, ПФП, ППФ, ДО |
| 2012 | 6*         | 9      | 486  | V–X        | Г, В, | ГФ, ГХ, БП, ЗП,      |
|      | 21         | 1      | 168  | VII        | М, Ш  | ЗБ, ФП, ПФП, ППФ, ДО |
| 2013 | 6*         | 10     | 540  | V–X        | Г, В, | ГФ, ГХ, БП, ЗП,      |
|      | 17         | 1      | 102  | VIII       | М, Ш  | ЗБ, ФП, ПФП, ППФ, ДО |
| 2014 | 6*         | 5      | 270  | VI–        | Г, В, | ГФ, ГХ, БП, ЗП,      |
|      | 9–16       | 2      | 156  | VIII       | Ш     | ЗБ, ФП, ПФП, ППФ, ДО |

**Примечание.** Материал: ГФ – гидрофизические параметры, ГХ – гидрохимические характеристики воды, ЗП – сборы зоопланктона, ФП – сборы фитопланктона, ЗБ – сборы зообентоса, ПФП – пигменты фитопланктона, ППФ – первичная продукция фитопланктона, ДО – донные отложения. Плеса: Г – Главный, В – Волжский, М – Моложский, Ш – Шекснинский; \* – стандартные наблюдения.

В рейсах участвовали сотрудники 4–7 лабораторий ИБВВ РАН, которые выполняли описание вертикальных профилей температуры и электропроводности, определение прозрачности и цветности воды, интегральные сборы мезозоопланктона, фитопланктона и макрозообентоса (в отдельные годы простейших и бактериопланктона), послыйный отбор проб воды и донных отложений для гидрохимического анализа, исследования фотосинтетических пигментов, постановку полевых экспериментов по определению скорости фотосинтеза и темновой ассимиляции углекислоты микрофлорой. Кроме того, одновременно с гидробиологическими и гидрохимическими исследованиями, проводили пелагические и донные траления с биологическим анализом пойманной рыбы, выявлением зараженности ее паразитами, отбором и фиксацией материала на генетическое, морфологическое исследования и определение спектров питания. Сводный объем данных, полученных в стандартных рейсах и пространственных съемках, приведен в табл. 1.2.

В целом, сравнительно регулярно обследовали 28 станций (23 в пелагиали, 5 в мелководных заливах и устьевых областях притоков) всех четырех плесов водохранилища. Наибольшее количество станций (13) представлено в Главном плесе, в Волжском и Шекснинском – по 6, в Моложском – 3 (табл. 1.1). Границы плесов принимали близко к схеме (Фортунатов, 1974). Пограничными между речными плесами и Главным считали участки в районе ст. 2 (Волжский плес), ст. 20 (Шекснинский плес) и ст. 26 (Моложский плес). Схема траловых станций близка к таковой гидробиологических и гидрохимических (рис. 2.2).

Наиболее глубоководные станции располагались на затопленных руслах рек Волги (7–19 м), Мологи (8–17 м) и Шексны (6–22 м), а также в затопленной пойме этих рек (6–11 м) (табл. 1.3). Глубины в мелководных заливах не превышали 4 м, в устьевых областях рек варьировали в пределах 4–9 м и в ряде случаев были близки к таковым на участках затопленной поймы.

## 1.2. Распределение некоторых гидрофизических параметров<sup>2</sup>

**Прозрачность и цветность воды.** Наибольшую прозрачность воды наблюдали в Главном и Волжском плесах (в среднем около 130 см), наименьшую – в Моложском (110 см) и Шекснинском (100 см). Пониженной прозрачностью воды относительно открытого водохранилища отличались участки мелководий (на 10–15%) и устьевые области некоторых рек (Сить, Суда – на 5–20%). На участках с низкой прозрачностью цветность воды, как правило, была максимальной (табл. 1.3). Наибольших значений она достигала в Моложском (120 град.) и Шекснинском (180 град.) плесах. Детальный анализ динамики прозрачности и цветности воды представлен в главе 2.

**Таблица 1.3.** Гидрофизические характеристики водохранилища в основных точках отбора проб в июне–сентябре 2004–2014 гг.

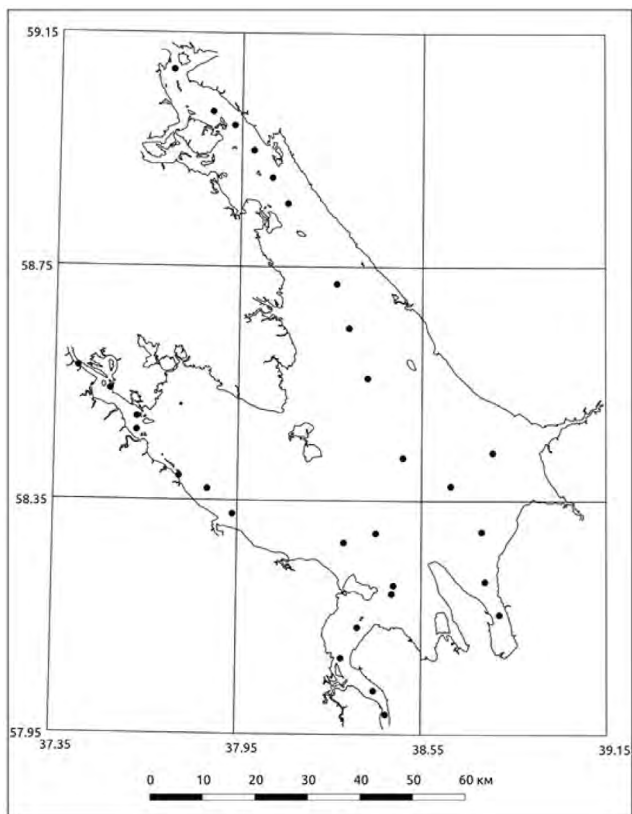
| №  | Станция      | Глубина, м            | Прозрачность, см       | Цветность, град. PtCo | Растворенный кислород*   |                  |
|----|--------------|-----------------------|------------------------|-----------------------|--------------------------|------------------|
|    |              |                       |                        |                       | у дна, мг/л              | слой < 5 м, мг/л |
| 1  | Коприно      | $12 \pm 0.2$<br>8–14  | $140 \pm 8$<br>60–220  | $50 \pm 2$<br>30–65   | $5.6 \pm 0.8$<br>2.6–5.7 | 2–4.5            |
| 2  | Молога       | $13 \pm 0.2$<br>10–15 | $130 \pm 6$<br>80–180  | $50 \pm 2$<br>40–65   | $6.9 \pm 0.7$<br>4.8–9.8 | 1–3              |
| 7  | Мышкин       | $8 \pm 0.2$<br>7–9    | $120 \pm 10$<br>95–160 | $45 \pm 6$<br>30–60   | $4.5 \pm 0.3$<br>4.2–4.7 | 6–7.5            |
| 8  | Глебово      | $13 \pm 0.5$<br>11–15 | $140 \pm 13$<br>80–190 | $50 \pm 2$<br>40–55   | 3.6                      | до 1.5           |
| 9  | Каменики     | $15 \pm 0.7$<br>10–19 | $130 \pm 9$<br>40–200  | $50 \pm 2$<br>40–60   | $4.8 \pm 0.9$<br>3.4–6.6 | до 3             |
| 10 | Югский залив | $2 \pm 0.2$<br>1–4    | $110 \pm 6$<br>80–140  | $50 \pm 3$<br>40–60   | 7.8                      | 0                |

<sup>2</sup> Автор раздела В.И. Лазарева

Продолжение таблицы 1.3

| №  | Станция               | Глубина, м                 | Прозрач-<br>ность, см       | Цветность,<br>град. PtCo   | Растворенный кислород*         |                    |
|----|-----------------------|----------------------------|-----------------------------|----------------------------|--------------------------------|--------------------|
|    |                       |                            |                             |                            | у дна,<br>мг/л                 | слой <5<br>мг/л, м |
| 3  | Наволоч               | $\frac{8 \pm 0.3}{5-11}$   | $\frac{140 \pm 8}{80-200}$  | $\frac{50 \pm 2}{40-65}$   | $\frac{7.2 \pm 0.5}{5.7-8.9}$  | 0                  |
| 4  | Измайлово             | $\frac{6 \pm 0.2}{5-9}$    | $\frac{140 \pm 7}{80-200}$  | $\frac{50 \pm 2}{40-60}$   | $\frac{7.1 \pm 0.5}{5.6-9.4}$  | 0                  |
| 5  | Средний Двор          | $\frac{11 \pm 0.5}{8-16}$  | $\frac{130 \pm 6}{90-200}$  | $\frac{50 \pm 2}{40-70}$   | $\frac{6.4 \pm 0.8}{3.6-9.7}$  | 1–7                |
| 6  | Брейтово              | $\frac{13 \pm 0.2}{10-14}$ | $\frac{125 \pm 5}{70-160}$  | $\frac{60 \pm 2}{40-80}$   | $\frac{5.8 \pm 0.9}{3.4-9.7}$  | 1–3                |
| 11 | Сить                  | $\frac{6 \pm 0.4}{4-9}$    | $\frac{100 \pm 8}{50-160}$  | $\frac{70 \pm 8}{45-90}$   | $\frac{3.8 \pm 1.9}{0.2-6.6}$  | 1–6                |
| 12 | Первомайка            | $\frac{13 \pm 0.4}{8-16}$  | $\frac{115 \pm 4}{70-140}$  | $\frac{70 \pm 5}{45-110}$  | $\frac{5.7 \pm 0.6}{4.5-6.8}$  | до 0.5             |
| 13 | Тереха                | $\frac{5 \pm 0.2}{4-6}$    | $\frac{115 \pm 16}{50-200}$ | $\frac{70 \pm 8}{50-100}$  | 4.2                            | до 1.8             |
| 14 | Центральный<br>мыс    | $\frac{6 \pm 0.4}{4-9}$    | $\frac{120 \pm 9}{70-200}$  | $\frac{60 \pm 4}{40-80}$   | $\frac{6.5 \pm 0.7}{5.4-7.7}$  | 0                  |
| 15 | Всехсвятское          | $\frac{13 \pm 0.5}{9-18}$  | $\frac{130 \pm 9}{40-190}$  | $\frac{50 \pm 1}{40-60}$   | $\frac{7.9 \pm 0.9}{6.4-11.3}$ | 0                  |
| 16 | Ухра                  | $\frac{7 \pm 0.2}{5-8}$    | $\frac{130 \pm 8}{80-180}$  | $\frac{50 \pm 3}{30-70}$   | $\frac{8.0 \pm 1.2}{6.6-10.4}$ | 0                  |
| 17 | Волково               | $\frac{19 \pm 1.0}{15-22}$ | $\frac{130 \pm 15}{80-190}$ | $\frac{55 \pm 3}{50-65}$   | –                              | –                  |
| 18 | Ягорба                | $\frac{13 \pm 0.4}{9-17}$  | $\frac{115 \pm 6}{70-170}$  | $\frac{55 \pm 3}{40-90}$   | $\frac{6.9 \pm 0.2}{6.6-7.3}$  | 0                  |
| 19 | Мякса                 | $\frac{13 \pm 0.4}{7-16}$  | $\frac{115 \pm 4}{70-160}$  | $\frac{65 \pm 3}{40-85}$   | $\frac{6.0 \pm 0.5}{4.9-7.8}$  | до 0.5             |
| 20 | Любец                 | $\frac{11 \pm 0.4}{6-13}$  | $\frac{110 \pm 5}{60-140}$  | $\frac{70 \pm 4}{45-90}$   | $\frac{6.2 \pm 0.7}{4.4-7.8}$  | до 0.5             |
| 21 | мелководье<br>у Любца | $\frac{2 \pm 0.2}{1-3}$    | $\frac{90 \pm 8}{65-130}$   | $\frac{80 \pm 15}{40-180}$ | –                              | –                  |
| 22 | Ваганиха              | $\frac{8 \pm 0.4}{7-10}$   | $\frac{100 \pm 6}{70-110}$  | $\frac{55 \pm 3}{45-65}$   | 7.8                            | 0                  |
| 23 | Торово                | $\frac{7 \pm 0.4}{5-10}$   | $\frac{95 \pm 5}{65-130}$   | $\frac{90 \pm 12}{40-145}$ | 5.8                            | 0                  |
| 24 | Кошта                 | $\frac{8 \pm 1.0}{4-13}$   | $\frac{90 \pm 8}{50-120}$   | $\frac{70 \pm 6}{45-90}$   | $\frac{7.5 \pm 0.2}{7.3-7.7}$  | 0                  |
| 25 | Кабачино              | $\frac{9 \pm 0.6}{6-12}$   | $\frac{105 \pm 8}{60-140}$  | $\frac{60 \pm 4}{45-90}$   | $\frac{7.8 \pm 0.1}{7.7-7.9}$  | 0                  |
| 26 | Себла                 | $\frac{12 \pm 0.9}{4-17}$  | $\frac{115 \pm 8}{60-190}$  | $\frac{80 \pm 6}{50-120}$  | $\frac{6.6 \pm 0.8}{4.9-8.7}$  | до 1               |
| 27 | Ламь                  | $\frac{3 \pm 0.1}{2-4}$    | $\frac{110 \pm 15}{60-220}$ | $\frac{70 \pm 7}{50-100}$  | $\frac{5.5 \pm 0.2}{5.1-5.4}$  | 0                  |
| 28 | Противье              | $\frac{11 \pm 0.2}{8-13}$  | $\frac{110 \pm 5}{70-160}$  | $\frac{80 \pm 5}{55-120}$  | $\frac{6.4 \pm 0.8}{4.1-8.7}$  | до 5               |

**Примечание.** Над чертой – среднее, под чертой – min–max. \* – летние данные 2007, 2011–2014 гг. (электрохимический метод, датчик YSI-85), слой <5 мг/л – мощность слоя воды (м) над дном с дефицитом растворенного кислорода.



**Рис. 1.2.** Схема расположения траловых станций на Рыбинском водохранилище (по: Рыбы Рыбинского..., 2015).

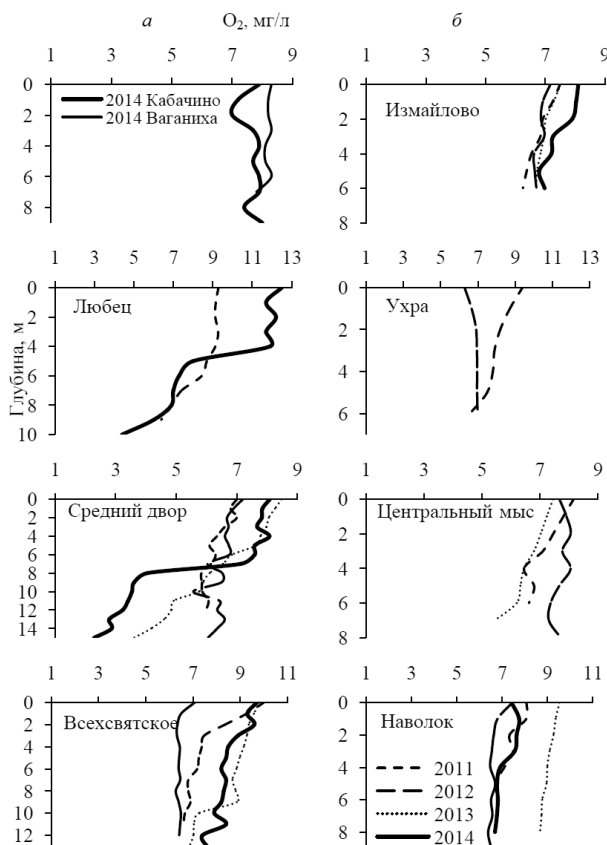
**Горизонтальное и вертикальное распределение кислорода.** В летний период в дневное время содержание растворенного кислорода в поверхностном слое воды составляло в среднем около 8 мг/л, что близко к концентрации насыщения. Максимальные значения (10–13 мг/л) превышали ее на 10–30% и наблюдались в скоплениях водорослей. Минимальное содержание кислорода (<6 мг/л) у поверхности воды регистрировали в Волжском плесе (ст. 1, 7, 9), что отмечали и ранее (Рыбинское водохранилище..., 1972).

Летом в придонном горизонте только на 50% станций содержание кислорода было >5 мг/л (для рыбохозяйственных водоемов ПДК составляет 6 мг/л). Остальные точки отбора проб характеризовались дефицитом кислорода в слое от 0.5 до 7 м над дном хотя бы раз в течение лета (табл. 1.3). Наиболее мощный слой с низкой концентрацией кислорода (1–4 мг/л), недостаточной для нормального функционирования водных животных, почти ежегодно регистрировали в июле–августе вдоль затопленного русла рек Волги на станциях Коприно, Молога и Каменики (1–3 м над дном), Мологи на станциях Противье и Брейтово (1–3 м), Шексны на станции Средний Двор (1–7 м) (рис. 1.3), а также в устьевой области р. Сить (1–4 м). Напро-



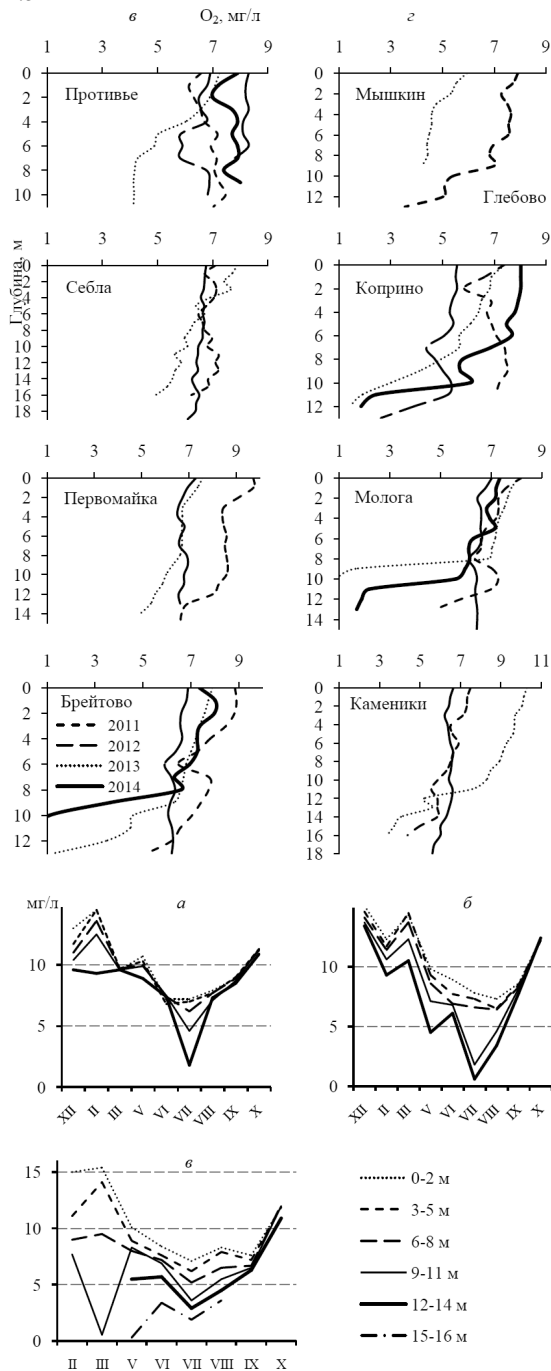
тив, на затопленной пойме рек Шексны и Мологи содержание кислорода в период открытой воды было благоприятным для гидробионтов (рис. 1.3 б).

Наиболее часто придонный дефицит кислорода наблюдали в 2013–2014 гг. в Волжском и Моложском плесах водохранилища, а также в западной части Главного плеса вдоль русла р. Молога. Для сравнения, во второй декаде августа 2007 г. только на трех участках пелагиали водохранилища из 12-ти обследованных (25% проб) концентрация кислорода у дна водоема опускалась <5 мг/л (<50% насыщения), значения <4 мг/л не регистрировали. Тогда как в начале августа 2011 г. наблюдали аноксию (содержание кислорода <1 мг/л) в узком (<0.5 м) придонном слое вод на более чем 60% станций открытого водохранилища. В последующие годы развитие процесса происходило по пути увеличения слоя воды над дном с недостатком кислорода. В устьевой области малых притоков водохранилища летний дефицит кислорода (<4 мг/л) регистрировали систематически с 2006 г. в июле–августе в слое от 1–2 до 6–7 м над дном при температуре придонной воды 19–20°C (Гидроэкология устьевых..., 2015).



**Рис. 1.3.** Вертикальные профили распределения растворенного кислорода в Рыбинском водохранилище в июле–августе 2011–2014 гг. а – по руслу Шексны, б – в пойме рек Шексны и Мологи, в – по руслу Мологи, г – по руслу Волги.

Продолжение рис. 1.3



**Рис. 1.4.** Годовые вариации структуры распределения растворенного кислорода на глубоководных участках Рыбинского водохранилища в 2013–2014 гг. (среднее для каждого трехметрового слоя воды). а– Волжский плес (ст. Молога), б– Главный плес (ст. Брейтово), в – Главный плес (ст. Средний Двор).

Анализ годовой динамики структуры распределения кислорода на глубоководных участках водохранилища (стандартные станции) в 2013–2014 гг. свидетельствует о том, что наименьшее содержание растворенного кислорода во всех слоях воды наблюдалось летом (июнь–август) (рис. 1.4). Снижение его концентрации  $<5$  мг/л на всех русловых станциях зарегистрировано на глубине 9–11 м, что при обычном летнем уровне наполнения водохранилища соответствует мощности слоя воды с низким ( $<40\%$ ) насыщением кислородом 2–6 м над дном. Единично (ст. 5) аноксию у дна отмечали весной (конец мая) при низкой ( $\sim 5^\circ\text{C}$ ) придонной температуре воды (рис. 1.4 в). Вероятно, локальный очаг дефицита кислорода сохранился здесь с зимы.

В большинстве случаев период с недостатком кислорода не превышал 2 нед. (интервал между двумя экспедиционными рейсами). Однако на отдельных участках он продолжался до одного месяца и более. Так, в 2013 г. в Волжском плесе (ст. Коприно) содержание кислорода в придонной воде держалось на уровне 1.4–4.2 мг/л в течение месяца (9 июля – 4 августа). Тем же летом на русле Шексны (ст. Средний Двор) дефицит кислорода (0.3–4.5 мг/л) регистрировали большую часть вегетационного периода (три месяца) с конца мая до конца августа. Подобную ситуацию наблюдали в 2014 г. на русле Мологи (ст. Брейтово), здесь концентрация кислорода у дна 26 июня опустилась до 4 мг/л и два месяца до 29 августа держалась на уровне 0.6–3.5 мг/л. Такое сильное и продолжительное снижение содержания растворенного кислорода в период активной жизнедеятельности животных, безусловно, оказывало влияние на состав и структуру донных сообществ водохранилища.

Напротив, зимой низкое содержание кислорода в придонном горизонте вод водохранилища наблюдали крайне редко (4% проб), в основном его концентрация составляла 8–13 мг/л. В 2008–2015 гг. дефицит кислорода регистрировали только однажды на русле Шексны у Среднего Двора (ст. 5) в конце марта 2014 г. Мощность слоя с концентрацией  $<4$  мг/л достигала 2 м над дном. Благоприятный кислородный режим в период ледостава в настоящее время связан с мягкими зимами и регулярным поступлением под лед свежей воды во время оттепелей.

До начала 1970-х годов значительный дефицит кислорода дна ( $<20\%$  насыщения) в летнее время регистрировали единично в отдельные годы в Волжском плесе у Камеников и в северной части Главного плеса у торфяника Центрального мыса (Рыбинское водохранилище..., 1972). Зимой это было обычным явлением в Моложском плесе, воды которого богаты растворенным  $\text{O}_2$ , в отдельные годы содержание кислорода  $<2.5$  мг/л регистрировали по всему руслу Мологи и по Волге в Переборском заливе (Аничкова, 1959; Безлер, Трифонова, 1960). Особенно сильный придонный дефицит кислорода формировался в феврале–марте в годы, следующие за большой осенней сработкой водохранилища (Рыбинское водохранилище..., 1972). В 1950-х годах шесть зим из десяти отличались недостатком кислорода в воде и заморными явлениями, исключительно сильный замор отмечали в 1950 г.

Таким образом, к 2015 г. частота встреч летнего придонного дефицита растворенного кислорода в открытом водохранилище многократно воз-

росла, в 2011–2014 гг. низкое содержание кислорода у дна обнаруживали во всех четырех плесах, в том числе в центре водоема (ст. 5, 6, 19). Кроме того, значительно увеличилась мощность слоя с низким содержанием кислорода и период с его дефицитом. За четыре года (2011–2015 гг.) слой над дном с недостатком кислорода увеличился с  $<0.5$  м до 2–7 м, а период, когда его регистрировали, возрос от единичных наблюдений в отдельные сроки до почти ежегодных длительностью от 2 нед. до 3 мес. на большинстве русловых стандартных станций. Напротив, зимой в Главном и Волжском плесах недостаток кислорода регистрировали единично, в основном его концентрация у дна водоема не опускалась  $<7$  мг/л. Другие особенности кислородного режима водохранилища представлены в главе 3.

### 1.3. Основные методы сбора и анализа данных

**Донные отложения**<sup>3</sup>. За время существования Рыбинского водохранилища проведено пять систематических (по всему водоему) и несколько специальных (полигонных) гидрологических съемок (табл. 1.4). Все полевые работы, анализы и расчеты выполнены по единым методикам (Курдин, 1959; Буторин и др., 1975; Законнов, 1981; Законнов, 1995, 2007; Герман, Законнов, 2003; Герман и др., 2012; Сигарева и др., 2013).

**Гидрохимические характеристики**<sup>4</sup>. В 2011–2015 гг. на стандартных станциях (ст. 1–6) определяли концентрацию кислорода у поверхности воды и в метровом слое над дном водохранилища йодометрическим методом (по Винклеру) (Семенов, 1977). Оперативные данные о содержании кислорода и температуре воды, а также вертикальные профили их распределения получали электрохимическим методом с использованием ручного портативного измерителя YSI-85 фирмы YSI Inc., USA. Этим методом кислородный режим акватории водохранилища исследовали в маршрутных съемках летом 2007, 2011–2014 гг., а с 2013 г. регулярно в течение сезона на всех шести станциях стандартных наблюдений.

**Таблица 1.4.** Сроки и объем грунтовых съемок на Рыбинском водохранилище.

| Годы               | 1955 | 1965 | 1978 | 1992–1994 | 2000–2009 |
|--------------------|------|------|------|-----------|-----------|
| Количество станций | 1082 | 1371 | 950  | 1454      | 777       |
| Основные авторы    | 1    | 2    | 3    | 4         | 5         |

**Примечание.** Авторы: 1 – Курдин, 1959; 2 – Буторин и др., 1975; 3 – Законнов, 1981; 4 – Законнов, 1995, 2007; 5 – Герман, Законнов, 2003; Герман и др., 2012; Сигарева и др., 2013.

Цветность воды определяли по хром-кобальтовой шкале, биологическое (БПК) и химическое потребление кислорода (ХПК) анализировали общепринятыми методами (Алекин и др., 1973). Содержание органического углерода ( $C_{\text{орг}}$ ) в нефiltroванной воде находили персульфатным методом (Бикбулатов, 1974). Во взвеси количество  $C_{\text{орг}}$  определяли после осаждения

<sup>3</sup> Автор раздела В.В. Законнов

<sup>4</sup> Авторы раздела И.Э. Степанова и О.Л. Цельмович

ее на порошок двуокиси кремния, нанесенного на мембранные фильтры с размером пор 0.45 мкм (Ларионов, Скопинцев, 1974).

В 2001–2007 гг. оценивали общее содержание  $C_{\text{орг}}$  прямым анализом, и дополнительно рассчитывали его количество по формуле:  $C_{\text{орг}} = 0.375 \text{ ХПК}$  (Ivlev, 1934). Среднюю электрохимическую валентность углерода (ЭВ) в ОВ устанавливали по формуле Рикерта-Гюнтера (Rickert, Hunter, 1971):  $\text{ЭВ} = 4 - (1.5 \text{ ХПК} / C_{\text{орг}})$ . Степень восстановленности ОВ (СВ) оценивали по формуле (Бикбулатов, 1981):  $\text{СВ} = 18.75 \text{ ХПК} / C_{\text{орг}}$ , а его физиологическую калорийность ( $Q_1$ ) по формуле:  $(Q_1) = \text{ОК} \times \text{ХПК}$ , где ОК – оксикалорийный коэффициент. В 2008–2013 гг.  $C_{\text{орг}}$  определяли только во взвешенном веществе, а общее его содержание рассчитывали по ХПК.

Количественный химический анализ солевого состава вод водохранилища выполнен в Аккредитованном аналитическом центре ИБВВ РАН по аттестованным методикам, внесенным в Госреестр и рекомендованным для целей экологического контроля (Методика измерений..., 2011, 2013). Всего обработано 660 проб воды, более половины которых из Главного плеса водоема. По сезонам года наблюдения распределены неравномерно, основная их часть относилась к летнему и осеннему сезонам: весна – 12%, лето – 60%, осень – 28%, зимой пробы отбирали только в феврале 2014 года. Определение неорганических форм биогенных элементов проводили стандартными методами (Семенов, 1977). Органические формы фосфора и азота переводили в минеральные с помощью персульфата калия и определяли, соответственно, в виде ортофосфата (Бикбулатов, 1974) или нитрата (Гапеева и др., 1984).

**Бактериопланктон**<sup>5</sup>. Пробы воды, донных отложений или обрастаний высших водных растений для микроскопического анализа бактерий сразу же после отбора фиксировали 40%-ным формальдегидом до конечной концентрации 2%, хранили в темноте при температуре 4°C и обрабатывали в лаборатории в течение месяца.

Общую численность и размеры бактерий, а также численность и размеры одиночных, агрегированных (прикрепленных к частицам детрита и образующих микроколонии) и нитевидных бактерий определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием красителя ДАФИ (Porter, Feig, 1980) и микроскопа Olympus BX51 (Япония), соединенного с цифровой камерой “ColorView III” и персональным компьютером.

При приготовлении микроскопических препаратов пробы донных отложений и обрастаний макрофитов разбавляли дистиллированной водой, предварительно профильтрованной через мембранные фильтры с диаметром пор 0.2 мкм, добавляли в качестве детергента пиррофосфат натрия и подвергали действию ультразвука (Velju, Albright, 1986).

Сырую биомассу бактерий вычисляли путем умножения их численности на средний объем клеток ( $V$ , мкм<sup>3</sup>). Содержание углерода в бактериальных клетках ( $C$ , фг С/кл) рассчитывали с использованием следующего аллометрического уравнения:  $C = 120 \times V^{0.72}$  (Norland, 1993).

<sup>5</sup> Авторы раздела Д.Б. Косолапов, А.И. Копылов, Т.С. Масленникова, И.С. Микрякова, А.В. Романенко и И.В. Рыбакова

Продукцию бактериопланктона определяли методом разбавления (Ducklow, Hill, 1985), по частоте делящихся клеток (Заика, Макарова, 1989; Hagstrom et al., 1979) или по темновой ассимиляции  $\text{CO}_2$  (Романенко, Кузнецов, 1974).

**Вирусы**<sup>6</sup>. Определение структурно-функциональных параметров вирусов и бактерий осуществляли в интегрированных образцах воды, которые получали смешиванием проб, отобранных через каждый метр от поверхности до дна. Для определения численности вирусов и микроорганизмов сразу после отбора пробу воды фиксировали глутаральдегидом до конечной концентрации 2% и не более месяца хранили в темноте при температуре 4°C.

Вирусные частицы учитывали методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием красителя SYBR Green I и фильтров из оксида алюминия Anodisc ("Wathman") с диаметром пор 0.02 мкм (Noble, Fuhrman, 1998). Препараты просматривали при увеличении 1000 раз под эпифлуоресцентным микроскопом Olympus BX51 (Япония) с системой анализа изображений.

Для определения частоты отчетливо видимых инфицированных вирусами гетеротрофных бактерий (Frequency of visibly infected cells (*FVIC*), % общей численности бактерий) и среднего количества зрелых фагов в инфицированных бактериях (Burst size (*BS*) частиц/кл.) использовали метод просвечивающей электронной микроскопии. Вирусы и бактерии осаждали центрифугированием при 100 000 g (35 000 об./мин) в течение 1 ч с использованием ультрацентрифуги OPTIMA L-90k ("Beckman Coulter", США) на никелевые сеточки плотностью 400 мешей, покрытые пиолоформом с угольным напылением. Сеточки просматривали в электронном микроскопе JEM 1011 ("Jeol", Япония) при увеличении в 50000–150000 раз. Для расчета доли всех инфицированных гетеротрофных бактерий (Frequency of infected cells (*FIC*), % общей численности бактерий) использовали уравнение  $FIC = 7.1 \times FVIC - 22.5 \times FVIC^2$  (Binder, 1999). Смертность бактериопланктона, вызванную вирусным лизисом (Viralmediated mortality of bacteria (*VMB*), % суточной продукции бактериопланктона), определяли по формуле  $VMB = (FIC + 0.6 \times FIC^2) / (1 - 1.2 \times FIC)$  (Binder, 1999). Скорость вирусиндуцированной смертности бактерий (Virusinduced mortality (*VIM*), кл/(мл×сут)) рассчитывали с использованием уравнения  $VIM = VMB \times P_B$ , где  $P_B$  – продукция бактерий. Продукцию вирусов ( $P_V$ ) определяли как произведение *BS* и *VIM*. Время оборота численности вирусов получали делением их численности на продукцию.

**Автотрофный пикопланктон**<sup>7</sup>. Исследования автотрофного пикопланктона проводили в мае–октябре 2006–2007 гг. Пробы воды отбирали батометром Рутнера в метровом слое воды до глубины, равной тройной прозрачности (в фотическом слое). Анализировали интегральные пробы воды.

Численность автотрофного пикопланктона (АП) определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии по характерной для цианобактерий и водорослей автофлуоресценции их клеток (MacIsaac, Stockner, 1993). Пробы

<sup>6</sup> Авторы раздела А.И. Копылов, Д.Б. Косолапов, Е.А. Заботкина, И.В. Рыбакова и Е.В. Румянцева

<sup>7</sup> Авторы раздела А.И. Копылов, Д.Б. Косолапов, А.В. Романенко, Е.А. Заботкина и Т.С. Масленникова

воды фиксировали глутаральдегидом (конечная концентрация 1%) и хранили в холодильнике. Затем 5–15 мл фиксированной пробы фильтровали через фильтр Nuclepore с диаметром пор 0.2 мкм, и фильтры помещали на предметные стекла в нефлуоресцирующее иммерсионное масло. Клетки пикофитопланктона, в том числе делящиеся клетки, подсчитывали с помощью эпифлуоресцентного микроскопа Olympus BX51 (Япония) с системой анализа изображений. Как минимум 100 клеток пикофитопланктона было сосчитано в каждом образце воды. Для оценки удельной скорости роста ( $\mu$ ) популяции АП использовали уравнение (McDuff, Chisholm, 1982):

$$\mu = (1/t_d) \times \ln(1+f),$$

где  $t_d$  – продолжительность деления клетки,  $f$  – частота делящихся клеток (ЧДК).

Принимали, что  $t_d$  в среднем составляла 3 часа (Carpenter, Campbell, 1988; Fahnenstiel et al., 1991). Продукцию АП определяли как произведение удельной скорости роста и биомассы АП. Относительное содержание органического углерода в сырой биомассе АП принимали равным 16.5% (Jochem, 1988). Величину органического углерода (C) для всего фитопланктона получали из концентрации хлорофилла  $a$  (Chl  $a$ ) (Минеева, 2004):

$$C = 25 \times [\text{Chl. } a].$$

**Фитопланктон<sup>8</sup>.** Для анализа сезонной и многолетней динамики фитопланктона использовали данные шести стандартных станций (Главный и Волжский плесы водохранилища), собранные с мая по октябрь 2001–2014 гг. в среднем с интервалом две недели, иногда с некоторым отступлением по срокам (6–10 рейсов за сезон). Для оценки пространственного распределения фитопланктона по акватории водохранилища исследования проводили весной, летом и осенью 2000–2008 гг., 2010–2011 гг. по расширенной сетке станций (до 22) во всех четырех плесах водохранилища. Отбор проб осуществляли метровым (4 л) пластиковым батометром системы Элгморка из каждого метрового слоя воды от поверхности до дна. Затем воду из разных горизонтов в равных пропорциях смешивали в интегральную пробу. Фитопланктон концентрировали методом прямой фильтрации последовательно через мембранные фильтры с диаметром пор 3–5 и 1.2 мкм, фиксировали раствором Люголя с добавлением формалина и ледяной уксусной кислоты (Методика изучения..., 1975). Оценка численности и биомассы фитопланктона осуществляли обычным счетнообъемным методом (Методика изучения..., 1975, Корнева, 1993). К доминирующим относили виды, составляющие  $\geq 10\%$  общей биомассы фитопланктона. Анализ альгофлоры проводили по данным, полученным по расширенной сетке станций.

<sup>8</sup> Автор раздела Л.Г. Корнева

**Макрофиты**<sup>9</sup>. Картирование растительности Рыбинского водохранилища выполнено методом глазомерной съемки (Папченков, 2001, 2003). По результатам полевых исследований составлены картосхемы зарастания водоема, подсчитаны площади, занимаемые каждым видом-доминантом макрофитов, и общие площади зарастания мелководий водохранилища в целом и его отдельных плесов. Степень зарастания водоема определяли с использованием данных о площади зарастания и рассчитанной К.А. Бакулиным (1968) площади акватории водохранилища при разных отметках уровня воды. По данным о продуктивности макрофитов (Папченков, 2001) и занимаемых ими площадях подсчитаны запасы сырой надземной массы каждого из доминирующих видов растений в пределах отдельных плесов и в целом на водохранилище. По данным об общей влажности этих растений и содержанию в них зольных элементов рассчитаны запасы абсолютно сухой массы и органического вещества в ней.

**Растительные пигменты**<sup>10</sup>. Пробы воды для определения пигментов фитопланктона отбирали метровым пластмассовым батометром Элморка из каждого метра водной толщи от поверхности до дна.

Для характеристики распределения фитопланктона по акватории водохранилища использовали пробы, отобранные из верхнего двухметрового слоя воды, соответствующего эвфотной зоне. Материал собран в 2009–2012 гг. в разные периоды сезонного цикла фитопланктона на 17–29 станциях, охватывающих всю акваторию водохранилища (см. рис. 1.1). Содержание хлорофилла *a* определяли флуоресцентным методом с помощью флуориметра ПФЛ-3004, изготовленного в Красноярском госуниверситете (Гольд и др., 1984, 1986). Метод основан на регистрации вариабельной флуоресценции до и после добавления в пробу ингибитора ЭТЦ при возбуждении светом с длиной волны 410, 490 и 510 нм; обладает высокой чувствительностью и оперативностью; дает возможность анализировать содержание хлорофилла в воде непосредственно после отбора проб из водоема без их концентрирования и хранения.

Карты распределения хлорофилла построены с помощью геоинформационной системы Golden Software Surfer 9. В программу заложены алгоритмы интерполяции, которые позволяют создавать цифровые модели поверхности на основе неравномерно распределенных в пространстве данных с учетом границ распределения. Интерполяцию данных проводили геостатистическим методом Криге (Силкин, 2008).

Материал для анализа сезонной и межгодовой динамики пигментов собран на шести стандартных станциях в Волжском (Коприно, Молога) и Главном (Наволоч, Измайлово, Средний Двор, Брейтово) плесах в течение вегетационного периода 2001–2016 гг. с интервалом 2–3 недели (табл. 1.1). Лишь в 2002, 2003, 2014 и 2015 гг. из-за трудностей организации экспедиций были пропущены отдельные сроки наблюдения.

Содержание пигментов анализировали стандартным спектрофотометрическим методом в 90%-ном ацетоновом экстракте (SCOR-UNESCO, 1966;

<sup>9</sup> Автор раздела В.Г. Папченков

<sup>10</sup> Авторы раздела Н.М. Минеева, И.Л. Пырина и Л.Е. Сигарева



Lorenzen, Jeffrey, 1980) в пробах, отобранных из слоев 0–2 м (основная часть эвфотической зоны), 2–6 м (до глубины, близкой к средней глубине водохранилища) и 6 м–дно. Водоросли концентрировали фильтрацией через мембранный фильтр (диаметр пор 2–5 мкм) с подложкой порошкообразного слоя из стекла и мела, высушивали на воздухе и до анализа хранили в холодильнике. Определяли содержание хлорофиллов *a*, *b*, *c*, (Jeffrey, Humphrey, 1975), феопигментов и “чистого” хлорофилла *a* (Lorenzen, 1967). По величинам пигментного индекса  $E_{480}/E_{664}$  (экстинкции ацетонового экстракта на длинах волн 480 и 664 нм в максимумах поглощения каротиноидов и хлорофилла *a*) судили о соотношении желтых и зеленых пигментов (Burkholder et al., 1959; Talling, 1966). По преобладанию (> 90%) хлорофилла *a* в суммарном содержании зеленых пигментов судили о доминировании в фитопланктоне цианобактерий – единственной группы растительных организмов, не содержащей дополнительные хлорофиллы *b* и *c*.

Для каждого года рассчитывали среднее за безледный период (сроки полного исчезновения льда весной и его появления осенью), а также за май–октябрь (сроки активной вегетации фитопланктона) содержание хлорофилла для исследованных слоев воды. Средние по глубине и за вегетационный сезон концентрации пигментов получали как взвешенные средние арифметические с учетом толщины слоев воды и числа дней между сроками наблюдений. Содержание пигментов на начало и конец безледного периода (от сроков появления до сроков полного схода льда) принимали равным 0.1 мкг/л, а на 1 мая и 31 октября определяли интерполированием между датами начала безледного периода и первого измерения, а также датами последнего измерения и конца безледного периода. Согласно методу оценки косвенных погрешностей при вероятности 0.68 (Зайдель, 1974; Пырина и др., 1993), ошибки анализа в большинстве случаев составляли для хлорофилла *a* 1–10%, для феопигментов – 10–30%.

Пробы осадочных пигментов отбирали стратометром на шести стандартных станциях с мая по октябрь 2009–2013 гг. дважды в месяц, на остальных станциях – 1–4 раза за безледный период. Содержание пигментов анализировали в слоях 0–2.5 и 2.5–5 см, а вертикальное распределение – на примере пяти кернов, отобранных в июле 2009 г. на ст. Коприно, Молога, Брейтово, Средний Двор и Кошта (Сигарева и др., 2013). Длина кернов (49, 65, 54, 52 и 46 см) соответствовала общей толщине вторичных отложений, а число слоев, на которые были поделены колонки грунта (62, 65, 66, 60 и 49, соответственно), – периоду существования водохранилища. Толщину вторичных отложений в каждой точке устанавливали по маркирующему горизонту.

Пигменты определяли в общем ацетоновом экстракте спектрофотометрическим методом, принятым для фитопланктона, с некоторыми модификациями (Сигарева, 2012). Концентрацию хлорофилла *a* и феопигментов рассчитывали по уравнениям Лоренцена (Lorenzen, 1967). В качестве показателей соотношения концентраций желтых и зеленых пигментов (каротиноидов и хлорофилла *a*) использовали индексы – отношение оптических плотностей ацетонового экстракта пигментов в коротковолновой (480 нм) и длинноволновой областях (665 нм) без поправки и с поправкой на содер-

жание феопигментов –  $E_{480}/E_{665}$  и  $E_{480}/(1.7E_{665K})$ , соответственно (Сигарева, 2012).

**Первичная продукция.**<sup>11</sup> Первичную продукцию фитопланктона определяли радиоуглеродным методом (Романенко, Кузнецов, 1974). Скорость фотосинтеза измеряли в интегрированных пробах воды от поверхности до тройной прозрачности по диску Секки. Интенсивность фотосинтеза под единицей площади ( $1 \text{ м}^2$ ) водоема ( $\sum P_{\text{PH}}$ , мг С/( $\text{м}^2 \times \text{сут}$ )) рассчитывали по формуле (Романенко, Кузнецов, 1974):

$$\sum P_{\text{PH}} = P_{\text{PH}} \times 0.7 L,$$

где  $P_{\text{PH}}$  – суточная величина фотосинтеза (мг С/( $\text{м}^3 \times \text{сут}$ )) в интегрированной пробе воды от поверхности до тройной прозрачности воды по диску Секки; 0.7 – коэффициент, характеризующий влияние ослабления света с глубиной на фотосинтез;  $L$  – глубина тройной прозрачности воды по диску Секки, м.

Трансформированные для пользователей ряды значений индекса Северо-Атлантического колебания (NAO – North Atlantic Oscillation) доступны на сайте Центра прогноза климата национальной службы погоды США (National Weather Service, Climate Prediction Center, USA) (URL: <http://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/teledoc/nao.shtml>).

**Гетеротрофные нанофлагелляты.**<sup>12</sup> Поверхностные пробы отбирали с мая по октябрь на шести стандартных станциях в Волжском и Главном плесах водохранилища. Воду для количественного учета гетеротрофных жгутиконосцев сразу после отбора фиксировали глутаральдегидом до конечной концентрации 1%. Численность и размеры клеток флагеллят определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с окраской примулином, для этого 10–20 мл воды фильтровали через черные ядерные фильтры с диаметром пор 0.5 мкм. Фильтры просматривали под эпифлуоресцентным микроскопом РПО-11 (Россия) при увеличении 1000 раз (Caron, 1983). Видовой состав флагеллят определяли с помощью фазовоконтрастной микроскопии в нефиксированных пробах согласно методике (Жуков, 1973; Vørs, 1992).

**Зоопланктон**<sup>13</sup>. На шести стандартных станциях в пелагиали водохранилища пробы собирали планктобатометром системы Дьяченко-Кожевникова объемом 10 л. Послойно облавливали весь столб воды с интервалом 2 м, затем полученные сборы объединяли и анализировали как одну интегральную пробу. Зимой со льда на отдельных станциях делали послойные ловы 5-литровым батометром Дьяченко-Кожевникова для исследования вертикального распределения зоопланктона.

На других участках водохранилища в качестве орудия лова использовали преимущественно малую сеть Джеди: модель с диаметром входного кольца 12 см, тканевым конусом высотой 12 см, конусом из сита высотой 45 см с диагональю ячеей 105–120 мкм. Уловистость данной сети сопоставима с таковой планктобатометра (Лазарева, 2010 б). Модификацию этой

<sup>11</sup> Авторы раздела А.И. Копылов, Т.С. Масленникова и Д.Б. Косолапов

<sup>12</sup> Автор раздела Н.Г. Косолапова

<sup>13</sup> Автор раздела В.И. Лазарева

сети с замыкателем использовали для послойного сбора планктона (2–3 горизонта) на глубоководных участках водоема.

Все пробы фиксировали 4%-ным формалином. Камеральную обработку проводили в лаборатории в камере Богорова под микроскопами МБС-9, МС-2 и StereoDiscovery V.12. Малочисленные виды с длиной тела  $>0.4$  мм просчитывали в трети, половине или целой пробе. Доминантные виды выделяли по относительной численности отдельно в таксономических группах ракообразных и коловраток (Лазарева, 2010 а). За нижнюю границу доминирования принимали обилие 5% суммарного. Численность популяций копепод рассчитывали с учетом копеподитов и науплиусов. Для циклопов распределение обилия ювенильных особей между видами оценивали по соотношению самцов, самок и копеподитов IV–V (последних определяли до вида); для диаптомид – по соотношению самцов. Биомассу животных определяли по формулам связи массы с длиной тела (Балушкина, Винберг, 1979; Методические рекомендации..., 1984; Ruttner-Kolisko, 1977).

Суточную продукцию ( $P$ ) метазоопланктона рассчитывали на основании биомассы ( $B$ ) трофических групп и среднесезонных значений удельной скорости продукции (суточных  $P/B$  – коэффициентов):  $P = P/B \cdot B$ . Для мирных кладоцер принимали  $P/B$  – коэффициент  $0.16 \text{ сут}^{-1}$  (Иванова, 1985; Андроникова, 1996), для копепод –  $0.10\text{--}0.12 \text{ сут}^{-1}$  (науплиусы  $0.2 \text{ сут}^{-1}$ , копеподиты I–III стадии  $0.06 \text{ сут}^{-1}$  и копеподиты IV–VI стадии  $0.04 \text{ сут}^{-1}$ ) (Петрович, 1973), для мирных коловраток –  $0.3 \text{ сут}^{-1}$ , для *Asplanchna* –  $0.25 \text{ сут}^{-1}$  (Тимохина, 2000), для велигеров дрейссенид принимали  $0.26 \text{ сут}^{-1}$  (Алимов, 1981).

Считали, что эффективность использования ассимилированной пищи на рост ( $k_2$ ) для животных метазоопланктона составляет 0.4 (Обозначения, единицы..., 1972; Бульон и др., 1999). Коэффициенты использования потребленной пищи на рост ( $k_1$ ) принимали для мирных ракообразных и коловраток 0.22, для велигеров 0.13, для хищных и всеядных копепод 0.16 (Бульон и др., 1999; Лазарева и др., 2015; Hart et al., 2000). У хищных кладоцер *Leptodora* и *Bythotrephes* рацион зависит от температуры и в Рыбинском водохранилище составляет 21% массы тела весной и осенью, 37–45% летом (Мордухай-Болтовская, 1958; Монаков, 1998). Продукцию их популяций оценивали по рациону при  $k_1 = 0.32$  ( $1/U = 0.8$ ). Для всеядных *Asplanchna* принимали, что  $k_1$  составляет 0.28 ( $1/U = 0.7$ ) (Копылов и др., 2008).

Суточный рацион ( $C$ ) рассчитывали по формуле:  $C = P/k_1$ .

С учетом коэффициента  $k_2$  и продукции определяли траты на обмен ( $R$ ):  $R = P(1-k_2)/k_2$ . Суточный рацион велигеров для каждой даты наблюдений оценивали, исходя из средней скорости фильтрации и концентрации в воде водохранилища доступных пищевых частиц. Полученные данные о скорости потребления пищи велигерами использовали для оценки суточной скорости прироста их биомассы при  $k_2 = 0.4$ . Коэффициент усвояемости велигерами живых пищевых объектов принимали равным таковой прочих фильтраторов ( $1/U = 0.6$ ) (Обозначения, единицы..., 1972), детрита – 0.15 (Лазарева и др., 2015). Среднюю суточную скорость фильтрации для велигеров при температуре воды  $20\text{--}21^\circ\text{C}$  принимали  $0.33 \text{ мл/экз}$  (MacIsaac et al., 1992), для коловраток –  $0.11 \text{ мл/экз}$  (Телеш, 2004; Telesh et al., 1995).

Неусвоенную часть рациона ( $F$ ), пополняющую детрит, рассчитывали по балансовому равенству:  $F = C - (P+R)$ .

С учетом приведенных выше значений коэффициентов оценивали суточную продукцию, траты на дыхание, неусвоенную пищу и суточный рацион основных трофических групп планктона для разных периодов вегетационного сезона года, а также их значения в столбе воды с учетом сезонных изменений глубины. При расчете функциональных характеристик, зависящих от температуры, вносили температурную поправку  $h(T)$  (Ивлева, 1981):

$$h(T) = Q_{10}^{0.10(T-20)},$$

где  $T$  – текущая температура,  $Q_{10}$  – коэффициент ВантГоффа, показывающий, во сколько раз возрастает скорость процесса при повышении температуры на  $10^\circ\text{C}$ . Значение  $Q_{10}$  принято равным 2.25 (Винберг, 1983).

Зоопланктон водохранилища с учетом способа захвата пищи распределяли по восьми трофическим группам: мирные кладоцеры, копеподы, коловратки и велигеры моллюсков сем. *Dreissenidae*, всеядные копеподы и коловратки, хищные кладоцеры и копеподы (Лазарева, 2010 а; Лазарева, Копылов, 2011). Пищевые взаимоотношения между его компонентами анализировали по литературным данным (Монаков, 1998; Казанцева, 2003; Копылов, Косолапов, 2008; Копылов и др., 2010).

Рацион каждого потребителя распределяли по пищевым объектам (частные рационы) пропорционально их биомассе в водоеме с учетом избирательности питания и доступности основных трофических ресурсов. Принимали, что продукция всеядного зоопланктона, созданная за счет животной пищи, пропорциональна ее доле в рационе (Копылов и др., 2008; Копылов, Косолапов, 2008).

Потребление ( $G$ ) различных видов пищи рассчитывали как сумму частных рационов (Копылов и др., 2008, 2010). При расчете рационов всех трофических групп зоопланктона за исключением хищных кладоцер учитывали потребление детрита. Количество детрита в водохранилище в течение сезона составляет  $0.5\text{--}0.9\text{ г/м}^3$  (Копылов, Косолапов, 2008), доступная для микрофилтраторов фракция ( $<15\text{ мкм}$ ) варьирует в пределах  $270\text{--}350\text{ мг С/м}^3$  (Лазарева и др., 2015).

Реальную («чистую») продукцию ( $P_{\text{реал}}$ ), доступную для рыб, рассчитывали двумя способами:

Традиционно:  $P_{\text{нехищ}} + P_{\text{хищ}} - C_{\text{хищ}}$  (Иванова, 1985; Андроникова, 1996).

По разнице между продукцией и потреблением ( $P_{\text{общ}} - G_{\text{общ}}$ ) различных групп животных беспозвоночными хищниками (факультативными и облигатными).

Расчеты  $P$ ,  $R$ ,  $C$ ,  $F$  и  $G$  зоопланктона проводили в единицах углерода. Для удобства сравнения полученных данных с таковыми предыдущих исследователей параллельно выполняли расчеты в единицах сырой массы. Принимали, что сухая (беззольная) масса организмов планктона составляет 10% сырой, для коловраток *Asplanchna* – 5% (Обозначения, единицы..., 1972), в ней содержится 50% углерода (Dumont et al., 1975). При переходе от углерода к энергетическим эквивалентам считали, что  $1\text{ мг С} = 10\text{ кал}$ .

**Макрозообентос**<sup>14</sup>. В глубоководной зоне водохранилища пробы макрозообентоса отбирали модифицированным дночерпателем Экмана-Берджа (ДАК-250) с площадью захвата 1/40 м<sup>2</sup> и ДАК-100 с площадью захвата 1/100 м<sup>2</sup> по 2 подъема на каждой станции. Сбор, камеральную и статистическую обработку материала проводили по стандартной методике, принятой в ИБВВ РАН (Методика изучения..., 1975) с некоторыми дополнениями (Щербина, 1993). В 1990–1998 гг. собрано и обработано около 100 проб, в 2009–2013 гг. – 66 проб.

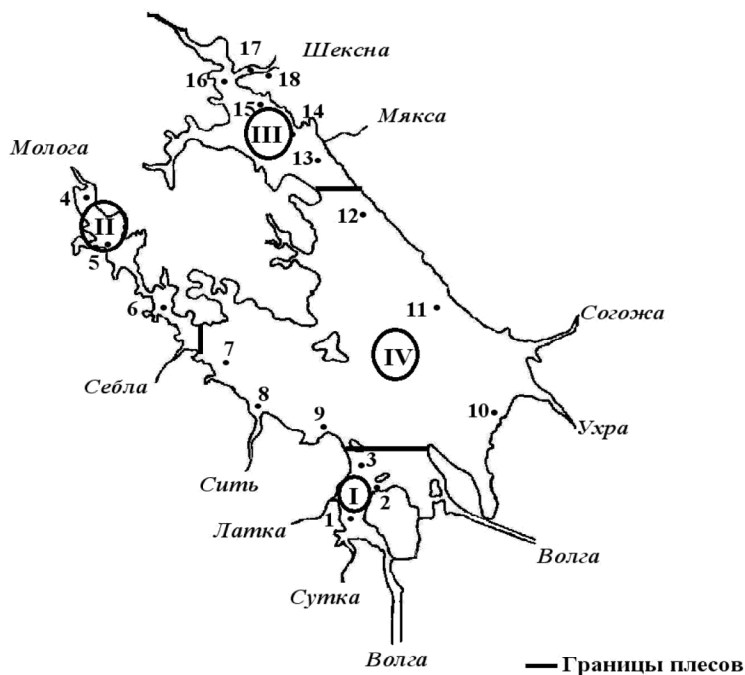
Наблюдения макрозообентоса в глубоководной зоне водохранилища проводили по расширенной сетке станций во всех четырех плесах водохранилища. Последняя подробная бентосная съемка выполнена в 1992 г. (Перова, 2003). Начиная с 2009 г., наблюдения за донной фауной водохранилища проводили на шести стандартных станциях (табл. 1.1). Для сравнительного анализа макрозообентоса в различные периоды, кроме опубликованных результатов, использовали архивные материалы: карточки обработки проб сотрудниками лаборатории В.И. Митропольским, В.И. Бисеровым и Т.Л. Поддубной.

Влияние сработки уровня воды на видовой состав и структуру макрозообентоса изучали в течение года (с мая 1985 по май 1986 г.) в прибрежной зоне Волжского плеса водохранилища. Материал собирали на 10 станциях с глубиной 0.5–5 м и интервалом глубин между точками отбора проб 0.5 м на участке в 3 км от северной оконечности о. Хохотка, который подвержен значительному волновому воздействию при ветрах различного направления, за исключением западного. Отбор проб проводили только в водную фазу, поэтому по мере сработки уровня воды число станций сокращалось. Ст. 1 обсохла в конце августа, ст. 2 – в конце сентября, ст. 3 – в начале октября, ст. 4 – в декабре и ст. 5 – в первых числах марта. С первых трех станций вода ушла до ледостава, со ст. 4 и 5 – после него, остальные 5 станций не обсыхали. Во второй половине апреля все обсохшие станции были вновь залиты водой, и отбор проб на них был возобновлен. С апреля по август пробы макрозообентоса отбирали 2 раза в месяц, в сентябре и октябре – 1 раз, в течение периода ледостава было проведено 3 съемки.

В течение всего периода исследований (1985–1993 гг.) в прибрежной зоне водохранилища пробы отбирали трубчатым дночерпателем Мордухай-Болтовского (площадь захвата 1/260 м<sup>2</sup>) по 5–10 выемок на каждой станции, на станциях зоны возможного осушения – дночерпателем ДАК-100 по 2–3 выемки. После промывки пробы через сито с ячейей 220 мкм животных из грунта выбирали живыми, моллюсков фиксировали в 70%-ном спирте, а остальных беспозвоночных – в 8%-ном формалине и после трехмесячной выдержки приступали к камеральной обработке.

В 1986 и 1990 гг. было проведено три бентосные съемки (весной, летом и осенью) по всей акватории водохранилища в различных зонах водоема (верхнем и нижнем горизонтах прибрежной зоны, зоне временного осушения и глубоководной части (рис. 1.5). Всего за 1985–1990 гг. собрано и обработано более 580 проб макрозообентоса.

<sup>14</sup> Авторы раздела Г.Х. Щербина и Е.Г. Пряничникова



**Рис. 1.5.** Карта-схема Рыбинского водохранилища и местоположение полуразрезов отбора проб макрозообентоса. 1–18 – номера полуразрезов. Плесы (по: Фортунатов, 1974): I – Волжский, II – Моложский, III – Шекснинский, IV – Главный.

В 1986 и 1990 гг. было проведено три бентосные съемки (весной, летом и осенью) по всей акватории водохранилища в различных зонах водоема (верхнем и нижнем горизонтах прибрежной зоны, зоне временного осушения и глубоководной части (рис. 1.5)). Всего за 1985–1990 гг. собрано и обработано более 580 проб макрозообентоса.

Для оценки состояния сообществ макрозообентоса использовали следующие показатели: численность ( $N$ , экз./м<sup>2</sup>), биомасса ( $B$ , г/м<sup>2</sup>), встречаемость ( $P$ , %), число видов ( $D$ ), видовое разнообразие по Шеннону ( $H$ ).

В общей численности и биомассе макрозообентоса (“мягкого бентоса”) не учитывали крупных моллюсков (униониды, дрейссениды и вивипариды), которые встречались не на всех станциях. Их обилие оценивали отдельно.

В 2005–2012 гг. исследовали пространственное распределение моллюсков дрейссенид в различных плесах водохранилища. Количественные пробы отбирали дночерпателями ДАК-100 и ДАК-250, на станции делали 1–6 выемок грунта в зависимости от его типа и плотности поселений дрейссенид. Видовую идентификацию проводили на живых моллюсках, определяли их сырую массу и измеряли длину раковины. Рассчитывали плотность (экз./м<sup>2</sup>) и биомассу (г/м<sup>2</sup>) моллюсков.

Для выявления новых мест обитания и уточнения соотношения между двумя видами дрейссенид проводили качественные сборы моллюсков с по-

мощью драги, а также исследовали твердые субстраты с обрастаниями, попадавшие в донный трал при ловле рыбы. За период исследований в Рыбинском водохранилище было собрано и проанализировано >200 количественных и 20 качественных проб дрейссенид.

В течение 2005–2007 гг. в Волжском плесе водохранилища проведено подробное исследование структуры донных сообществ, сформированных двумя видами дрейссенид. Основную часть материала собирали дночерпателем ДАК-100 (по 2 выемки) каждые 2 недели с мая по октябрь на трех станциях (рис. 1.6). Всего проанализирована 261 проба макрозообентоса. Биоценозы с доминированием того или другого вида дрейссенид выделяли по показателям обилия (>50% биомассы). При количественном описании макробентоса данных биоценозов не учитывали самих моллюсков.



**Рис. 1.6.** Карта-схема расположения станций отбора проб для изучения сезонной динамики макрозообентоса в совместных поселениях дрейссенид в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 2005–2007 гг.

При выявлении комплексов доминирующих видов применяли модифицированный индекс плотности Арнольди (Щербина, 1993), рассчитанный по формуле:

$$A = \sqrt[3]{PN_{\%}B_{\%}},$$

где:  $A$  – индекс плотности (доминирования, %),  $P$  – встречаемость (%),  $N_{\%}$  – доля (%) средней численности вида в анализируемой выборке проб от средней численности всего сообщества,  $B_{\%}$  – тоже средней биомассы вида. Доминантами считали виды с  $A > 10\%$ .

Для сапробиологического анализа придонной воды и грунтов по организмам макрозообентоса использовали метод Пантле–Букк (Pantle und Buck, 1955; Sladeček, 1973; Макрушин, 1974) в модификации (Дзюбан, Кузнецова, 1981). Величину сапробности ( $S$ ) вычисляли по формуле:

$$S = \frac{\sum s \cdot h}{\sum h},$$

где  $s$  – сапробность вида,  $h$  – численность вида,  $\sum h$  – общая численность макробеспозвоночных в пробе.

Величины сапробности видов ( $s$ ) взяты из раб от (Wegl, 1983; Uzunov et al., 1988; Щербина, 2010).

Для выявления степени сходства видового состава между биоценозами использовали коэффициент общности видового состава Сørenсена (Sørensen, 1948):

$$K_s = \frac{2 \cdot c}{a + b},$$

где  $K_s$  – показатель фаунистического сходства,  $a$  и  $b$  – число видов в одном и в другом ценозе,  $c$  – число общих видов в обоих ценозах.

Для исследования трофической структуры макрозообентоса в биоценозах дрейссенид все виды макробеспозвоночных подразделяли на пять групп по схеме, предложенной Э.И. Извековой (1975): I – детритофагисобиратели, II – фитодетритофагифильтраторы + собиратели, III – фитодетритофагифильтраторы, IV – детритофагиглотатели, V – хищники активные хвататели. Сведения о характере пищи и способе ее добычи брали из литературных источников (Луферов, 1956; Аристова, 1971; Извекова, 1975; Шилова, 1976; Бентос Учинского..., 1980; Монаков, 1998).

Скорость фильтрации дрейссенид в лабораторных условиях определяли методом, основанным на учете изменения концентрации водоросли *Chlorella* sp. в результате жизнедеятельности моллюсков. Всего было проведено три эксперимента в трех повторностях каждый, методика их постановки подробно описана в работе (Пряничникова, Щербина, 2005). Расчет скорости фильтрации воды моллюсками производили по формуле А.Ф. Алимова (1981):

$$F = \frac{V}{n^I} \left[ \frac{(\ln C_0 - \ln C_t)}{t} - a \right]$$

**Иммунофизиология рыб<sup>15</sup>.** В данной работе представлены данные, полученные только от половозрелых особей, отловленных в конце нагульного периода (август–сентябрь). Отлов рыбы осуществляли в 1998–2012 гг. в прибрежье неводом, в открытом водохранилище – тралом с экспедиционных судов ИБВВ РАН в относительно чистых участках (Волжский и Моложский плесы) и притоки. В целом были исследованы 24 вида рыб, относящихся к девяти отрядам:

Отр. Окунеобразные

Речной окунь *perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758)

Обыкновенный судак *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758)

Волжский судак, берш *Sander volgense* (Gmelin, 1788)

<sup>15</sup> Авторы раздела Е.А. Заботкина и Т.Б. Лапирова



Обыкновенный ерш *Gymnocephalus cernua* (Linnaeus, 1758)

Бычок-кругляк *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814)

Отр. Карпообразные

Лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758)

Синец *Ballerus ballerus* (Linnaeus, 1758)

Белоглазка *Ballerus sapa* (Pallas, 1814)

Густера *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758)

Уклея *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758)

Жерех *Leuciscus aspius* (Linnaeus, 1758)

Язь *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758)

Пескарь *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758)

Линь *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758)

Голец усатый *Barbatula barbatula* (Linnaeus, 1758)

Обыкновенная щиповка *Cobitis taenia* (Linnaeus, 1758)

Отр. Скорпенообразные

Русский подкаменщик *Cottus koshewnikowi* (Gratzianov, 1907)

Отр. Трескообразные

Налим *Lota lota* (Linnaeus, 1758)

Отр. Сомообразные

Обыкновенный сом *Silurus glanis* (Linnaeus, 1758)

Отр. Корюшкообразные

Европейская корюшка, снеток *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758)

Отр. Лососеобразные

Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1789)

Европейская ряпушка *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758)

Отр. Сельдеобразные

Черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840)

Отр. Щукообразные

Обыкновенная щука *Esox lucius* (Linnaeus, 1758)

Анализ состава и соотношения лейкоцитов проводили на мазках периферической крови, полученной методом каудозектомии, которые фиксировали этиловым спиртом и окрашивали краской Романовского-Гимза. Типы лейкоцитов идентифицировали по классификации Н.Т. Ивановой (1983). Результаты обрабатывали статистически в программе Microsoft Excel при уровне достоверности 0.05.

Для определения функциональной активности нейтрофилов крови методом НСТ-теста цельную кровь (1 мл) от 5–10 взрослых половозрелых особей каждого вида рыб отбирали индивидуально в полистироловые пробирки, содержащие 0.02 мл 3.8%-лимоннокислого натрия. НСТ-тест проводили по И.Г. Герасимову и Д.Ю. Игнатову (2001) в нашей модификации, адаптированной для рыб (Заботкина и др., 2009). Рассчитывали долю активиро-

ванных нейтрофилов (ДАН, %) и индекс активации нейтрофилов (ИАН) по общепринятой формуле (Герасимов, Игнатов, 2001).

Для характеристики гуморального звена неспецифического иммунитета использовали показатели бактериостатической активности сыворотки крови (БАСК), уровень циркулирующих иммунных комплексов (ЦИК) и концентрацию лизоцима. Содержание циркулирующих иммунных комплексов определяли стандартным методом, путем осаждения полиэтиленгликолем 6000, результаты выражали в относительных единицах (Гриневиц, Алферов, 1981). Концентрацию лизоцима определяли турбидиметрическим методом с использованием лиофилизированной тест-культуры *Micrococcus lysodeicticus* (Практикум по..., 2002). Анализ бактериостатической активности сыворотки крови осуществляли нефелометрическим методом с использованием в качестве тест-организмов живой суточной культуры *Aeromonas hydrophila*, результаты представляли в процентах угнетения роста бактерий (Методические указания..., 1987).

**Экотоксикологическая оценка качества воды и донных отложений<sup>16</sup>.** Отбор проб воды, грунта, а также сбор гидробионтов проводили с 1983 по 2015 гг. Интегральные пробы воды отбирали батометром Руттнера, грунта – модифицированным дночерпателем Экмана-Берджи (ДАК-250) с площадью захвата 1/40 м<sup>2</sup>. Для исследования токсичности и содержания загрязняющих веществ использовали интегральную пробу верхнего слоя грунта (0–10 см), отобранную на каждой станции за 3 подъема дночерпателя.

Анализ химических элементов, включая тяжелые металлы (ТМ: Cd, Cr, Cu, Ni, Mn, Mo, Pb, Sr, Zn, V) и редкоземельные элементы (РЗЭ: La, Ce, Pr, Nd, Sm, Eu, Cd, Tb, Dy, Ho, Er, Tm, Yb, Lu), в природной воде, ДО и гидробионтах до 2000 г. проводили атомноабсорбционным методом на приборе ААС-3, позднее – на масспектрофотометре ICP MS DRC-е с индуктивно связанной плазмой (Perkin Elmer, USA) с использованием внешней калибровки (Гапеева, 2013). Концентрацию РЗЭ в воде определяли в 2009 и 2010 гг.

Содержание загрязняющих веществ (ЗВ) в воде сравнивали с предельно допустимыми концентрациями (ПДК) вредных веществ для воды, водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение (Перечень рыбохозяйственных нормативов, 1999). Для сравнения концентраций металлов в ДО с допустимыми использовали нормативы, принятые в некоторых странах (Chapman et al., 1998; Deckere et al., 2011; MacDonald et al., 2000), фоновые концентрации (MacDonald et al., 2000) и кларк элементов земной коры (Виноградов, 1962).

Определение токсичности воды и ДО (водная вытяжка ДО (ВВДО)) проводили методом биотестирования с использованием ветвистоусого рачка *Ceriodaphnia cf. dubia* (Richard, 1894 (sin. *C. affinis* Lillijeborg)), а также ДО (цельный грунт) с личинками комара-звонца *Chironomus riparius* Meigen в качестве тест-объекта. Критерий острой токсичности для цериодафний – гибель любого количества особей за 48 ч, хронической – за 7 дней и достоверное снижение репродуктивных показателей за период отрождения трех

<sup>16</sup> Авторы раздела И.И. Томилина и М.В. Гапеева

пометов одной самкой (Mount, Norberg, 1984); для хирономид – смертность, изменение линейных размеров за период достижения личинками IV-го возраста (Ingersoll, Nelson, 1990).

Эксперименты проводили в двух повторностях на отстоянной артезианской воде при температуре  $20 \pm 2^\circ\text{C}$ , pH 7.0–7.5, общей жесткости 4.0–4.5 мМэкв/л  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{Mg}^{2+}$  и содержании растворенного кислорода на уровне насыщения. Контролем служили интактные тест-организмы, содержащиеся в лабораторных условиях на отстоянной артезианской воде и илистом песке (Томилина и др., 2011).

Результаты обрабатывали статистически и представляли в виде средних значений и их ошибок ( $\bar{x} \pm m\bar{x}$ ). Достоверность различий оценивали методом дисперсионного анализа (ANOVA, LSD-тест) при уровне значимости  $p \leq 0.05$  (Sokal, 1995). Корреляционный анализ проводили с использованием пакета программ STATGRAPHIC Plus.

## Глава 2

# Характеристика экосистемы водохранилища

### 2.1. Климат и гидрологический режим<sup>1</sup>

Бассейн Рыбинского водохранилища расположен на северо-востоке Европейской территории России в пределах лесной зоны. Большая его часть, включая акваторию водохранилища, находится в подзоне южной тайги. Рельеф побережья водохранилища плоский, слабо расчлененный. Наиболее возвышенные участки находятся к северо-востоку от пос. Мякса, здесь абсолютные высоты достигают 221 м. Сравнительно крутые берега в Волжском плесе в районе Глебово. К западу и юго-западу от водохранилища простирается обширная полого-волнистая равнина (долины рек Сутка, Ильдъ, Чеснава, Сить), к востоку расположена волнистая морена Пошехонско-Тулаевской равнины, пересекаемая реками Согожей и Ухрой.

Сооружения Рыбинского гидроузла расположены в двух створах: шлюз и плотина в Волжском, здание ГЭС в Шекснинском. Русло реки Шексны перекрыто глухой земляной плотиной, на правом и левом берегах расположены сопрягающие дамбы. Компонировка сооружений Волжского створа Рыбинского гидроузла определилась рациональным размещением судоходных шлюзов и бетонной водосбросной плотины (25 лет Угличской..., 1967). Образование Рыбинского водохранилища в долинах Волги и ее притоков – Мологи и Шексны, вызвало затопление Молого-Шекснинского междуречья. Протяженность береговой линии водохранилища – 2150 км. Водохранилище – водоем круглогодичного регулирования стока, одна из наиболее важных ступеней в Волжско-Камском каскаде. Основные морфометрические характеристики водоема приведены в табл. 2.1.

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

Полезный объем водохранилища составляет ~0.4 среднего многолетнего объема притока. Он позволяет осуществлять годовое, сезонное, недельное и суточное регулирование в интересах различных водопользователей, а также обеспечение безопасности гидротехнических сооружений. В годы с высоким половодьем его полезная емкость “срезает” максимальные расходы (табл. 2.1). В период летнео-сенней межени водные ресурсы водохранилища обеспечивают навигационные попуски в нижний бьеф и выполнение диспетчерского графика, соответствующего колебаниям нагрузки энергосистемы. Перед установлением ледостава по возможности не допускается повышение уровня воды в целях предотвращения захода рыбы на зимовку в осушенные летом мелководья. В последние годы этот норматив выполняется не всегда.

<sup>1</sup> Авторы раздела А.С. Литвинов и А.В. Законнова

В зимний период водные ресурсы Рыбинского водохранилища используются в интересах энергосистемы, при этом в зависимости от прогнозируемого объема притока обеспечивается регламентный уровень к началу половодья.

**Таблица 2.1.** Основные характеристики Рыбинского водохранилища.

| Показатель  | Единица измерения | Значение показателя |
|---|-------------------|---------------------|
| Среднегодовой приток (1947–2013 гг.)  | км <sup>3</sup>   | 32.79               |
| Многоводный год (самый многоводный год за период существования водохранилища – 1990 г.) | км <sup>3</sup>   | 53.4                |
| Маловодный год (самый маловодный год за период существования водохранилища – 1972 г.)   | км <sup>3</sup>   | 16.2                |
| НПУ (нормальный подпорный уровень)*   | м                 | 101.81              |
| УНС (уровень нормальной предполо водной сработки)*                                      | м                 | 98.81–99.81         |
| УМО (уровень мертвого объема)*  | м                 | 96.91               |
| Максимальный проектный при пропуске половодий (вероятность превышения 0.01%)*           | м                 | 103.81              |
| Уровень форсированного горизонта (вероятность превышения 1%)*                           | м                 | 102.41              |
| Площадь зеркала при НПУ   | км <sup>2</sup>   | 4550                |
| при УНС   | км <sup>2</sup>   | 2703                |
| Полная статическая емкость при НПУ  | км <sup>3</sup>   | 25.42               |
| Полезная емкость между НПУ и УНС  | км <sup>3</sup>   | 14.42               |

**Примечание.** \* – все уровни Рыбинского водохранилища даны в Балтийской системе, БС.

**Климат.** Климат бассейна Рыбинского водохранилища формируется под воздействием морских и континентальных воздушных масс и характеризуется умеренно теплым летом и умеренно холодной зимой. Период положительных температур воздуха продолжается около 7 месяцев. Самый холодный месяц – январь (за период 1976–2013 гг. средняя температура -9.2°C при норме -11.4°C), теплый – июль (средняя температура 18.6°C при норме 17.9°C).

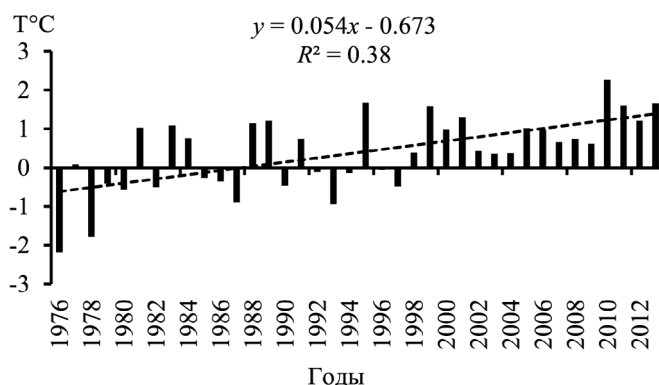
Наиболее важные климатические переменные – индикаторы состояния и изменения климата – это температура воздуха у поверхности земли и атмосферные осадки. На побережье Рыбинского водохранилища период потепления характеризуется повышением среднегодовой температуры воздуха с 3.6°C до 4.2°C, которое ускорило в последнее десятилетие (табл. 2.2). До 2000 г. наиболее интенсивно температура росла в холодный период года, в 2000–2013 гг. ее повышение отмечено также и в теплый период.

По данным Всемирной метеорологической организации (ВМО), за всю историю метеонаблюдений период 2001–2010 гг. был самым теплым, среднегодовые значения температуры воздуха на 0.21°C выше, чем в теплый период 1991–2000 гг. XX века (Глобальный климат..., 2012). На побережье водохранилища наиболее значительные изменения температуры воздуха произошли в теплое время года (апрель–октябрь), зарегистрировано ее повышение на 1.0°C по сравнению с нормой. С учетом теплых лет (2010, 2011, 2013 гг.) скорость роста средней температуры воздуха за теплый период достигла 0.54°C/10 лет (рис. 2.1). Для рассматриваемого периода характерно увеличение повторяемости климатических аномалий. Так, в 2010 г.

на мст. Рыбинск зарегистрирована самая высокая температура воздуха в июле и августе за все время метеонаблюдений (Литвинов и др., 2012). Период 2000–2013 гг. отличался продолжительной теплой осенью (средняя температура октября 5.2°C при норме 4.2°C).

**Таблица 2.2.** Средняя температура воздуха, °C (мст. Рыбинск).

| Период         | 1961–1990 гг. (норма) | 1947–1975 гг. | 1976–2010 гг. | 2000–2013 гг. |
|----------------|-----------------------|---------------|---------------|---------------|
| Год            | 3.7                   | 3.6           | 4.2           | 4.9           |
| Ноябрь–март    | -6.9                  | -7.2          | -6.0          | -5.9          |
| Апрель–октябрь | 11.3                  | 11.3          | 11.6          | 12.3          |



**Рис. 2.1.** Аномалии средней за апрель–октябрь температуры воздуха (мст. Рыбинск).

На побережье водохранилища среднегодовое количество атмосферных осадков пространственно неоднородно. До потепления больше всего их выпадало на северо-востоке (670 мм, мст. Пошехонье-Володарск), меньше всего – на западе (550 мм, мст. Брейтово) (Рыбинское водохранилище, 1972). В период потепления незначительно увеличилось количество осадков в холодный период года (табл. 2.3). Прирост суммы годовых осадков по сравнению с нормой составил 10%.

**Таблица 2.3.** Количество осадков, мм (мст. Рыбинск).

| Год                   |      |       | Теплый период (апрель–октябрь) |      |       | Холодный период (ноябрь–март) |      |       |
|-----------------------|------|-------|--------------------------------|------|-------|-------------------------------|------|-------|
| Среднее               | Мин. | Макс. | Среднее                        | Мин. | Макс. | Среднее                       | Мин. | Макс. |
| 1961–1990 гг. (норма) |      |       |                                |      |       |                               |      |       |
| 655                   | 436  | 887   | 450                            | 335  | 590   | 200                           | 108  | 297   |
| 1976–2010 гг.         |      |       |                                |      |       |                               |      |       |
| 675                   | 525  | 836   | 450                            | 260  | 605   | 220                           | 140  | 277   |
| 2000–2010 гг.         |      |       |                                |      |       |                               |      |       |
| 608                   | 550  | 726   | 390                            | 325  | 533   | 217                           | 152  | 277   |

**Водный баланс 2000–2013 гг.** Водный баланс отражает совокупное воздействие факторов, обусловленных колебаниями климата и антропогенной деятельностью на водосборе. Это основа для выполнения всех видов исследований, связанных с особенностями формирования и динамики водных

масс, гидрохимического и гидробиологического режима водоемов. Основную роль в приходной части водного баланса Рыбинского водохранилища играет поверхностный приток, за анализируемый период он составил 32.84 км<sup>3</sup> (93.3% притока вод в водохранилище). Осадки на зеркало водохранилища составили 2.35 км<sup>3</sup> (6.7%). В расходной части преобладал сток через плотину и ГЭС 32.73 км<sup>3</sup> (95.5% объема стока), испарение – 1.55 км<sup>3</sup> (4.5%) (табл. 2.4).

Речной сток непрерывно изменяется во времени в зависимости от вариации климатических факторов и увлажненности территории. За период существования Рыбинского водохранилища годовой приток речных вод различался в 3.3 раза от минимума 16.2 до максимума 53.4 км<sup>3</sup> при средней величине 32.8 км<sup>3</sup>. Наблюдали два периода с водностью выше средней многолетней и два – с водностью ниже нее. Более детальный анализ колебаний стока рек в бассейне Верхней Волги показал, что в отдельные годы каждого из периодов встречались годы с низким и высоким объемом стока. В стоке Верхней Волги отмечали 7 лет с водностью значительно выше средней многолетней и 6 лет – с водностью ниже нее (экстремальные годы) (Литвинов, Рощупко, 2007; Литвинов, 2010). Разница в объеме поступления воды в водохранилище между многоводными и маловодными периодами составляла в среднем 10 км<sup>3</sup>. Среднемноголетний уровень воды в пределах многоводных и маловодных лет различался на 0.55 и 0.36 м соответственно.

**Таблица 2.4.** Характеристики основных составляющих водного баланса Рыбинского водохранилища в 2000–2013 гг.

| Годы    | Приход, км <sup>3</sup> |        |       | Расход, км <sup>3</sup> |           |       |
|---------|-------------------------|--------|-------|-------------------------|-----------|-------|
|         | Приток                  | Осадки | Сумма | Сброс                   | Испарение | Сумма |
| 2000    | 28.57                   | 2.11   | 30.61 | 25.41                   | 1.79      | 27.20 |
| 2001    | 28.83                   | 2.16   | 30.99 | 31.87                   | 1.72      | 33.59 |
| 2002    | 18.73                   | 1.62   | 20.35 | 22.21                   | 1.75      | 23.96 |
| 2003    | 26.26                   | 2.16   | 28.42 | 18.55                   | 0.96      | 19.51 |
| 2004    | 45.17                   | 2.90   | 48.07 | 45.5                    | 1.26      | 46.76 |
| 2005    | 33.89                   | 1.72   | 35.61 | 38.54                   | 1.48      | 40.02 |
| 2006    | 29.83                   | 2.55   | 32.38 | 21.83                   | 1.47      | 23.30 |
| 2007    | 26.00                   | 2.68   | 28.68 | 31.86                   | 1.70      | 33.56 |
| 2008    | 35.50                   | 2.33   | 37.83 | 27.52                   | 1.80      | 29.32 |
| 2009    | 42.48                   | 2.58   | 45.06 | 42.47                   | 1.77      | 44.24 |
| 2010    | 34.62                   | 2.82   | 37.44 | 38.31                   | 1.42      | 39.73 |
| 2011    | 33.98                   | 2.20   | 36.18 | 33.33                   | 1.80      | 35.13 |
| 2012    | 42.60                   | 3.09   | 45.69 | 36.26                   | 1.74      | 38.00 |
| 2013    | 37.01                   | 1.97   | 38.98 | 42.39                   | 1.10      | 43.49 |
| Среднее | 33.11                   | 2.35   | 35.46 | 32.54                   | 1.55      | 34.09 |

Период 2000–2013 гг. характеризовался значительными колебаниями водности. Поверхностный приток вод в водохранилище варьировал в 2.4 раза от 18.73 до 45.17 км<sup>3</sup> (табл. 2.4). В 2000–2003 гг. водность была ниже средней, 2002 г. – экстремально маловодный. С 2004 г. водность превышала среднюю за исключением 2006 и 2007 гг., 2004 г. был экстремально многоводный. Различия в объеме притока между экстремальными годами (2002 и 2004) соста-

вили 26.44 км<sup>3</sup>. За весь период существования водохранилища (1947–2013 гг.) и за 2000–2013 гг. средние значения притока были близки (32.79 и 33.11 км<sup>3</sup>).

В период глобального потепления наиболее значительные изменения отмечены в сезонном ходе притока вод в водохранилище (табл. 2.5). Если в маловодный период 1963–1976 гг. летний меженный сток был на 35% ниже нормы, а осенний на 49%, то за годы с водностью ниже средней анализируемого периода летний меженный сток на 31% ниже нормы, а осенний – только на 6%. Во все многоводные годы сезонный приток в водохранилище был выше нормы. В маловодные годы весной и осенью приток был на 6–8% ниже нормы, летом – на 22%, а зимой – на 18% выше нормы. Рост величины притока в зимнюю межень обусловлен повышением температуры воздуха, что привело к увеличению числа оттепелей и сдвигу начала весеннего половодья на более ранние сроки (март).

Формирование стока рек во многом определяется атмосферными осадками и температурным режимом на водосборе (Литвинов, Законнова, 2012). Максимумы годового стока обычно совпадают с максимумами осадков и минимальными температурами воздуха. Анализ многолетних изменений зимнего стока и осадков, выпавших на зеркало водохранилища, выявил синхронность их колебаний, коэффициент корреляции 0.68,  $p \leq 0.05$ . (рис. 2.2). В годы разной водности роль осадков, выпадающих на зеркало, в водном балансе водохранилища различна.

В маловодные 2002 и 2003 гг. 8% и 7.6% от суммы прихода соответственно, а в 2007 г. – 9.3%. В многоводные 2004, 2009 и 2012 гг. – 5.7...6.7%. Испарение с акватории водохранилища в зависимости от ее площади и климатических условий варьировало от 2.7% до 7.3% расходной части баланса.

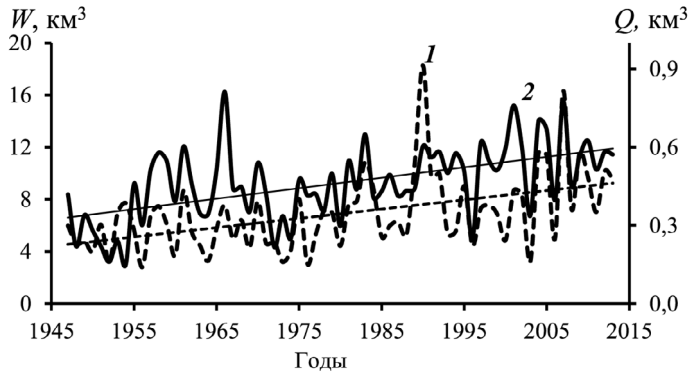
**Уровень.** Изменения уровня воды водохранилища зависят от колебаний стока в его бассейне и режима эксплуатации.

В годовом цикле динамики уровня четко выделяются три характерных периода: весенний (наполнение), летне-осенний (относительно постоянный уровень или небольшая его сработка) и зимний (сработка). Средняя дата окончания весеннего наполнения – 28 мая, более ранняя – 16 апреля, более поздняя – 5 июля. Кривые внутригодового хода среднемесячного уровня в различные по водности годы имели однотипный характер (рис. 2.3). Минимальный уровень наблюдался в марте; начало его подъема в апреле, максимальное значение в июне, постепенное понижение с июля и наиболее интенсивное снижение уровня с декабря (период зимней сработки). В то же время, в отдельные годы (2004, 2010) в течение сентября–ноября отмечали второй подъем уровня за счет дождевых паводков.

**Таблица 2.5.** Приток Рыбинского водохранилища в годы разной водности.

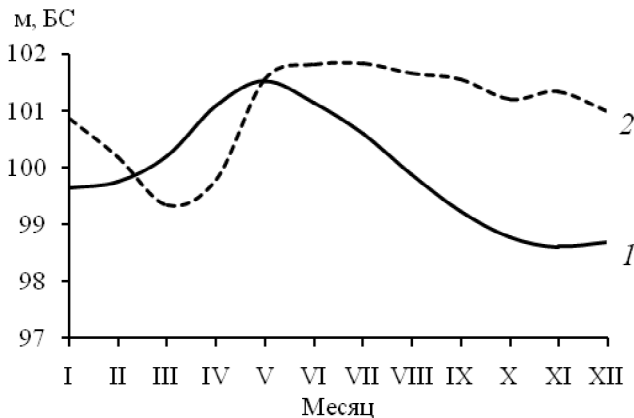
| Год                     | I    | II   | III  | IV    | V    | VI   | VII  | VIII | IX   | X    | XI   | XII  | Σ     |
|-------------------------|------|------|------|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|
| <b>Маловодные годы</b>  |      |      |      |       |      |      |      |      |      |      |      |      |       |
| 2002                    | 1.10 | 2.15 | 3.74 | 5.61  | 2.00 | 0.82 | 0.46 | 0.35 | 0.36 | 0.60 | 0.67 | 0.88 | 18.74 |
| 2014                    | 3.28 | 1.89 | 2.09 | 2.66  | 2.01 | 0.91 | 0.86 | 0.39 | 0.42 | 0.58 | 1.13 | 1.18 | 17.40 |
| <b>Многоводные годы</b> |      |      |      |       |      |      |      |      |      |      |      |      |       |
| 2004                    | 2.33 | 2.03 | 4.54 | 10.84 | 5.99 | 3.23 | 3.90 | 1.96 | 1.88 | 2.06 | 3.44 | 2.97 | 45.17 |
| 2009                    | 2.21 | 2.14 | 2.48 | 7.47  | 8.54 | 3.40 | 1.42 | 1.33 | 0.90 | 2.88 | 5.67 | 4.07 | 42.51 |





**Рис. 2.2.** Динамика зимнего притока водохранилища (1) и годовой суммы осадков, выпавших на его зеркало (2).

За анализируемый период среднегодовой уровень наполнения водохранилища составил 100.56 м, максимальный среднемесячный — 101.90 в июне 2012 г. Средняя дата начала весеннего повышения уровня Рыбинского водохранилища по многолетним данным — 1 апреля, более поздняя — 17 апреля, наиболее ранняя — 12 февраля в период потепления (с 1976 г.). Средняя дата окончания весеннего наполнения — 28 мая, более ранняя — 16 апреля. В период наполнения за анализируемый период уровень повышался в среднем на 1.9 м, минимально — на 1.5 м.



**Рис. 2.3.** Динамика среднемесячного уровня воды в маловодном 2002 (1) и многоводном 2004 гг. (2).

Наибольших различий отметки уровня достигали в октябре–декабре. В эти месяцы в многоводные 2004 и 2012 гг. уровень был на 2.42–3.08 м выше, чем в самом маловодном 2002 г.

В то же время, максимальная амплитуда колебаний среднемесячного уровня за время существования водохранилища наблюдалась в апреле в многоводный период (4.61 м), минимальная — в июне–июле (1.3–1.7 м).

Характер колебания уровня в одни и те же сезоны не однозначен. В маловодные периоды наибольшая разница среднемесячных колебаний уровня наблюдалась в январе и декабре (2.7–2.9 м), тогда как в апреле она составляла 2.2–2.7 м. Н.В. Буторин (1969) выделил четыре основных типа сезонного хода уровня: первый и второй типы, в отдельных случаях, и четвертый, в большей степени, характерны для многоводных фаз, третий тип – для маловодных.

Продолжительность наполнения водохранилища, отметки максимального уровня и интенсивность его повышения определяются величиной снегозапаса в бассейне к началу половодья и температурой воздуха в весенний период. За период существования водохранилища средняя продолжительность наполнения составила 58 сут., при интенсивности 6 см/сут. В экстремально маловодном 2002 г. наполнение водохранилища началось 2 марта при отметке уровня 99.81 м БС и закончилось 6 мая при уровне 101.65 м. Продолжительность наполнения была больше 65 суток при средней интенсивности повышения уровня 2.8 см/сут. В экстремально многоводном 2004 г. весенний подъем уровня начался 29 марта и закончился 22 мая, достигнув отметки 101.81 м БС при средней интенсивности повышения 6 см/сут.

Межгодовые и сезонные колебания уровня в связи с мелководностью водохранилища приводят к значительным изменениям его площади и объема. При максимальном за анализируемый период уровне водохранилища 101.84 м БС площадь водохранилища достигала 4566 км<sup>2</sup>, а объем 25.56 км<sup>3</sup>. При минимальном уровне в марте 2003 г. площадь уменьшилась до 3131 км<sup>2</sup>, объем до 17.53 км<sup>3</sup>.

Продолжительность сработки водохранилища в среднем составляет 300 суток, что почти в 5 раз медленнее, чем его наполнение. Отметки уровня, обусловленные изменением объема водохранилища по сезонам, осложняются нерегулярными колебаниями водной поверхности стгонно-нагонного происхождения перемещениями водных масс в виде длинных волн, возникающих при неравномерной работе гидроузлов. Стгонно-нагонные колебания уровня определяются скоростью и направлением ветра. Повышение уровня у наветренного берега при нагонах может достигать 10–30, а при штормах – 50...70 см.

**Уровенный режим и площадь мелководной зоны<sup>22</sup>.** С режимом уровня тесно связаны переработка берегов и формирование ложа (грунтового комплекса) водохранилища. В связи с различиями год от года отметок наполнения и темпа сработки водохранилища процессы формирования его берегов и ложа идут непрерывно. Значительные сезонные и межгодовые колебания уровня приводят к периодическому осушению и затоплению мелководной зоны водохранилища, что способствует формированию здесь специфических условий обитания гидробионтов, характерных, с одной стороны, для береговых, а с другой – для аквальных экосистем. Такую территорию именуют акватерриторией водохранилища (АТВ), в пределах большей ее части расположена мелководная зона (Эдельштейн, 1998). Размер АТВ водохранилища изменяется в соответствии с вариациями площади затопляемой (осу-

<sup>22</sup> Автор раздела С.А. Поддубный

шаемой) территории (табл. 2.6). Среднее многолетнее понижение уровня при осушении АТВ составляет 2.9 м. В этом случае средняя площадь АТВ равна 1413 км<sup>2</sup>, а объем – 11.2 км<sup>3</sup>.

**Таблица 2.6.** Морфометрические характеристики АТВ Рыбинского водохранилища (по: Поддубный, 2013).

| Показатель  | Наполнение | Осушение |
|---|------------|----------|
| Площадь при НПУ, км <sup>2</sup>                  | 4550       | 4550     |
| Изменение площади, км <sup>2</sup>                | 657–2386   | 0–2491   |
| % от НПУ  | 14–52      | 0–55     |
| Средняя площадь, км <sup>2</sup>                  | 1427       | 1413     |
| % от НПУ  | 31         | 31       |
| Изменение объема, 10 <sup>6</sup> км <sup>3</sup> | 5–18.7     | 0–19.4   |
| % от НПУ  | 20–74      | 0–76     |
| Средний объем, 10 <sup>6</sup> км <sup>3</sup>    | 11.3       | 11.2     |
| % от НПУ  | 44         | 44       |
| Величина сработки, м                              | –          | 0–5.6    |
| Среднее понижение уровня, м                       | –          | 2.9      |

Собственно, мелководная зона может быть выделена, исходя из следующих соображений. Ранее для определения нижней границы мелководий был предложен комплексный критерий, учитывающий ряд статических гидрологических и гидробиологических показателей: глубину начала эрозии донных наносов волновыми потоками, распространение песков, нижнюю границу распространения высшей водной растительности, начало влияния на биомассу бентоса максимальных орбитальных скоростей у дна в волновом потоке. В этом случае глубина на внутренней границе мелководной зоны относительно НПУ определялась как среднее значение перечисленных выше показателей и для Рыбинского водохранилища составляла 4 м (Герасимов, Поддубный, 1999). При таком определении площадь мелководной зоны при НПУ равна 1847 км<sup>2</sup>. Навигационное понижение уровня на 2.5 м уменьшало площадь мелководий до 672 км<sup>2</sup>. В маловодном 2002 г. максимальное понижение уровня с мая по ноябрь на 2.91 м привело к уменьшению мелководной зоны до 574 км<sup>2</sup>.

**Таблица 2.7.** Средние значения морфометрических характеристик осушаемых мелководий АТВ Рыбинского водохранилища в безледный период (по: Поддубный, 2013).

| Показатель                   | Месяц  |        |        |        |          |         |
|------------------------------|--------|--------|--------|--------|----------|---------|
|                              | май    | июнь   | июль   | август | сентябрь | октябрь |
| $Z_{\max}$ , м               | 101.21 | 101.40 | 101.18 | 100.81 | 100.44   | 100.12  |
| $S_{\max}$ , км <sup>2</sup> | 4252   | 4344   | 4235   | 4054   | 3873     | 3724    |
| $S$ , км <sup>2</sup>        | 2839   | 2931   | 2822   | 2641   | 2460     | 2311    |
| $Z$ , м                      | 98.30  | 98.51  | 98.27  | 97.83  | 97.31    | 96.88   |
| $H$ , м                      | 3.5    | 3.3    | 3.5    | 4.0    | 4.5      | 4.9     |

**Примечание.**  $Z_{\max}$  – средний многолетний максимальный уровень наполнения,  $S_{\max}$  – площадь поверхности, соответствующая  $Z_{\max}$ ,  $S$  – площадь поверхности как разность  $S_{\max}$  и средней многолетней площади осушения (1413 км<sup>2</sup>),  $Z$  – уровень воды, соответствующий  $S$ ,  $H$  – понижение уровня.

Статический принцип зонирования побережья, вероятно, применим к малочисленным однофазным водохранилищам, без сезонного регулирования стока. В Рыбинском водохранилище осуществляется глубокое сезонное и многолетнее регулирование стока, в разные по водности годы и в разные сезоны года одни биотопы, прежде мелководные, будут при сработке уровня обсыхать, а другие – превращаться из глубоководных в мелководные (Эдельштейн, 1998). Поэтому применительно к данному водоему внутреннюю границу мелководной зоны необходимо считать подвижной, а значение понижения уровня, соответствующее среднему многолетнему осушению АТВ, отсчитывать от среднемесячного многолетнего максимального уровня наполнения водоема. В этом случае, с мая по октябрь глубина внутренней границы мелководья будет изменяться от 3.3 до 4.9 (табл. 2.7), а площадь и объем мелководной зоны – оставаться постоянными: 1413 км<sup>2</sup> и 11.2 км<sup>3</sup> соответственно (Поддубный, 2013).

**Водообмен.** Интенсивность водообмена – одна из важнейших абиотических характеристик водоема. Различают два вида водообмена – внешний и внутренний. Внешний, при котором воды с присущими им физико-химическими характеристиками, поступают в водоем извне и выходят за его пределы, определяется процессом стока, влагооборота и соответствует водообмену водоема с окружающей средой. Внутренний водообмен отражает перемещение частиц внутри водоема под влиянием течений, вертикального обмена и турбулентного перемешивания. Он характеризует обмен веществом и энергией между различными частями водоема. Интегральным показателем интенсивности внешнего водообмена служит коэффициент условного водообмена ( $K_v$ ). Величина, обратная коэффициенту водообмена  $1/K_v$ , называется периодом водообмена и показывает, за какой промежуток времени полностью сменяется объем воды, заполняющий водохранилище.

**Таблица 2.8.** Характеристики водообмена Рыбинского водохранилища в разные по водности годы (2000–2013 гг.).

| Сезон | Коэффициент водообмена |         |         | Период водообмена, мес. |         |         |
|-------|------------------------|---------|---------|-------------------------|---------|---------|
|       | среднее                | 2004 г. | 2002 г. | среднее                 | 2004 г. | 2002 г. |
| Зима  | 0.36                   | 0.45    | 0.26    | 33.1                    | 26.6    | 46.2    |
| Весна | 0.82                   | 1.03    | 0.58    | 14.6                    | 11.6    | 20.7    |
| Лето  | 0.31                   | 0.35    | 0.24    | 38.0                    | 34.3    | 50.0    |
| Осень | 0.29                   | 0.40    | 0.23    | 41.0                    | 30.0    | 52.0    |
| Год   | 1.9                    | 2.3     | 1.3     | 6.3                     | 5.2     | 9.2     |

**Примечание.** 2002 г. – маловодный, 2004 г. – многоводный.

В связи со значительной внутригодовой изменчивостью элементов водного баланса Рыбинского водохранилища также велики вариации его водообмена. В среднем за анализируемый период водообмен достигал максимальных значений в апреле. Это обусловлено уменьшением объема воды в водохранилище в результате зимней сработки и резким увеличением притока в период весеннего половодья. По мере наполнения водохранилища, снижения объема притока и сброса, водообмен уменьшался и в течение лета

был низким с минимумом в августе–сентябре. С октября отмечалось некоторое его увеличение, связанное с дождевыми паводками, а затем с началом зимней сработки (табл. 2.8).

**Ветровое волнение.** В безледный период скорость ветра более 6 м/с над акваторией водохранилища имеет 50%-ую обеспеченность. В Главном плесе водохранилища при НПУ длина разгона волн в направлении с севера на юг может превышать 100 км, с запада на восток достигает 56 км. В центре водохранилища высота волны при скорости ветра 5 м/с равна 50 см, длина 6.2 м, период 2 сек. При увеличении скорости ветра до 10 м/с высота ее увеличивается до 110 см, длина достигает 18 м, период 3.4 сек. Наибольшая высота волны при всех направлениях ветра наблюдается в Главном плесе водохранилища. На значительной части акватории плеса при скорости ветра 15 м/с и различных его направлениях преобладают волны высотой 160–200 см. При ветре устойчивого направления высота волны быстро реагирует на изменение скорости ветра.

Среднее количество дней в период открытой воды, когда высота волны в центральной части плеса достигает 100 см, составляет 20 суток. Это имеет место при ветрах северного и северо-западного направлений. В мае и июне высота волны от 75 до 100 см имеет наименьшую повторяемость. К концу безледного периода (октябрь), несмотря на значительное количество штормов, высота волны несколько уменьшается, что связано с установлением наиболее низкого уровня (Литвинов и др., 2011).

**Течения.** Структура горизонтальной циркуляции вод в Рыбинском водохранилище определяется объемом притока и стока из водоема, воздействием ветра на водную поверхность и морфометрическими характеристиками. В зимний период водная поверхность изолирована ледовым покровом от непосредственного воздействия ветра, проводится интенсивная сработка водохранилища, и макроциркуляцию его вод определяют стоковые течения. Ввиду того, что гидроэлектростанции работают в пиковом режиме с резкими колебаниями расходов воды в течение суток, на прилегающих к ним участках верхних и нижних бьефов ГЭС режим движения вод носит беспорядочный характер (Литвинов, 2000). Резкие изменения расхода воды через турбины ГЭС вызывают возникновение длинных волн (волн попусков). С началом пуска и возникновением длинных волн в верхнем и нижнем бьефах Рыбинской и Угличской ГЭС появляются заметные скорости течения. По мере распространения по бьефу гребня волны в состояние беспорядочного движения приходят все большие участки бьефов.

Период существования четко выраженного стокового течения зависит от продолжительности сбросов воды через ГЭС. Максимальные скорости течения (0.8 м/с) в период пуска наблюдаются в районе гидростанций и постепенно уменьшаются с удалением от них до 0.07 м/с. Направление течения в нижнем бьефе Угличской ГЭС и в верхнем бьефе Рыбинской ГЭС устойчиво и соответствует направлению затопленного русла. С прекращением попусков скорость течения воды резко уменьшается, при этом может наблюдаться изменение направления течения (Экологические проблемы..., 2001). Периодические изменения скорости и направления течения приводят

к тому, что в течение суток частицы воды совершают возвратно-поступательные движения при генеральном направлении перемещения в соответствии с бытовым течением Волги.

Одной из важнейших характеристик динамики вод является средний перенос за определенный промежуток времени, поскольку именно он, а не мгновенные скорости, определяет характер движения водных масс и оказывает влияние на гидрохимические и гидробиологические процессы. Ввиду того, что движение вод носит турбулентный характер, направление переноса может существенно отличаться от направления течения, фиксированного в конкретный момент времени.

Крупномасштабные временные и пространственные изменения общей циркуляции в водохранилище определяются межгодовыми и сезонными изменениями стока и синоптическими процессами над его акваторией. В экстремальные по водности годы объем притока в водохранилище может изменяться в 2.4 раза, а в период половодья превышать минимальное месячное поступление воды более чем в 6 раз. Такие колебания притока обуславливают изменение проточности в водохранилище и изменчивость стоковых течений. Основное скоростное поле стокового течения в водохранилище формируется по затопленным руслам рек, поскольку потери энергии в зоне контакта с водными массами существенно больше, чем в придонном слое. Такое соотношение гидравлических сопротивлений приводит к тому, что транзитный поток проходит по пути с наименьшими потерями энергии.

В летне-осенний период в Главном плесе водохранилища основную роль в формировании течений играет ветер (до 75%). Время, необходимое для установления течения, соответствующего данному ветру в верхнем трехметровом слое, невелико и не превышает 5 ч при скорости ветра 4–6 м/с. В глубинных слоях промежуток времени, необходимый для установления нового направления течения, значительно больше. Отношение скорости поверхностного течения к скорости ветра (ветровой коэффициент) не является постоянной величиной, а зависит от скорости ветра. Он составляет 2% при скорости ветра до 5 м/с и уменьшается до 0.9–1.2% при скорости ветра свыше 10 м/с.

Летняя циркуляция водных масс в водохранилище под действием ветра представляет собой 5 циклонических круговоротов с размерами по продольной оси от 5 до 90 км и суммарной площадью 2100 км<sup>2</sup>. При усилении скорости ветра до штормовых величин структура циркуляции остается неизменной. Наличие вертикальной термической стратификации может существенно влиять на структуру циркуляции (Экологические проблемы..., 2001).

**Термический режим.** По многолетним данным очищение Рыбинского водохранилища ото льда происходит в среднем 3 мая. В период потепления (1976–2010 гг.) повышение температуры воздуха в зимние месяцы способствовало более раннему очищению акватории ото льда весной – 30 IV и более позднему появлению ледяных образований осенью – 13 XI. Средняя продолжительность безледного периода увеличилась с 193 до 213 дней. В отдельные годы указанные сроки существенно варьировали (табл. 2.9). Многолетние изменения температурных условий водохранилища во время очищения ото льда можно охарактеризовать величиной наибольшей и наименьшей декадной температуры воды в апреле (табл. 2.10).

**Таблица 2.9.** Ледовые явления на Рыбинском водохранилище.

| Годы | Дата            |                                      | Продолжительность периода, свободного ото льда, сут. |
|------|-----------------|--------------------------------------|--|
|      | очищения весной | появления ледяных образований осенью |  |
| 1947 | 5 V             | 13 XI                                | 193  |
| 1948 | 22 IV           | 17 XI                                | 210  |
| 1949 | 7 V             | 19 XI                                | 197  |
| 1950 | 27 IV           | 23 XI                                | 210  |
| 1951 | 19 IV           | 8 XI                                 | 205  |
| 1952 | 1 V             | 6 XI                                 | 190  |
| 1953 | 21 IV           | 16 XI                                | 210  |
| 1954 | 27 IV           | 22 XI                                | 210  |
| 1955 | 5 V             | 12 XI                                | 192  |
| 1956 | 20 V            | 4 XI                                 | 169  |
| 1957 | 10 V            | 19 XI                                | 194  |
| 1958 | 18 V            | 10 XI                                | 177  |
| 1959 | 10 V            | 27 X                                 | 171  |
| 1960 | 9 V             | 22 X                                 | 167  |
| 1961 | 18 V            | 11 XI                                | 178  |
| 1962 | 30 IV           | 29 XI                                | 214  |
| 1963 | 7 V             | 22 XI                                | 200  |
| 1964 | 11 V            | 12 XI                                | 186  |
| 1965 | 14 V            | 13 XI                                | 184  |
| 1966 | 3 V             | 3 XI                                 | 185  |
| 1967 | 7 V             | 19 XI                                | 197  |
| 1968 | 29 IV           | 7 XI                                 | 193  |
| 1969 | 8 V             | 4 XII                                | 211  |
| 1970 | 3 V             | 22 XI                                | 202  |
| 1971 | 8 V             | 6 XI                                 | 183  |
| 1972 | 4 V             | 7 XI                                 | 188  |
| 1973 | 27 IV           | 21 XI                                | 209  |
| 1974 | 8 V             | 22 XI                                | 199  |
| 1975 | 20 IV           | 1 XI                                 | 196  |
| 1976 | 9 V             | 23 X                                 | 168  |
| 1977 | 2 V             | 20 X                                 | 172  |
| 1978 | 4 V             | 1 XI                                 | 182  |
| 1979 | 11 V            | 30 XI                                | 204  |
| 1980 | 7 V             | 31 X                                 | 178  |
| 1981 | 11 V            | 16 XI                                | 190  |
| 1982 | 3 V             | 8 XI                                 | 190  |
| 1983 | 21 IV           | 11 XI                                | 205  |
| 1984 | 4 V             | 14 XI                                | 195  |
| 1985 | 10 V            | 7 XI                                 | 182  |
| 1986 | 26 IV           | 9 XI                                 | 198  |
| 1987 | 1 V             | 29 X                                 | 182  |
| 1988 | 25 IV           | 1 XI                                 | 190  |
| 1989 | 24 IV           | 20 XI                                | 210  |
| 1990 | 8 IV            | 15 XI                                | 222  |
| 1991 | 30 IV           | 6 XII                                | 221  |
| 1992 | 23 IV           | 25 X                                 | 186  |
| 1993 | 4 V             | 7 XI                                 | 188  |

*Продолжение таблицы 2.9*

| Годы | Дата            |                                      | Продолжительность периода,<br>свободного ото льда, сут. |
|------|-----------------|--------------------------------------|---|
|      | очищения весной | появления ледяных образований осенью |   |
| 1994 | 1 V             | 3 XI                                 | 187   |
| 1995 | 26 IV           | 1 XI                                 | 190   |
| 1996 | 3 V             | 6 XII                                | 216   |
| 1997 | 5 V             | 28 X                                 | 177   |
| 1998 | 10 V            | 7 XI                                 | 182   |
| 1999 | 4 V             | 4 XI                                 | 185   |
| 2000 | 26 IV           | 19 XI                                | 208   |
| 2001 | 29 IV           | 13 XI                                | 199   |
| 2002 | 26 IV           | 1 XI                                 | 190   |
| 2003 | 7 V             | 21 XI                                | 199   |
| 2004 | 27 IV           | 22 XI                                | 210   |
| 2005 | 2 V             | 30 XI                                | 213   |
| 2006 | 26 IV           | 7 XII                                | 226   |
| 2007 | 11 IV           | 10 XI                                | 214   |
| 2008 | 19 IV           | 13 XII                               | 240   |
| 2009 | 4 V             | 8 XII                                | 219   |
| 2010 | 21 IV           | 24 XI                                | 218   |
| 2011 | 1 V             | 7 XI                                 | 201   |
| 2012 | 1 V             | 28 XI                                | 212   |
| 2013 | 2 V             | 30 XI                                | 213   |

**Примечание.** Продолжительность периода, свободного ото льда, рассчитана от даты очищения водоема весной до даты появления ледяных образований осенью.

**Таблица 2.10.** Температура поверхностного слоя воды (°C) в третьей декаде апреля.

| Период, годы | Средняя | Наибольшая*   | Наименьшая*   |
|--------------|---------|---------------|---------------|
| 1947–1975    | 2.0     | 7.6 (1950 г.) | 0.1 (8)**     |
| 1976–2000    | 2.5     | 8.0 (2000 г.) | 0.1 (4)**     |
| 2001–2010    | 3.2     | 6.8 (2001 г.) | 0.1 (2003 г.) |

**Примечание.** \* – в скобках годы, \*\* – число случаев.

Температура поверхностного слоя воды и всей водной массы формируется под воздействием большого числа факторов, одним из которых, безусловно, является температура воздуха. Оценка реакции термического режима Рыбинского водохранилища на региональные изменения климата выявила в период 1976–2010 гг. устойчивую тенденцию к повышению средней за май–октябрь температуры воды со скоростью 0.74°C/10 лет. Максимальная скорость ее роста установлена в июле – 1.0°C/10 лет и октябре – 0.77°C/10 лет (Литвинов, Законнова, 2012).

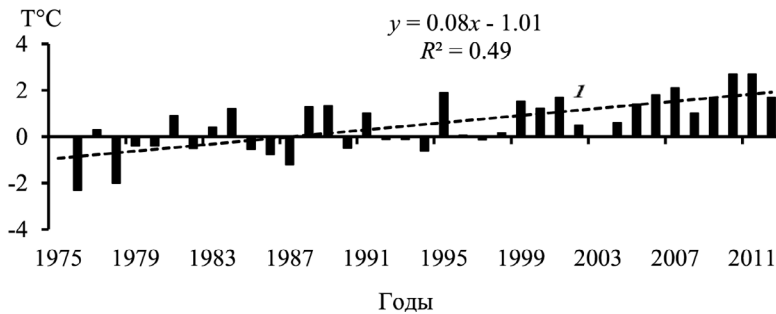
Анализ динамики среднемесячной температуры воды акватории водохранилища за 2000–2012 гг. показал, что в течение всего вегетационного периода она была выше климатической нормы (табл. 2.11). Особенно заметны межгодовые различия теплых и холодных лет. Наибольшая разница между максимальными и минимальными температурами воды отмечена в мае и июне (5.0°C), наименьшая – в сентябре (3.0°C). Особенности межгодовых температурных условий в водохранилище можно проследить



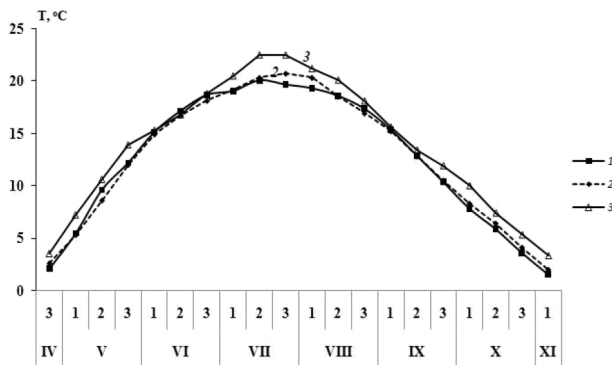
также по аномалиям, рассчитанным относительно принятой климатической нормы (рис. 2.4). Начиная с 1995 г., в водохранилище отмечали положительные аномалии средней за май–октябрь температуры воды, максимальные (+2.7°C) – в 2010, 2011 гг.

**Таблица 2.11.** Температура (°C) поверхностного слоя воды Рыбинского водохранилища в 2000–2012 гг.

| Показатель                          | 3-я дек IV | V          | VI   | VII  | VIII | IX   | X    | 1-я дек XI | Среднее V–X |
|-------------------------------------|------------|------------|------|------|------|------|------|------------|-------------|
| Климатическая норма (1961–1990 гг.) | 2.3        | 8.8        | 16.3 | 19.6 | 18.4 | 12.7 | 5.9  | 2.1        | 13.6        |
| Средняя (2000–2012 гг.)             | 3.8        | 10.6       | 17.0 | 21.8 | 19.8 | 13.6 | 7.5  | 3.2        | 15.0        |
| Максимальная                        | 6.8        | 13.3       | 19.0 | 25.2 | 22.6 | 15.4 | 9.1  | 5.2        | 16.3        |
| Год                                 | 2001       | 2007, 2010 | 2011 | 2010 | 2010 | 2009 | 2005 | 2008       | 2010, 2011  |
| Минимальная                         | 1.4        | 7.4        | 13.0 | 20.0 | 18.6 | 12.3 | 4.0  | 0.7        | 13.6        |
| Год                                 | 2005       | 2004       | 2003 | 2004 | 2003 | 2002 | 2002 | 2002       | 2003        |



**Рис. 2.4.** Аномалии средней за май–октябрь температуры поверхностного слоя воды в Рыбинском водохранилище.



**Рис. 2.5.** Сезонный ход среднедекадной температуры воды поверхностного слоя Рыбинского водохранилища в разные периоды. 1 – 1947–1975, 2 – 1976–2005, 3 – 2001–2012 гг.

В период потепления изменились даты перехода температуры воды через 10°C весной (начало “биологического” лета) и осенью (табл. 2.12). Средняя

продолжительность “биологического” лета увеличилась на 14 дней. В водохранилище значительно возросло количество дней с температурой воды  $\geq 20^{\circ}\text{C}$  (2-я декада июля на 32%, первая декада августа – на 36%). Отмечен сдвиг сроков максимального прогрева водохранилища на 3-ю декаду июля–1-ю декаду августа (табл. 2.13, рис. 2.5).

Общий характер сезонного хода среднедекадной температуры воды в периоды 1947–1975 и 1976–2005 гг. достаточно близок (рис. 2.5). В последнее десятилетие зарегистрирован рост ее значений в течение почти всего безледного периода (кроме 1–2 декад июня). В сроки максимального прогрева среднедекадная температура воды была на  $2.4\text{--}2.6^{\circ}\text{C}$  выше нормы.

В Главном плесе водохранилища до конца 1970-х годов средняя летняя температура по вертикали составляла  $16.8^{\circ}\text{C}$ , крайние ее значения были отмечены в 1957 г. ( $13.2^{\circ}\text{C}$ ) и 1954 г. ( $19.8^{\circ}\text{C}$ ) (Буторин и др., 1982). Температура воды на стандартных станциях в 2004–2013 гг. существенно различалась год от года (табл. 2.14, рис. 2.6).

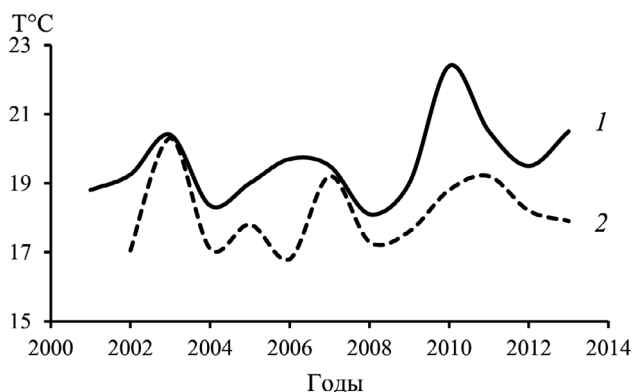
**Таблица 2.12.** Сроки перехода температуры воды ( $T_{\text{воды}}$ ) Рыбинского водохранилища через  $10^{\circ}\text{C}$ .

| Период, годы | Дата перехода $T_{\text{воды}}$ через $10^{\circ}\text{C}$ |        | Продолжительность “биологического” лета, сут. |                             |
|--------------|--|--------|---|-----------------------------|
|              | весной   | осенью | среднее                                       | пределы изменений           |
| 1947–1975    | 17 V   | 22 IX  | 129   | 105 (1974 г.)–145 (1967 г.) |
| 1976–2012    | 14 V   | 30 IX  | 140   | 122 (1980 г.)–154 (2008 г.) |
| 2001–2012    | 14 V   | 3 X    | 143   | 134 (2004 г.)–154 (2008 г.) |

**Таблица 2.13.** Число случаев со средней декадной температурой воды в Рыбинском водохранилище  $\geq 20^{\circ}\text{C}$ .

| Период, годы      | Июнь |   |    | Июль |    |    | Август |   |   |
|-------------------|------|---|----|------|----|----|--------|---|---|
|                   | 1    | 2 | 3  | 1    | 2  | 3  | 1      | 2 | 3 |
| 1961–1990 (норма) | 2    | 2 | 10 | 12   | 15 | 16 | 17     | 4 | 2 |
| 1947–1975         | 2    | 2 | 11 | 11   | 15 | 13 | 14     | 4 | 2 |
| 1976–2005         | 2    | 5 | 8  | 13   | 17 | 19 | 22     | 4 | 1 |

**Примечание.** 1–3 – декады.



**Рис. 2.6.** Динамика средней за июль–август температуры воды поверхностного (1) и придонного (2) слоев водохранилища по данным стандартных наблюдений. В 2002 г. средняя температура воды рассчитана за июль–август, в 2003 г. – за август.

**Таблица 2.14.** Летняя температура воды (°C) в Главном плесе Рыбинского водохранилища (наблюдения на четырех стандартных станциях).

| Годы | Дата    | Горизонт    |      | Средняя по вертикали |
|------|---------|-------------|------|----------------------|
|      |         | поверхность | дно  |                      |
| 2004 | 7 VI    | 13.8        | 12.0 | 12.9                 |
|      | 22 VI   | 16.4        | 14.5 | 15.0                 |
|      | 8 VII   | 18.5        | 18.3 | 18.4                 |
|      | 21 VII  | 20.0        | 19.9 | 19.9                 |
|      | 4 VIII  | 22.3        | 20.8 | 21.6                 |
|      | 18 VIII | 18.0        | 17.4 | 17.6                 |
| 2005 | 23 VI   | 16.6        | 16.6 | 16.6                 |
|      | 19 VII  | 21.7        | 17.7 | 19.9                 |
|      | 17 VIII | 18.8        | 18.7 | 18.7                 |
| 2006 | 8 VI    | 14.3        | 13.7 | 13.9                 |
|      | 28 VI   | 21.9        | 17.3 | 20.5                 |
|      | 10 VII  | 23.2        | 18.2 | 19.7                 |
|      | 25 VII  | 18.7        | 18.3 | 18.9                 |
| 2007 | 31 V    | 19.4        | 11.6 | 15.7                 |
|      | 14 VI   | 17.3        | 16.7 | 16.9                 |
|      | 26 VI   | 17.2        | 16.8 | 17.0                 |
|      | 10 VII  | 18.5        | 18.3 | 18.4                 |
|      | 19 VII  | 20.4        | 20.2 | 20.3                 |
|      | 21 VIII | 22.0        | 21.8 | 21.9                 |
| 2008 | 17 VI   | 17.0        | 14.7 | 15.1                 |
|      | 9 VII   | 18.5        | 18.5 | 18.5                 |
|      | 30 VII  | 19.5        | 19.2 | 19.3                 |
|      | 27 VIII | 18.7        | 18.7 | 18.7                 |
| 2009 | 1 VI    | 15.5        | 11.3 | 12.9                 |
|      | 22 VI   | 18.7        | 16.7 | 17.5                 |
|      | 9 VII   | 17.8        | 17.7 | 17.8                 |
|      | 22 VII  | 20.9        | 19.8 | 20.7                 |
|      | 4 VIII  | 21.7        | 21.2 | 21.6                 |
|      | 19 VIII | 19.0        | 19.0 | 19.0                 |
| 2010 | 15 VI   | 15.8        | 15.2 | 15.4                 |
|      | 28 VI   | 19.2        | 18.9 | 19.1                 |
|      | 11 VII  | 25.0        | 20.4 | 22.7                 |
|      | 14 VII  | 27.1        | 18.8 | 23.7                 |
|      | 10 VIII | 26.3        | 25.8 | 26.2                 |
| 2011 | 24 VIII | 19.1        | 18.8 | 19.0                 |
|      | 7 VI    | 15.9        | 15.8 | 15.9                 |
|      | 24 VI   | 17.4        | 16.6 | 16.9                 |
|      | 5 VII   | 22.1        | 19.7 | 21.2                 |
|      | 19 VII  | 23.9        | 21.2 | 22.7                 |
|      | 4 VIII  | 21.6        | 21.3 | 21.4                 |
|      | 17 VIII | 20.8        | 20.8 | 20.8                 |
| 2012 | 20 VI   | 17.6        | 16.2 | 17.6                 |
|      | 3 VII   | 19.4        | 18.7 | 19.2                 |
|      | 17 VII  | 21.3        | 21.1 | 21.2                 |
|      | 31 VII  | 22.4        | 19.6 | 21.0                 |
|      | 22 VIII | 17.7        | 17.0 | 17.3                 |
| 2013 | 4 VI    | 19.5        | 10.8 | 14.8                 |
|      | 24 VI   | 19.7        | 17.3 | 18.7                 |
|      | 9 VII   | 23.3        | 19.6 | 21.8                 |
|      | 23 VII  | 19.9        | 19.8 | 19.9                 |
|      | 5 VIII  | 19.3        | 19.2 | 19.3                 |
|      | 20 VIII | 20.2        | 19.7 | 19.9                 |

Так, 7 июня 2004 г. в Главном плесе водохранилища средняя температура по вертикали составила 12.9°C (в поверхностном слое 13.8°C, в придонном 12°C), тогда как 31 мая 2007 г. вода прогревалась заметно сильнее: 15.7, 19.4 и 11.6°C, соответственно. Экстремально высокие значения температуры воды (>25°C) наблюдали летом 2010 г., а наиболее низкие (<20°C) – летом 2008 г.

В последнее десятилетие ранние сроки освобождения водохранилища ото льда способствовали более раннему установлению летней термической стратификации и, в итоге, большему прогреву эпилимниона (5–8 м). В Волжском плесе (ст. Коприно) 21 мая 2013 г. температура поверхностного слоя воды составила 15.3°C, придонного – 9.0°C, в Главном плесе (ст. Наволок) 31 мая 2007 г. – 19.9 и 9.9°C, соответственно. Максимальная разность между температурой поверхностного и придонного слоев не превышала 10.5°C. Ранее (июнь 1961 г.) по данным синхронных съемок эти различия достигали 15.5°C (Буторин и др., 1982).

**Прозрачность.** В Главном плесе водохранилища основное воздействие на величину прозрачности оказывают ветровое волнение и массовое развитие фитопланктона. Средняя за вегетационный период 2008–2010 гг. прозрачность составила 140 см (табл. 2.15).

Для водохранилища в целом характерно увеличение прозрачности воды после ледостава (Рыбинское водохранилище, 1972). В центральной части водоема наиболее высокая прозрачность воды (170 см) отмечена весной 2010 г. (рис. 2.7). Волжский плес отличался от других участков самой высокой прозрачностью воды (среднее 155 см, пределы колебаний 80–260 см). Весной и летом ее значения были ниже, чем осенью, что связано с поступлением взвешенных веществ в половодье и развитием фитопланктона. Так, в октябре на ст. Коприно прозрачность воды обычно превышала 200 см. Напротив, в верхней части Моложского плеса сравнительно низкая (<150 см) прозрачность воды характерна почти для всего вегетационного периода. Шекснинский плес, как и Моложский, отличался низкой прозрачностью воды.

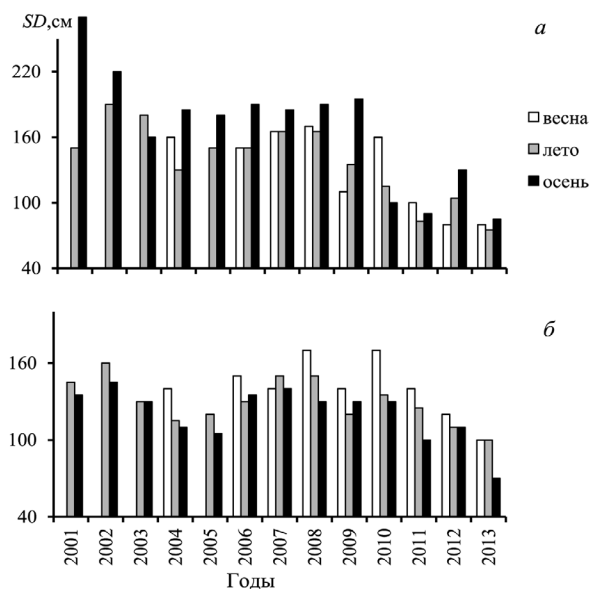
**Таблица 2.15.** Характеристики прозрачности (см) воды Рыбинского водохранилища в 2008–2010 гг.

| Прозрачность | Плес                  |                       |                         |                     |
|--------------|-----------------------|-----------------------|-------------------------|---------------------|
|              | Волжский<br>(n = 20)* | Моложский<br>(n = 35) | Шекснинский<br>(n = 65) | Главный<br>(n = 40) |
| Средняя      | 155                   | 120                   | 105                     | 140                 |
| Наибольшая   | 260                   | 150                   | 150                     | 190                 |
| Дата         | 20.10.09 г.           | 10.07.10 г.           | 8.07.10 г.              | 10.08.10 г.         |
| Наименьшая   | 80                    | 65                    | 70                      | 50                  |
| Дата         | 24.07.10 г.           | 24.08.10 г.           | 28.08.10 г.             | 19.10.10 г.         |

**Примечание.** В скобках приведено число измерений.

Анализ разностно-интегральной кривой средней прозрачности воды за май–октябрь на стандартных станциях в 1956–2013 гг. показал периодичность ее колебаний, которая хорошо согласуется с динамикой объема притока речных вод в водохранилище (рис. 2.8). В маловодные фазы гидрологического цикла (1962–1975 гг. и 1996–2003 гг.) отмечен рост прозрачности, а в многово-

дные (1976–1995 гг. и 2004–2010 гг.) снижение. В 2013 г. низкая прозрачность зарегистрирована на всех стандартных станциях: средняя за май–октябрь составила 85 см, в октябре – 60 см. Это обусловлено высокой температурой водной массы и интенсивным развитием фитопланктона. Выявлена обратная зависимость между средней прозрачностью и объемом притока вод в водохранилище за вегетационный период 1956–2013 гг. ( $r = -0.56, p \leq 0.05$ ).

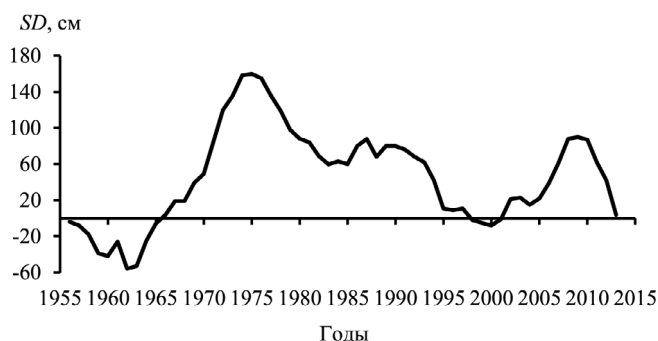


**Рис. 2.7.** Многолетняя динамика прозрачности воды (см) в Рыбинском водохранилище в разные сезоны. а – Волжский плес (ст. Коприно), б – Главный плес (ст. Средний Двор).

**Электропроводность.** Электропроводность воды отражает сумму минеральных солей и служит важным показателем структуры водных масс водохранилища (гидрологической структуры). В связи с различным генезисом вод основных притоков в водохранилище выделяют четыре водные массы: Волжскую, Моложскую, Шекснинскую и Главного плеса (Буторин, 1969). В зависимости от водности и климатических условий года изменяются характеристики водных масс и их границы в акватории водоема. Весной в водохранилище с речным стоком поступают слабоминерализованные воды. В Моложском (ст. Противье) и Шекснинском (ст. Любец) плесах наблюдаются низкие значения (95–100 мкСм/см) электропроводности воды, тогда как в Главном плесе ее величина максимальна.

Анализ сезонных изменений электропроводности воды показал, что в речных плесах она уменьшается от весны к осени, в Главном увеличивается в результате смешения и аккумуляции вод различного генезиса (рис. 2.9). Размах сезонных колебаний электропроводности составил в Шекснинском и Моложском плесах 3.5 раза, в Волжском – 1.8, в Главном – 2.4 раза. Средние значения электропроводности воды за вегетационный период 2008–2012 гг. различалась незначительно (табл. 2.16). В динамике средней элек-

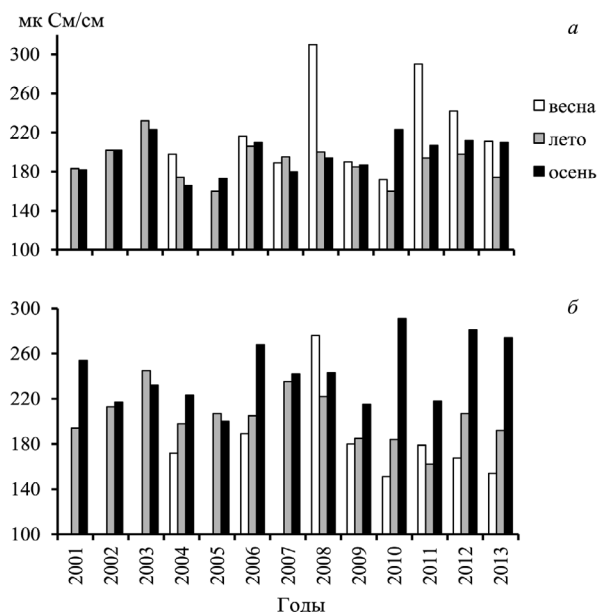
тропроводности в Главном плесе водохранилища в течение более 25 лет (1986–2013 гг.) установлен значимый положительный тренд. Скорость роста электропроводности составила 12 мкСм/см за 10 лет (рис. 2.10).



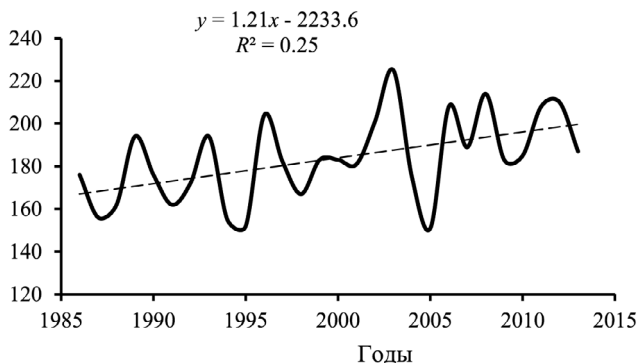
**Рис. 2.8.** Разностно-интегральная кривая средней за вегетационный период прозрачности воды на стандартных станциях в Рыбинском водохранилище.

**Таблица 2.16.** Характеристики электропроводности (мкСм/см) в Рыбинском водохранилище в вегетационный период 2008–2010 гг.

| Показатель        | Плеса                        |                               |                                 |                              |
|-------------------|------------------------------|-------------------------------|---------------------------------|------------------------------|
|                   | Волжский<br>( <i>n</i> = 23) | Моложский<br>( <i>n</i> = 38) | Шекснинский<br>( <i>n</i> = 53) | Главный<br>( <i>n</i> = 108) |
| Пределы колебаний | 150–275                      | 95–309                        | 135–510                         | 145–330                      |
| Среднее           | 200±7                        | 190±9                         | 205±9                           | 195±4                        |



**Рис. 2.9.** Многолетняя динамика электропроводности воды (мкСм/см) в Рыбинском водохранилище в разные сезоны. а – Волжский плес (ст. Коприно), б – Главный плес (ст. Средний Двор).



**Рис. 2.10.** Изменение средней за май–октябрь электропроводности воды в Главном плесе Рыбинского водохранилища в 1986–2013 гг.

В Шекснинском плесе на электропроводность воды оказывают влияние сточные воды г. Череповца. На основании моделирования гидрологической структуры установлен вклад различных генетических типов вод, включая стоки г. Череповца, в формирование водной массы плеса. Расчеты показали, что во все гидрологические сезоны в плесе присутствуют сточные воды, доля которых выше в маловодный год по сравнению с многоводным. В летнюю межень их количество максимально – 4.4% объема второго участка. Река Кошта оказывает наибольшее влияние на состав вод в период половодья: в многоводный год воды занимают 2.5% объема второго и 0.5% объема пятого участков, а в маловодный – 2.0 и 0.3% соответственно. Наличие этих вод хорошо прослежено по биологическим показателям (Литвинов и др., 2010). Река Кошта оказывала наибольшее влияние на состав вод плеса. Электропроводность ее воды в районе выпуска сточных вод повышалась в отдельные сезоны до 510–660 мкСм/см и более.

## 2.2. Приходящая солнечная радиация и подводный световой режим<sup>3</sup>

Наблюдения над поступлением солнечной радиации в Рыбинское водохранилище были организованы Рыбинской гидрометеорологической обсерваторией в начале 1950-х годов в связи с исследованиями теплового баланса (Тачалов, 1965; Зайцева, 1963, 1965). Они проводились с помощью принятых в сети актинометрических станций термоэлектрических приборов Ю.Д. Янишевского (1957) – актинометра и пиранометра, которые позволяют регистрировать энергию прямой, рассеянной и суммарной (суммы прямой и рассеянной) радиации интегрального спектра. В 1987 г. эти наблюдения были прекращены, в последующие годы для характеристики поступающей в водохранилище солнечной радиации использовали данные ближайшей метеорологической станции (мст.) Кострома – около 100 км к востоку от водохранилища, такое удаление от водоема считается допустимым (Кирил-

<sup>3</sup> Авторы раздела И.Л. Пырина и А.В. Законнова

лова, 1970). Все данные приведены к шкале Мирового радиометрического эталона (МРЭ).

В конце 1950-х годов проводили работы по изучению проникновения солнечной радиации в воду, в которых использовали пиранометр Янишевского повышенной чувствительности, помещенный в герметичную камеру (Рутковская, 1962, 1965). В 1970 г. изучали закономерности ее ослабления по глубине в зависимости от прозрачности воды (Ларин, 1973). Последующие исследования подводного светового режима связаны, преимущественно, с изучением первичной продукции фитопланктона водохранилища. Они были направлены на получение данных о проникновении в воду видимой ( $\lambda = 380\text{--}780$  нм) и фотосинтетически активной радиации (ФАР,  $380\text{--}710$  нм). Ее определяли с помощью подводного фотоинтегратора, рассчитанного на измерение излучения с полусферы ( $0\text{--}180^\circ$ ) в диапазоне длин волн  $380\text{--}800$  нм и более узких участков этой области спектра (Белл и др., 1959; Пырина, 1965, 1974, 1993).

Анализ данных по приходящей радиации показал, что за год на поверхность Рыбинского водохранилища поступало  $3000\text{--}4000$  МДж/м<sup>2</sup> солнечной энергии (табл. 2.17). Преобладающая ее часть ( $2900\text{--}3800$  МДж/м<sup>2</sup>) приходилась на теплый период года (апрель–ноябрь), охватывающий основные фазы жизни водоема в безледный период (табл. 2.18). За холодный период (декабрь–март) поступало всего  $310\text{--}560$  МДж/м<sup>2</sup>, из которых более половины приходилось на март.

**Таблица 2.17.** Поступление интегральной по спектру суммарной солнечной радиации в районе Рыбинского водохранилища в разные периоды годового цикла (МДж/м<sup>2</sup> за период).

| Период         | Годы |      |      |      |      |      |
|----------------|------|------|------|------|------|------|
|                | 1988 | 1990 | 1991 | 1993 | 1994 | 1995 |
| Декабрь*– март | 475  | 310  | 404  | 478  | 561  | 481  |
| Апрель–ноябрь  | 2894 | 2560 | 2773 | 2818 | 3021 | 3302 |
| Май–октябрь    | 2427 | 2146 | 2388 | 2320 | 2505 | 2859 |
| Год            | 3369 | 2895 | 3177 | 3296 | 3585 | 3818 |

**Примечание.** \* – декабрь предшествующего года.

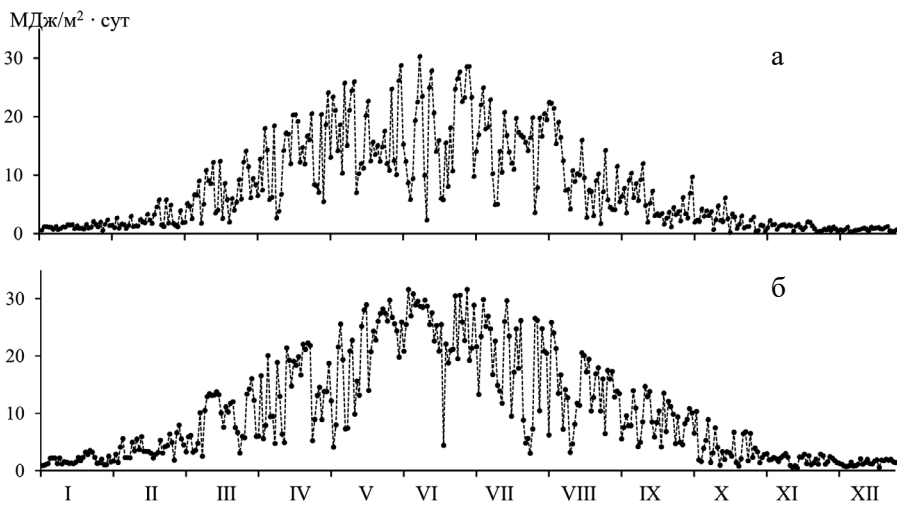
**Таблица 2.18.** Месячные суммы суммарной интегральной солнечной радиации, поступающей в теплый период, МДж/м<sup>2</sup> мес. 2001–2010 гг.

| Год     | Месяц |     |     |     |      |     |     |    |
|---------|-------|-----|-----|-----|------|-----|-----|----|
|         | IV    | V   | VI  | VII | VIII | IX  | X   | XI |
| 2001    | 421   | 524 | 610 | 733 | 546  | 279 | 90  | 49 |
| 2002    | 476   | 666 | 666 | 723 | 464  | 287 | 124 | 53 |
| 2003    | 356   | 630 | 531 | 676 | 417  | 285 | 122 | 33 |
| 2004    | 405   | 553 | 597 | 535 | 503  | 298 | 110 | 56 |
| 2005    | 429   | 612 | 611 | 691 | 534  | 270 | 168 | 48 |
| 2006    | 415   | 570 | 689 | 616 | 438  | 270 | 116 | 41 |
| 2007    | 386   | 600 | 659 | 498 | 517  | 272 | 106 | 56 |
| 2008    | 433   | 610 | 558 | 536 | 336  | 237 | 138 | 49 |
| 2009    | 473   | 619 | 636 | 553 | 437  | 247 | 110 | 28 |
| 2010    | 405   | 536 | 590 | 719 | 465  | 259 | 159 | 42 |
| Среднее | 421   | 524 | 610 | 733 | 546  | 279 | 90  | 49 |

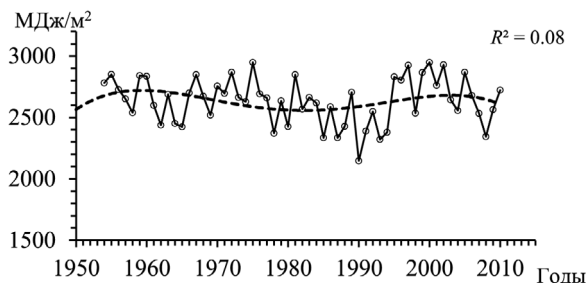


Сезонная динамика месячного поступления суммарной радиации в теплый период характеризовалась постепенным ее повышением до максимальных значений (530–730 МДж/м<sup>2</sup> мес.) в июне–июле с последующим плавным снижением до минимального уровня (30–60 МДж/м<sup>2</sup> мес.) в ноябре (табл. 2.18). Более вариабельна суточная сумма энергии радиации, на которой сильно отражается кратковременное влияние синоптической обстановки, особенно облачности. Однако общий характер сезонных изменений суточных значений сходен с отмеченным по месячной сумме радиации. Такое равномерное возрастание и убывание интенсивности солнечной радиации в течение года обусловлено, как известно, ее строгой зависимостью от высоты Солнца – устойчивого астрономического фактора, определяющего динамику месячной суммы солнечной радиации (рис. 2.11).

Анализ многолетней динамики суммарной радиации, приходящей за период активной вегетации (май–октябрь) 1954–2010 гг., показал, что, несмотря на наличие межгодовых колебаний, ее общий уровень оставался достаточно стабильным (рис. 2.12). При аппроксимации динамики радиации полиномом четвертой степени наблюдалось небольшое статистически значимое ее снижение с конца 1970-х до середины 1990-х гг., особенно выраженное в конце 1980-х – начале 1990-х гг. (минимум в 1990 г.). Аналогичное уменьшение поступления солнечной радиации в эти годы установлено по годовым ее суммам в метеорологической обсерватории МГУ (МО МГУ). Это можно объяснить изменением преобладающей формы циркуляции атмосферы, сопровождающимся увеличением содержания в ней водяного пара и облачности, а также снижением прозрачности вследствие сильных вулканических извержений (Абакумова и др., 2012). Наличие в многолетней динамике суммарной радиации выраженного периода ее снижения в 1970–1990 гг. отмечено на большей части Европейской территории России и Западной Европы (Самукова и др., 2014).



**Рис. 2.11.** Динамика суточной интегральной по спектру солнечной радиации в течение года, МДж/м<sup>2</sup>·сут. а – 1990 г., б – 1995 г.



**Рис. 2.12.** Многолетняя динамика суммарной солнечной радиации интегрального спектра в период активной вегетации (май–октябрь). Пунктир – сглаживание полиномом четвертой степени.

Доля отраженной от поверхности воды суммарной радиации (альбе́до) в приполуденные часы летних месяцев составляла около 4% в ясные дни и 5–6% в облачные, она возрастала до 10–20% в утренние и вечерние часы, когда Солнце опускалось ниже 30° над горизонтом (Рутковская, 1962; Зайцева, 1965). Среднемесячные значения альбе́до Рыбинского водохранилища по наблюдениям в июне–сентябре (Зайцева, 1963, 1965) и рассчитанные для 60° с.ш. в остальные месяцы (Кириллова, 1970) составляли 8–19% (табл. 2.19).

**Таблица 2.19.** Среднемесячные значения альбе́до (А) Рыбинского водохранилища в апреле–ноябре.

| Месяц | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X  | XI |
|-------|----|---|----|-----|------|----|----|----|
| А, %  | 8  | 8 | 8  | 8   | 8    | 10 | 13 | 19 |

**Примечание.** Июнь–октябрь по: (Зайцева, 1965), остальное по: (Кириллова, 1970).

Зимой при типичном снежноледовом покрове (лед 80–90 см, снег 10–20 см) до воды доходит менее 1% суммарной радиации, поступающей на акваторию водохранилища. Это обусловлено интенсивным (80–90%) отражением от снега, доля обратного рассеяния из снега и задержанного им излучения сравнительно невелика. Световой день подо льдом короче, чем на поверхности, из-за полного отражения приходящей радиации в ранние утренние и поздние вечерние часы (табл. 2.20). После стаивания снега в конце ледостава количество проникающей под лед радиации возрастает до 20%, и она достигает глубины 2 м; в это время в воде развиваются водоросли (Пырина, 1984, 1985 а). Такие же особенности ослабления видимой радиации снежноледовым покровом отмечены в Онежском и Ладожском озерах (Чехин, 1987).

Видимое излучение (380–780 нм) в интегральном спектре суммарной радиации по результатам синхронных измерений фотоинтегратором и пиранометром составляло 48–63%, наибольшие из них значения наблюдали в облачные дни. Близкими значениями (48–54%) характеризовалась доля видимого излучения также в потоке прямой радиации, измеренной актинометром со светофильтрами. При этом доля ФАР (380–710 нм) в прямой радиации была несколько меньше – 40...43% (Пырина, 1985 б). Подобные

данные для указанных участков солнечного спектра приведены в работах (Тооминг, Гуляев, 1967; Рутковская, 1972; Абакумова и др., 2012). Все они демонстрируют значительное сходство в приполуденные часы солнечных дней при высоте Солнца над горизонтом  $>30^\circ$ , но достаточно вариабельны в облачные дни, а также в утренние и вечерние часы. Заметим, что в гидро-биологических работах вклад ФАР в интегральную радиацию принимают равным 46% (Talling, 1971). На верхней границе атмосферы он составляет 41.5% (WCRP Publications Series, 1986, цит. по: Абакумова и др., 2012), т. е. фактически не отличается от его значений, полученных на земной поверхности для потока прямой радиации, и свидетельствует о незначительном изменении спектра солнечных лучей при прохождении атмосферы.

Поступившая в водохранилище солнечная радиация достаточно быстро убывает с глубиной вследствие интенсивного поглощения и рассеивания водой и содержащимися в ней растворенными и взвешенными веществами. При обычной для Рыбинского водохранилища прозрачности воды (1–2 м по диску Секки) 1% от проникшей в воду суммарной радиации, которым принято ограничивать фотическую зону водоема, достигает глубины 2–3 м (Рутковская, 1965). Основную роль в ослаблении радиации играют детрит и минеральные взвеси. Влияние фитопланктона, так называемый “эффект самозатенения” (Talling, 1960), сравнительно невелико. Оно проявляется только при “цветении” воды, когда доля водорослей в общем количестве взвешенных частиц становится преобладающей. В мутных водах значительных величин достигает диффузное излучение, возвращающееся из глубинных слоев. В большинстве случаев оно составляет 1–2% от вошедшей в воду радиации (видимый спектр), но иногда при повышенном содержании мелкой минеральной взвеси увеличивается до 10% (Пырина, 1975).

**Таблица 2.20.** Проникновение суммарной солнечной радиации (видимый спектр) под снежноледовый покров 29.03.1979 г. (лед 90 см, снег 12 см, облачность 10/10 баллов), (по: Пырина, 1984).

| Время мск,<br>час | Радиация, Вт/м <sup>2</sup> |            |           |
|-------------------|-----------------------------|------------|-----------|
|                   | приходящая                  | отраженная | подледная |
| 6.30–7.00         | 15                          | 17         | 0.0       |
| 7–8               | 59                          | 65         | 0.04      |
| 8–9               | 98                          | 68         | 0.10      |
| 9–10              | 152                         | 130        | 0.17      |
| 10–11             | 181                         | 92         | 0.27      |
| 11–12             | 187                         | 104        | 0.35      |
| 12–13             | 197                         | 97         | 0.51      |
| 13–14             | 212                         | 104        | 0.51      |
| 14–15             | 140                         | 101        | 0.34      |
| 15–16             | 106                         | 83         | 0.26      |
| 16–17             | 66                          | 60         | 0.15      |
| 17–18             | 39                          | 38         | 0.04      |
| 18.00–18.30       | 10                          | 10         | 0.01      |

Убывание радиации по глубине водохранилища подчиняется общей закономерности ослабления солнечного излучения в природных водах, кото-

рое происходит неравномерно по спектру. В первую очередь поглощаются и рассеиваются крайние коротковолновые и длинноволновые лучи, в результате чего на некоторой глубине спектр проникающей радиации становится близким к видимому. При этом в верхних слоях воды радиация ослабляется сильнее, чем в нижних (Анисимова, 1965; Довгий, 1977; Ерлов, 1980; Talling, 1971; Kirk, 1983). Воды Рыбинского водохранилища с повышенным содержанием гуминовых соединений наиболее интенсивно поглощают синие лучи (380–480 нм), затем темно-красные (680–800 нм) и красные (600–680 нм), максимальной глубины достигают желто-зеленые (480–600 нм). Особенно отчетливо это явление выражено при цветности воды  $>60$  град., когда синее излучение даже при высокой прозрачности фактически полностью исчезало на глубине 1.5 м (рис. 2.13 в). В мутных водах с мелкой минеральной взвесью и низкой прозрачностью наблюдали наиболее интенсивное ослабление проникающей радиации, но происходило оно достаточно равномерно по всему спектру (рис. 2.13 б). О том же свидетельствуют данные спектрофотометрического анализа образцов воды исследованных станций, показавшие при цветности 70 град. наименьший процент пропускания коротковолнового излучения в области  $\lambda$  400–500 нм (рис. 2.14).

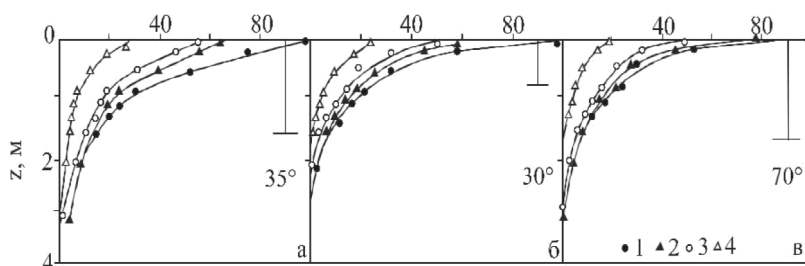


Рис. 2.13. Спектральное ослабление солнечной радиации (%) в воде Рыбинского водохранилища 28–31 октября 1967 г.

Z – глубина; на графиках: вертикальные линии – прозрачность по диску Секки; цифры – цветность в градусах PtCo шкалы; 1 –  $\lambda=380\text{--}800$ , 2 –  $\lambda=480\text{--}800$ , 3 –  $\lambda=600\text{--}800$ , 4 –  $\lambda=680\text{--}800$  нм; здесь и на рис. 2.14 станции: а – Мышкин, б – Сить, в – Себла, по: (Пырина, 1975).

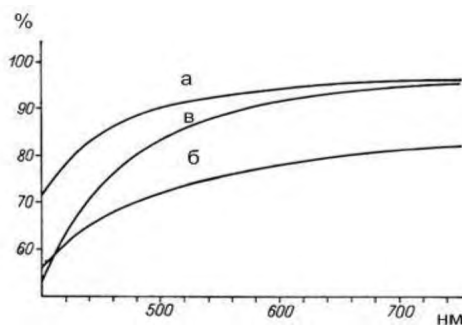


Рис. 2.14. Спектры пропускания солнечной радиации (%) для образцов воды из Рыбинского водохранилища.

**Таблица 2.21.** Изменение по глубине доли (%) излучения с разной длиной волн в общем спектре проникающей радиации в Рыбинском водохранилище.

| Станция | Глубина, м | Интервал длины волн ( $\lambda$ ), нм |         |         |         |         | Проникающая радиация, нм |
|---------|------------|---------------------------------------|---------|---------|---------|---------|--------------------------|
|         |            | 680–800                               | 600–680 | 480–600 | 380–480 | 380–800 |                          |
| Мышкин  | 0.05       | 27                                    | 29      | 9       | 35      | 100     | 380–800                  |
|         | 0.20       | 19                                    | 28      | 8       | 23      | 78      | 380–800                  |
|         | 0.50       | 1.2                                   | 19      | 8       | 14      | 53      | 380–800                  |
|         | 0.85       | 7                                     | 13      | 4       | 6       | 30      | 380–800                  |
|         | 1.08       | 5                                     | 11      | 3       | 4       | 23      | 380–800                  |
|         | 1.34       | 4                                     | 8       | 3       | 3       | 18      | 380–800                  |
|         | 1.61       | 3                                     | 6       | 2       | 1       | 12      | 380–800                  |
|         | 2.16       | 2                                     | 4       | 2       | –       | 8       | 480–800                  |
|         | 3.17       | –                                     | 1       | 1       | –       | 2       | 480–680                  |
|         | 4.17       | –                                     | –       | 1       | –       | 1       | 480–600                  |
| Сить    | 0.05       | 25                                    | 23      | 11      | 41      | 100     | 380–800                  |
|         | 0.20       | 17                                    | 17      | 10      | 15      | 59      | 380–800                  |
|         | 0.50       | 10                                    | 12      | 5       | 6       | 33      | 380–800                  |
|         | 0.85       | 4                                     | 10      | 4       | 4       | 22      | 380–800                  |
|         | 1.08       | 3                                     | 7       | 3       | 3       | 16      | 380–800                  |
|         | 1.34       | 2                                     | 4       | 3       | 1       | 10      | 380–800                  |
|         | 1.61       | 1                                     | 3       | 3       | –       | 7       | 480–800                  |
|         | 2.16       | –                                     | 1       | 2       | –       | 3       | 480–680                  |
|         | 3.17       | –                                     | –       | 1       | –       | 1       | 480–600                  |
| Сёбла   | 0.05       | 19                                    | 29      | 30      | 22      | 100     | 380–800                  |
|         | 0.20       | 14                                    | 19      | 13      | 7       | 53      | 380–800                  |
|         | 0.50       | 9                                     | 14      | 7       | 3       | 33      | 380–800                  |
|         | 0.85       | 6                                     | 10      | 3       | 3       | 22      | 380–800                  |
|         | 1.08       | 4                                     | 8       | 3       | 2       | 17      | 380–800                  |
|         | 1.34       | 2                                     | 7       | 2       | 1       | 12      | 380–800                  |
|         | 1.61       | 1                                     | 5       | 1       | –       | 7       | 480–800                  |
|         | 2.16       | –                                     | 1       | 1       | –       | 2       | 480–680                  |
|         | 3.17       | –                                     | –       | 1       | –       | 1       | 480–600                  |

**Примечание.** Прочерк – данный интервал длины волн отсутствует в общем спектре.

По мере затухания крайних синих и темно-красных лучей в спектре проникающей радиации начинало преобладать красное излучение с длиной волны 600–680 нм (табл. 2.21). Однако оно быстро убывало, и в нижних горизонтах оставалось только излучение центральной области спектра (480–600 нм), отличавшееся, как и во всех природных водах (Ерлов, 1980; Kirk, 1983), минимальным ослаблением и проникавшее наиболее глубоко.

Подобная картина ослабления проникающей радиации зарегистрирована и в других водоемах, отличающихся высокой цветностью воды. Например, в соседнем Шекснинском водохранилище по измерениям пиранометром со светофильтрами и ирландском озере Лох Ней по данным спектрорадиометра (Покатилова, 1984, Jewson, 1993). Заметим, что спектральные особенности вод Рыбинского водохранилища, как и других водоемов, обусловлены не самой водой, а растворенными в ней окрашенными веществами, определяющими повышенную цветность. В дистиллированной воде, морских водоемах и некоторых пресноводных (Байкал) сильнее ослабляется крас-

ное излучение, а наиболее проникающим является зеленое и синее (Ерлов, 1980; Покатилова, 1984; Kirk, 1983). Аналогичные данные получены при испытании нашего прибора в Черном море вблизи Карадага (неопубл. данные И.Л. Пыриной).

В связи со сложностью световых измерений непосредственно в водоеме в последние годы перешли к расчетному определению подводной радиации на основании стандартных актинометрических данных и прозрачности воды. В расчетах использовали разработанную Ф.Э. Арэ и Д.Н. Толстяковым (1969) модификацию классической формулы Бугера, учитывающую неравномерность спектрального ослабления солнечной радиации в природных водах.

Напомним, что закон Бугера (формула 1) справедлив лишь при описании хода монохроматического излучения в оптически однородных средах и не может хорошо описывать ослабление спектрально сложного потока солнечных лучей в водоемах.

$$I_z = I_0 e^{-\alpha z} \quad (1),$$

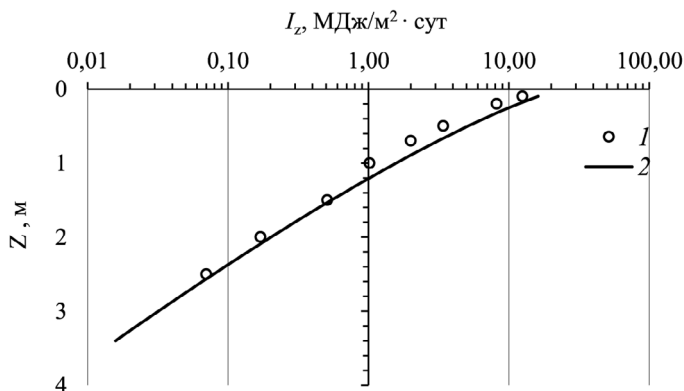
где  $I_z$  – интенсивность радиации на глубине  $Z$ ,  $I_0$  – радиация, достигающая поверхности водоема,  $\alpha$  – показатель ее вертикального ослабления.

В связи с неодинаковым ослаблением радиации по глубине водоема ее значения, рассчитанные по классической формуле Бугера, отклоняются от измеренных. В верхних слоях воды они оказываются завышены, а в глубоких – занижены. Для компенсации этого отклонения было предложено вводить в показатель уравнения (1) величину  $Z$  в степени  $n < 1$ , в частности  $n = 0.5$  (Розенберг, 1967).

$$I_z = I_0 e^{-\alpha z^{0.5}} \quad (2)$$

Здесь величина  $\alpha$  определена по экспериментально установленной ее зависимости от прозрачности воды по диску Секки  $Z_c$ , м:

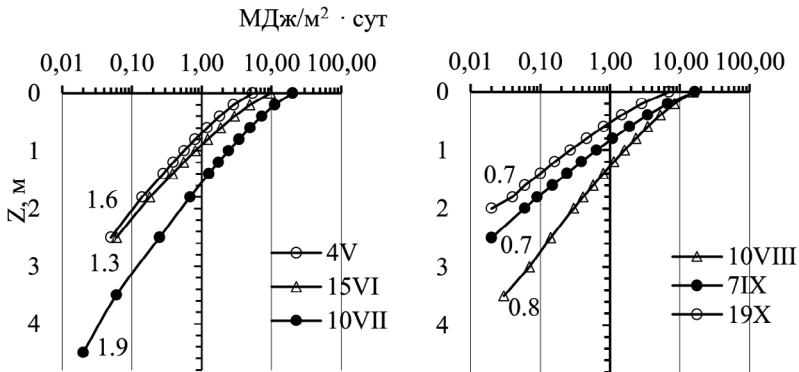
$$\alpha = 2.39/Z_c^{0.5} + 2.38$$



**Рис. 2.15.** Проникновение солнечной радиации в воду Рыбинского водохранилища (ст. Коприно). 1 – измерения 3 августа 1959 г. при  $I_0 = 26.5$  МДж/м<sup>2</sup> · сут,  $Z_c = 1.0$  м. (по: Рутковская, 1965); 2 – расчеты по формуле (3) на основании тех же исходных данных.

Возможность оценки интенсивности проникающей в воду солнечной радиации по уравнению (2) подтверждена прямыми измерениями, в том числе на Рыбинском водохранилище (Арз, Толстяков, 1967; Ларин, 1973). Позднее выяснили, что параметр  $n$  зависит от цветности воды, и световым условиям Рыбинского водохранилища с цветностью воды около 50 град. удовлетворяет  $n = 0.8$  (формула 3) (Пырина, 1989; Пырина, Минеева, 1999).

$$I_z = I_0 e^{-\alpha z^{0.8}} \quad (3)$$



**Рис. 2.16.** Проникновение солнечной радиации в воду Рыбинского водохранилища (ст. Наволок) в разные сроки вегетационного периода 2010 г. Цифры на рисунке – прозрачность по диску Секки, м; цветность воды 40–60 град. РтСо шкалы.

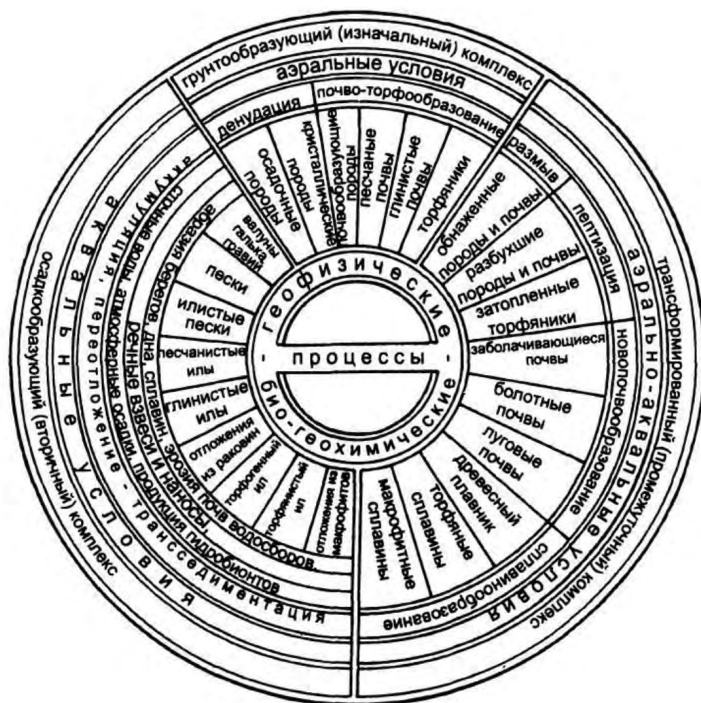
Использование значения параметра  $n = 0.8$  в уравнении (3) показало сопоставимое с независимо установленным по данным измерений распределением радиации в толще воды (рис. 2.15). Расчеты по уравнению (3) позволили получить большой массив данных о подводном световом режиме, необходимый для анализа происходящих в водохранилище физических и биологических процессов. Результаты, полученные в вегетационный сезон солнечного 2010 г., приведены на рис. 2.16. Они дают четкое представление о количестве поступившей в водоем солнечной энергии и ее распределении по глубине в конкретные дни вегетационного периода при различном сочетании интенсивности приходящей радиации и прозрачности воды. Подобные данные становятся все более востребованными в гидро-экологических исследованиях, особенно проводимых в области изучения термики и продукционной экологии, неперменной составляющей частью которых является солнечная радиация.

### 2.3. Характеристика донных отложений<sup>4</sup>

**Происхождение, формирование и классификация грунтового комплекса равнинных водохранилищ.** Идея классифицировать подводные грунты водохранилищ по их происхождению принадлежит В.П. Курдину

<sup>4</sup> Автор раздела В.В. Законнов

Изначальный грунтообразующий комплекс затопляемого ложа был представлен кристаллическими и осадочными породами, перекрытыми чехлом аллювиальных осадков, и разнообразными почвами и торфяниками. Все это, созданное природой на поверхности Земли, уходит под воду и служит исходным материалом для формирования грунтового комплекса. За короткое время (от нескольких месяцев до нескольких лет) резко меняются условия – от аэрального до аэральноаквальных (период наполнения до нормального подпорного уровня – или в результате регулирования уровня воды) и аквальных.



60



Оказавшись в аквальной среде, почвы разбухают под действием процессов пептизации, а под воздействием гидродинамических сил размываются, переотлагаются и аккумулируются. Там, где обнаружены месторождения торфа (Иваньковское и Рыбинское водохранилища), происходит их всплытие в результате метанообразования. По мере развития высшей водной растительности происходит накопление отложений из отмерших макрофитов. Их избыток приводит к созданию макрофитных сплавин, которые, срастаясь с дном, образуют массивы суши, отчуждая часть площади водной акватории.

Остатки наземной растительности в виде отдельных стволов, ветвей и пней образуют древесный плавник, который постепенно изымается населением на хозяйственные нужды, сжигается на месте или заносится песком и илом в открытых и закрытых от волнения заливах. Затонувшие коряги и отдельные куски деревьев являются субстратом для поселения на них обрастателей – перифитона и колоний моллюсков – дрейссены, которые играют активную роль в осаждении растворенных и взвешенных веществ. Подъем уровня грунтовых вод и переменный подпор создают условия для формирования гидроморфных почв – заболачивающихся и болотно-луговых.

Все вышеперечисленные временные типы грунтов представляют собой трансформированный (промежуточный) комплекс, способствующий переходу грунтообразующего (изначального) первичного материала в осадкообразующий (вторичный), называемый донными осадками, отложениями, наносами (sediments).

**Донные отложения** – это многокомпонентные природные объекты, отражающие в своей структуре и свойствах все разнообразие внутриводоемных, бассейновых и планетарных гидрофизических и биогеохимических процессов, непосредственно влияющих на функционирование пресноводных экосистем через взаимодействие между водой, седиментами и биотой.

В сугубо аквальных условиях формируются разнообразные донные осадки, отличающиеся особенностями гидродинамического воздействия на дно, морфометрией и свойствами материала, поступающего из ближайших и трансграничных источников. В первую очередь происходит упорядочение гранулометрического состава в зависимости от скорости стоковых и ветровых течений и воздействия волнового размыва на дно, от крупнозернистых (валуны, галька, гравий, песок) к тонкодисперсным (алевритопелитовые фракции) илам песчанистым, глинистым и торфянистым различного цвета. Основные процессы, им сопутствующие – размыв, седиментация, трансседиментация (переотложение) и первые стадии диагенеза (окислительно-восстановительные реакции).

С учетом преемственности подходов (Курдин, 1959, 1960; Буторин и др., 1975), разделяя точку зрения Б.И. Новикова (Новиков, 1985) и опираясь на собственный опыт изучения осадков во внутренних водоемах, грунты водохранилищ классифицированы на три группы, две подгруппы и несколько типов в зависимости от процентного соотношения фракций песка ( $>0.1$  мм), алеврита ( $0.1-0.01$  мм), пелита ( $< 0.01$  мм) и содержания органического вещества (ОВ, %) (Законнов, 2007). Основным критерием выделения подгрупп и типов грунта служил 30%-ный барьер в характеристике той или иной фракции гранулометрического состава и содержания ОВ (табл. 2.22).

Таблица 2.22. Классификация грунтов и донных осадков водохранилищ Волги.

| Грунты                     |              |   | Характеристики   |          |       |
|----------------------------|--------------|---|------------------|----------|-------|
| Группа                     | Подгруппа    | Тип                                     | Сумма фракций, % |          | ОВ, % |
|                            |              |   | >0.1 мм          | <0.01 мм |       |
| Реликтовые<br>(остаточные) | Минеральные  | Скалы                                   | –                | –        | <1    |
|                            |              | Валуны                                  | –                | –        | <1    |
|                            |              | Галька                                  | –                | –        | <1    |
|                            |              | Гравий                                  | –                | –        | <1    |
|                            |              | Пески                                   | >90              | <10      | <1    |
|                            |              | Глины                                   | <10              | >90      | <1    |
|                            | Органические | Торф                                    | –                | –        | >70   |
| Трансформированные         | Минеральные  | Обнаженные<br>(размытые) почвы и породы | >30              | <30      | <3    |
|                            |              | Разбухшие почвы и породы                | <30              | >30      | >10   |
|                            |              | Заболачивающиеся почвы                  | <30              | >30      | <30   |
|                            | Органические | Болотные почвы                          | <30              | >30      | >30   |
| Вторичные                  | Минеральные  | Пески                                   | 100              | –        | <1    |
|                            |              | Илистые пески                           | >70              | <30      | 1–5   |
|                            |              | Песчанистые илы                         | <70              | >30      | 5–10  |
|                            |              | Глинистые илы                           | <30              | >70      | 10–30 |
|                            |              | Отложения из раковин                    | –                | –        | <1    |
|                            | Органические | Торфогенный ил                          | <30              | >30      | 30–40 |
|                            |              | Торфянистый ил                          | –                | >30      | 40–70 |
|                            |              | Отложения из макрофитов                 | –                | –        | >30   |

*Реликтовые (остаточные), “первичные”,* сохранившие после затопления свои свойства и качество, типы грунта – скальные, валунные, галечно-гравийные, песчаные, глины и торф. Их место по праву принадлежит сформировавшимся в результате геоморфологических (разрушение берегов и ложа) и гидродинамических (стоковые и ветровые течения, волновое воздействие на дно) процессов, скоплениям валунно-галечно-гравийного материала – перлювия и пескам различной крупности – остаткам прежних оледенений и древних аллювиальных отложений Праволги. Они обнаруживаются и в более глубоких местах, представляя собой месторождения строительного материала. К ним относятся также реликтовые глины, верхние слои которых испытали воздействие гидравлических сил, поэтому оказались обнаженными. Главное отличие крупнозернистых наносов от таких же отложений в водохранилище – отсутствие сортировки (коэффициент сортировки  $S_{\theta} > 3.5$ ) или наличие в гранулометрическом распределении двух пиков. В пределах Куйбышевского, Саратовского (Жигулевские горы) и некоторых других водохранилищ встречается скальный тип. Открытым остается вопрос принадлежности торфа к этой группе, поскольку физикохимические свойства его поверхностного слоя от длительного контакта с водой в условиях водохранилищ изменились, но в самой толще (мощность до 10 м) он законсервировал и сохранил основные качества.

*Трансформированные грунты.* К ним относятся обнаженные, разбухшие, заболачивающиеся и болотные почвы. Они представляют собой преобразованный комплекс почв, в значительной степени утративших свойства, присутствующие им до создания водохранилища. Исключение составляют погребен-

ные почвы с хорошо сохранившейся дерновиной, которая служит маркером для определения толщины вторичных донных отложений.

*Обнаженные почвы* образовались в результате эрозии верхнего гумусового слоя, когда продукты его размыва были удалены с поверхности открывшегося элювиального горизонта. В условиях большей гидродинамической активности обнаженным слоем может быть и иллювиальный горизонт. Гранулометрия обнаженных почв определяется механическим составом материнской породы. Расположены эти грунты в местах, доступных для волнения, и имеют очаговый характер.

*Разбухшие почвы* образуются в результате пептизации, которой подвергается в основном перегнойный горизонт, богатый гумусовыми веществами (болотные, лесные и черноземные почвы). Сильно разбухают почвы тяжелого механического состава. При этом плотность их уменьшается, они становятся легкодоступными для бентосных организмов, живущих в толще грунта. Разбухшие почвы встречаются как на временно затопленных и хорошо защищенных от волнения участках, так и на постоянно закрытых водой с большими глубинами, где гидродинамическая активность мала для размыва, но достаточна для удаления с поверхности отлагающихся взвесей сезонного происхождения.

*Заболачивающиеся почвы* встречаются на хорошо защищенных от волнения участках мелководий. Мелководья в силу своеобразного уровня режима водохранилищ подвергаются периодическим затоплениям, продолжительность которых различна. Она зависит от водности года и абсолютной высоты местности. В результате временного подтопления происходит заболачивание, сходное с тем, которое наблюдается в пониженных участках поймы. На мелководных участках, где почвы были заболочены еще до создания водохранилищ, этот процесс усиливается. Отделение некоторых участков от акватории водохранилищ и увеличение биомассы растительности макрофитных сплавин, сросшихся с берегом и дном, создают условия для гидроморфного почвообразования, которое представлено одним подтипом – иллювиальными болотно-луговыми почвами. Для них характерно выраженное оглеение по всему профилю. Верхний горизонт (до 20 см) сложен рыхлой дерновиной, ниже располагается гумусовый слой (20–30 см) буровато-серого цвета с комковатой структурой и ржаво-бурыми пятнами на белых и желтых песках и супесях. Наиболее быстро с оторфовыванием перегнойного слоя заболачиваются тяжелосуглинистые и глинистые почвы, при этом происходит накопление закисного железа с образованием глеевого горизонта.

*Для болотных почв* характерны ассоциации болотно-луговой растительности – осока, двукосточник, ива. Увеличение площади отложений из отмерших макрофитов – резерв образования болотных ландшафтов.

**Вторичные грунты** – собственно донные осадки: гетеродисперсные минерально-органические наносы, отложения, седименты, образовавшиеся в водохранилищах за время их существования в результате поступления осадкообразующего материала из различных источников. Дно мелководий отличается большим набором типов вторичных грунтов различного гранулометрического состава. К ним относятся пески, илистые пески, песчанистые, глинистые и торфянистые илы и отложения из деформированных

раковин отмерших моллюсков вперемешку с песком и илом, то есть такие отложения, образованию которых в водохранилище предшествует предварительная сортировка по крупности слагающих их частиц. Исключение составляют отложения из макрофитов, которые в отличие от перечисленных типов образуются в результате разложения растительной массы без сортировки частиц. Эти отложения встречаются в изолированных от волнения заросших заливах и заостровных пространствах. При большой изрезанности береговой линии и малых глубинах отложения из макрофитов могут занимать значительную площадь.

*Пески* залегают на участках водоема с высокой гидродинамической активностью. По месту образования их можно подразделить на русловые, прибрежные и пески открытых пространств, с коэффициентом сортировки  $S_{\theta} \leq 2$ .

*Русловые пески* сохранились в верховьях плесов или их сужениях, затопленных руслах рек или в водохранилищах с высоким водообменом (Чебоксарское и Саратовское). Здесь в половодье и во время попусков через плотины ГЭС стоковые течения смыывают мелкозернистые наносы, отлагающиеся в период ослабления проточности. При скорости течения  $< 0.4$  м/с происходит погребение аллювиальных русловых песков более мелкими, поступающими с речным стоком (Новиков, 1985).

*Пески прибрежья* сформировались при размыве берега волнением. При волновой абразии происходит сортировка частиц по величине: мелкие удаляются за пределы береговой отмели, а крупные формируют отмель.

*Пески открытых пространств* литорали образовались на глубинах 0–2–4 м, где дно подвержено действию стоковых течений и ветрового волнения. При этом мелкий песок вымывается и уносится, а на поверхности ложа отлагаются частицы с большой гидравлической крупностью.

*Илистый песок* образуется на границе распространения песков в сублиторали (глубина 4–10 м) и на других обособленных участках, где наблюдается пульсация стоковых и ветровых течений. Кратковременное усиление динамических процессов не может полностью удалить илистые частицы.

*Песчанистые и глинистые (серые) илы* профундали (глубина  $> 10$  м) по происхождению делятся на аллювиальные и местные. Первые образуются из поступающих в водохранилище аллювиальных наносов. Местом накопления илов служат зоны выклинивания подпора в верховьях речных плесов водохранилищ или участки плесов, где наблюдается слабая пульсация скорости течения. При длительном ослаблении проточности аллювиальный ил отлагается слоем, который не размывается полностью при увеличении скорости течения, что приводит к его уплотнению. Местные илы (бурые и белые) формируются в основном из тонкодисперсных продуктов размыва берегов, сложенных глинистой брекчией, мергелем и известковисто-доломитовыми породами.

*Торфянистый ил* образуется из продуктов размыва торфяных залежей и сплавин. Торфянистые частицы обладают малой гидравлической крупностью при относительно больших размерах, поэтому они легко подвергаются трансседиментации. Местом их постоянной дислокации являются участки со слабой гидродинамической активностью (заросшие заливы, заостров-

ные пространства). Временные скопления торфянистых частиц могут быть и при значительной гидродинамической активности, особенно в районах торфяных сплавин, поскольку здесь образование торфяной крошки преобладает над ее трансседиментацией за пределы участка.

*Торфогенный ил (переходный)*, по классификации (Курдин, 1959, 1960), представляет связующее звено между глинистым и торфянистым илом, частицы которых одновременно участвуют в его образовании. Он накапливается на максимальных глубинах в затопленных руслах крупных рек и понижениях рельефа дна.

В формировании илов принимают участие мелкодисперсные частички органоминерального происхождения, обладающие хорошими сорбционными свойствами, благодаря высокому содержанию ОВ (>5%) и преобладанию в них иллита (44%), монтмориллонита (36%) и хлорита (20%) от суммы глинистых минералов (87%), отмеченных в бассейне волжско-камских водохранилищ (Гордеев, 1983). В местах сброса сточных вод образуются техногенные илы, но свою нишу в классификации они не заняли, так как это типичные глинистопесчанистые грунты, отличающиеся повышенным содержанием загрязняющих веществ, во много раз превышающим ПДК.

Естественным процессом в трансформации взвешенных веществ, поступающих из различных источников, является их интегральное перемешивание и аккумуляция на дне водоемов и водотоков в виде донных осадков. В зависимости от проявления гидродинамической активности они безвозвратно захораниваются или многократно участвуют во внутриводоемных процессах переотложения и взаимодействия с водой и гидробионтами. При этом они или теряют первоначальные свойства в результате растворения, сорбции, десорбции, микробиальной деструкции, или приобретают новые. Процесс седиментации – осаждение взвешенных минеральноорганических частиц (80–90%), химическое выпадение солей в осадок, а также самоочищение воды с учетом биотических факторов (10–20%) – представляет собой не только проявление физического закона гравитации, но и сложный энергомассообмен в системе вода–донные отложения – биота, который достаточно хорошо описан в научной литературе (Остроумов, 2005).

**Пространственно-временная трансформация донных отложений.** За время существования Рыбинского водохранилища проведено пять грунтовых съемок (табл. 1.4), во время которых в полевых условиях определяли тип, толщину и распределение осадков, а в камеральных – их гидрофизические свойства, гранулометрический состав, концентрацию органического вещества, пигментные характеристики, содержание биогенных элементов, тяжелых металлов, нефтепродуктов и стойких органических загрязняющих веществ. Все исследования выполняли по единым методикам (Буторин и др., 1975). Это позволило при стандартной ошибке расчета величины осадконакопления в 10% исключить случайные ошибки и получить объективную информацию о донных отложениях.

В результате образования водохранилища была затоплена обширная Молого-Шекснинская низина, где находились более 25 тыс. хозяйств с населением около 100 тыс. человек (Лифанов, 1946). Среди поглощенных водой земель пашни занимали 14.4%, огороды и усадьбы – 1.5%, сенокосы – 17.3%,

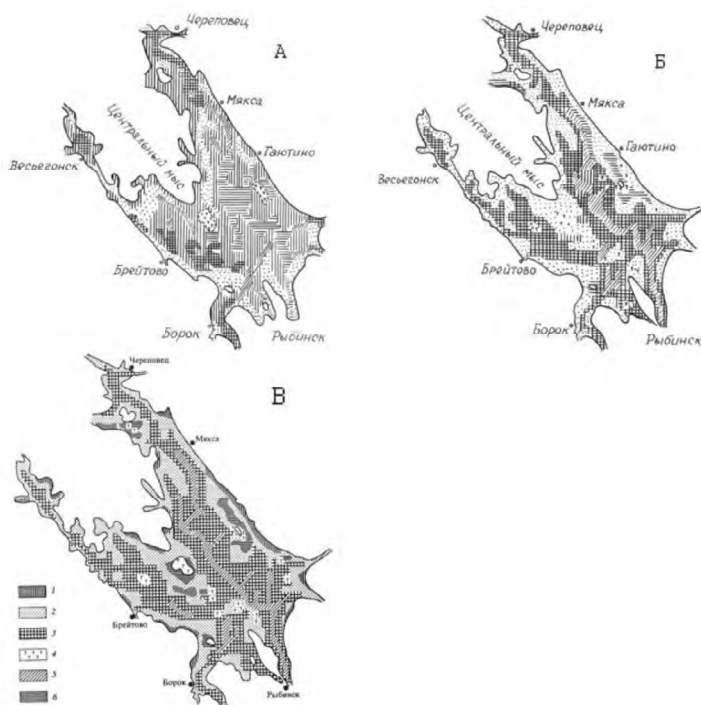
выгоны – 7.1%, леса и кустарники – 56.2% (в их числе около 18% торфяных болот) и прочие угодья – 3.5 %.

Морфометрические и гидрологические различия Волжского, Моложского, Шекснинского и Главного плесов обусловили особенности распределения грунтового комплекса. Интенсивное волнение, стоковые и ветровые течения в сочетании с колебаниями уровня воды, достигающими более 3-х м, явились главными дестабилизирующими факторами процессов распределения и накопления донных осадков во времени и пространстве.

Во время первого картирования в 1955 г. значительная площадь дна была представлена трансформированными грунтами (рис. 2.18 а, табл. 2.23). Площадь под песками была небольшой. Илистые отложения встречались на глубине >6 м. Торфянистые илы были распространены повсеместно, особенно в районах затопленных болот, изначальная площадь которых составляла почти 850 км<sup>2</sup>, и всплывших торфяников (сплавин). Сплавины интенсивно разрушались ветровыми волнами, создавали препятствия для судоходства, а, главное, забивали турбины Рыбинской ГЭС. Впоследствии торфяная крошка сыграла положительную роль в сорбции и аккумуляции на дне сернокислых отходов Череповецкого промышленного комплекса во время аварии 1987 г.

Съемка 1965 г. выявила ряд существенных изменений в распределении грунтов (Курдин, Зиминова, 1968). Отмечено продвижение песчаных наносов в глубь водоема. Вторичные пески, имевшие нижнюю границу в Главном и речных плесах на глубинах 5–6 и 3–4 м, соответственно, продвинулись до глубины 7–8 м, а на некоторых участках – до 8–10 м, перекрыв слоем в несколько сантиметров трансформированные грунты (размытые и разбухшие почвы). Одновременно с увеличением площади песков расширились участки торфянистого и глинистого илов. Причины указанных смен формаций связывали с усилением гидродинамической активности водных масс и изменением роли отдельных источников осадкообразующего материала.

Грунтовая съемка 1978 г. наглядно продемонстрировала замедление темпов перестройки донного яруса экосистемы (рис. 2.18 б) (Законнов, 1981). Выявленное ранее увеличение площади песчаных наносов имело место и на данном этапе. Их граница четко обозначилась изобатой 6 м, а на некоторых участках песок проник до глубины 10 м. Между изобатами 6–10 м сосредоточились отложения различного механического состава, сформировавшие переходную зону. Результаты съемки 1992–1994 гг. закрепили тенденцию сокращения ареала илистых отложений и увеличение площади песчаных наносов (рис. 2.18 в). Запасы торфогенного ила сконцентрировались на глубинах >14 м и стали типичны для бывшего русла р. Шексны и ее стариц от п. Мякса до плотины Рыбинской ГЭС. Он распространен также в местах слияния рек Волги и Мологи и на отдельных участках Молого-Шекснинской котловины. Несмотря на то, что площадь, занятая торфом, еще довольно велика, ареалы торфянистых и торфогенных илов стали уменьшаться. За полосой волнового прибоя образовался песчаный вал, за которым начался процесс гидроморфного почвообразования со специфичной болотнолуговой растительностью. Наблюдения в последующие 2000–2009 гг. подтвердили эту направленность процессов (Законнов, Ляшенко, 2004).



**Рис. 2.18.** Схема распределения донных отложений Рыбинского водохранилища.

А – 1955 г., Б – 1978 г., В – 1992 г. 1 – трансформированные грунты, 2 – песок, илестый песок, 3 – песчанистый серый и глинистый илы, 4 – торф, 5 – торфогенный ил, 6 – торфянистый ил.

**Таблица 2.23.** Изменение площади грунтов различного типа в Рыбинском водохранилище (%) за время его существования и прогноз до 2020 г.

| Тип грунта, донных отложений      | 1    | 2  | 3  | 4  | 5  | 6  | 7  |
|-----------------------------------|------|----|----|----|----|----|----|
| Трансформированные грунты (почвы) | (99) | 55 | 15 | 15 | 17 | 14 | 15 |
| Песчаные наносы                   | 0.8  | 20 | 37 | 42 | 56 | 55 | 55 |
| Илистые отложения                 | 0.2  | 23 | 46 | 40 | 24 | 28 | 27 |
| Торф и отложения из макрофитов    | –    | 2  | 2  | 3  | 3  | 3  | 3  |

**Примечание.** Годы: 1 – 1941, 2 – 1955, 3 – 1965, 4 – 1978, 5 – 1992–1994, 6 – 2010, 7 – 2020 (прогноз).

На протяжении 70 лет эксплуатации Рыбинского водохранилища в нем произошла существенная трансформация грунтового комплекса. Изменения площадей основных типов грунтов и их распределение во временном аспекте имеют следующую последовательность (Законнов, 2007):

1. Сокращение площади, занятой почвами, их переход в категорию трансформированных грунтов и новообразованных гидроморфных почв – заболачивающихся и болотнолуговых;
2. Увеличение площади крупнозернистых наносов (песков);
3. Увеличение площади тонкодисперсных отложений (илов) с последующим ее сокращением и стабилизацией.

**Таблица 2.24.** Пространственно-временная трансформация грунтов Рыбинского водохранилища (площадь, %).

| Тип грунта               | Годы |      |      |      |           |
|--------------------------|------|------|------|------|-----------|
|                          | 1955 | 1965 | 1978 | 1992 | 2010–2020 |
| Почвы заболачивающиеся   | 7.3  | 5.6  | 3.9  | 2.7  | 2.5       |
| Почвы болотные           | –    | –    | 0.9  | 1.6  | 2.1       |
| Почвы обнаженные         | 47.3 | 9.4  | 10.2 | 12.5 | 9.3       |
| Песок с галькой          | –    | –    | 0.5  | 1.8  | 2.0       |
| Песок                    | 13.4 | 24.5 | 31.0 | 33.2 | 34.2      |
| Песок с торфяной крошкой | –    | 2.0  | 5.0  | 6.1  | 5.5       |
| Илистый песок            | 6.3  | 10.5 | 6.0  | 14.5 | 13.4      |
| Песчанистый ил           | 5.7  | 29.5 | 7.5  | 4.3  | 7.0       |
| Глинистый ил (серый)     | 2.7  | 5.5  | 22.1 | 12.6 | 13.8      |
| Торфогенный ил           | 2.0  | 2.9  | 2.0  | 1.5  | 1.4       |
| Торфянистый ил           | 12.8 | 8.0  | 8.0  | 5.9  | 5.8       |
| Затопленный торф         | 1.8  | 1.3  | 1.8  | 2.2  | 2.0       |
| Торфяные сплавины        | 0.7  | 0.7  | 1.0  | 1.0  | 0.7       |
| Отложения из макрофитов  | –    | 0.1  | 0.1  | 0.1  | 0.2       |
| Макрофитные сплавины     | –    | –    | –    | –    | 0.1       |

В перспективе до 2020 г. распределение основных типов грунтов будет близко к результатам грунтовой съемки 2010 г. Таким образом, прогнозы на 2010 и 2020 гг. практически не различаются. Однако по отдельным типам ДО могут быть различия, которые зависят от характера и направленности гидродинамических процессов, связанных с низким уровнем водохранилища в 2013–2015 гг. (табл. 2.24). Наличие в кернах грунта маркирующего слоя в виде дерновины, размытой почвы и руслового песка позволило определить толщину донных осадков и рассчитать скорость седиментации (табл. 2.25 и 2.26).

**Таблица 2.25.** Интенсивность седиментации в различных плесах Рыбинского водохранилища к 1992–1994 гг.

| Плеса      | Средняя толщина, см | Вес, млн.т | Скорость седиментации, год <sup>-1</sup> |        |                   |
|------------|---------------------|------------|--|--------|-------------------|
|            |                     |            | мм                                       | тыс. т | кг/м <sup>2</sup> |
| Волжский   | 16.0                | 38.8       | 3.1                                      | 761    | 2.0               |
| Моложский  | 7.9                 | 17.9       | 1.5                                      | 351    | 2.0               |
| Шекнинский | 11.9                | 50.0       | 2.3                                      | 975    | 1.7               |
| Главный    | 15.9                | 220.0      | 3.1                                      | 4314   | 1.8               |

**Таблица 2.26.** Многолетняя динамика интенсивности осадконакопления в Рыбинском водохранилище.

| Параметры                        |                     | 1    | 2    | 3    | 4    | 5    | 6    |
|----------------------------------|---------------------|------|------|------|------|------|------|
| Средняя толщина слоя осадков, см |                     | 12.9 | 13.5 | 14.0 | 14.8 | 15.3 | 16.0 |
| Скорость седиментации, мм/год    | по периодам*        | 9.2  | 0.6  | 0.4  | 0.6  | 0.3  | 0.7  |
|                                  | средняя многолетняя | 9.2  | 5.6  | 3.8  | 2.9  | 2.2  | 2.0  |

**Примечание.** Годы грунтовых съемок: 1 – 1955, 2 – 1965, 3 – 1978, 4 – 1992, 5 – 2010, 6 – 2020 (прогноз); \* – периоды между годами гидрологических съемок.



Мониторинг донных отложений показал нестабильность процесса осадконакопления, как во времени, так и в пространстве. Тем не менее, полученные результаты достоверно подтверждают стадийность накопления осадков – от лавинной седиментации до относительной стабилизации, затем вновь к активизации осадкообразующего процесса в отдельные периоды. Средняя многолетняя скорость седиментации уменьшилась с 9.2 в 1955 г. до 2.2 мм/год к 2010 г. По прогнозу к 2020 г. она снизится до 2.0 мм/год, несмотря на то, что в этот период (2013–2015 гг.) отмечена активизация эрозии ложа водохранилища во время вынужденной сработки уровня до 3 м.

**Таблица 2.27.** Интенсивность седиментации по глубине в Рыбинском водохранилище в 1941–1992 гг.

| Глубина,<br>м | Площадь         |    | Средняя<br>мощность,<br>см | Объем,<br>км <sup>3</sup> | Вес,<br>млн. т | Скорость<br>седиментации,<br>мм/год |
|---------------|-----------------|----|----------------------------|---------------------------|----------------|-------------------------------------|
|               | км <sup>2</sup> | %  |                            |                           |                |                                     |
| 0–4           | 1861.0          | 41 | 4.7                        | 0.09                      | 117.2          | 0.9                                 |
| 4–6           | 686.4           | 15 | 8.0                        | 0.06                      | 44.7           | 1.5                                 |
| 6–8           | 806.3           | 18 | 11.1                       | 0.09                      | 62.1           | 2.1                                 |
| 8–10          | 614.8           | 14 | 12.6                       | 0.08                      | 38.8           | 2.4                                 |
| 10–14         | 515.7           | 11 | 33.8                       | 0.17                      | 54.2           | 6.4                                 |
| >14           | 60.2            | 1  | 71.2                       | 0.04                      | 9.4            | 13.4                                |

**Таблица 2.28.** Показатели илонакопления в Рыбинском водохранилище в 1992 и 2010 гг.

| Год  | Площадь         |    | Средняя<br>мощность,<br>см | Объем,<br>км <sup>3</sup> | Вес,<br>млн. т | Скорость<br>илонакопления,<br>мм/год |
|------|-----------------|----|----------------------------|---------------------------|----------------|--------------------------------------|
|      | км <sup>2</sup> | %  |                            |                           |                |                                      |
| 1992 | 1092            | 24 | 34                         | 0.37                      | 113            | 6.7                                  |
| 2010 | 1274            | 28 | 41                         | 0.52                      | 153            | 5.9                                  |

Многолетние наблюдения показали, что средняя мощность донных отложений с глубиной возрастает (табл. 2.27). Практически вся масса крупнозернистого осадочного материала накапливается в прибрежье (0–6 м), занимающем свыше 50% площади водохранилища. На глубинах от 6 до 10 м встречаются переходные типы донных отложений – илистый песок и песчанистый ил, а также обнаженные почвы. Глубже изобаты 10 м аккумулируются тонкодисперсные наносы, в которых фракция с диаметром частиц < 0.1 мм (алеврит и пелит) составляет >50% (глинистые и торфогенные илы). Выделение зоны илонакопления важно, поскольку илистоглинистые частицы в большей степени, чем песчанистые, сорбируют весь комплекс загрязняющих веществ, поступающих с водосборного бассейна, и содержат максимальную концентрацию биогенных элементов. Поэтому информация о зоне илонакопления дает возможность оценить риск вторичного загрязнения воды (табл. 2.28).

В совокупности с мощными абразионными процессами (переработка берегов, размыв мелководий и торфяных сплавин), составляющими 85% приходной части седиментационного баланса, в водохранилище также отмечен наибольший аккумулирующий эффект (90% расходной части). Уменьшение полного объема водохранилища составляет 0.04% в год, что не угрожает его

занесению в течение нескольких тысячелетий. Прогнозные балансовые расчеты на 2020 г. при НПУ 102 м БС изменятся незначительно.

Главными показателями продуктивности дна водохранилищ являются ОВ и биогенные элементы (С, N, P) в донных отложениях (табл. 2.29). Донные осадки Рыбинского водохранилища отличаются повышенной концентрацией биогенных элементов (Законнов, 1993). Особенно высоким их содержанием отличаются торфогенные и торфянистые илы, которые перегружены лигниногумусовыми веществами, составляющими 35–50% массы илов и около 80% общего ОВ, трудноусвояемого гидробионтами (Сорокин, 1959).

**Таблица 2.29.** Среднее содержание органического вещества биогенных элементов в донных отложениях Рыбинского водохранилища (% массы сухой пробы).

| Тип ДО         | ОВ   | С    | N    | P    |
|----------------|------|------|------|------|
| Песок          | 0.4  | 0.2  | 0.05 | 0.05 |
| Илистый песок  | 2.5  | 1.2  | 0.09 | 0.06 |
| Песчанистый ил | 10.5 | 4.6  | 0.38 | 0.08 |
| Глинистый ил   | 16.0 | 7.7  | 0.52 | 0.10 |
| Торфогенный ил | 21.3 | 10.3 | 0.68 | 0.14 |
| Торфянистый ил | 50.3 | 22.4 | 1.08 | 0.05 |
| Торф           | 82.0 | 40.1 | 0.53 | 0.10 |

**Гидроэкологические особенности седиментации в мелководной зоне.** Мелководья Рыбинского водохранилища от уреза до изобаты 4 м представляют собой типичные литоральные участки с характерными для них не циклическими, но периодическими колебаниями уровня воды, которые могут достигать 3 м и более. В результате регулирования стока воды эта зона подвержена частичному осушению в период ледостава (предвесенняя сработка уровня) и открытой воды. Аэрально-аквальные условия и гидродинамические процессы приводят здесь к формированию трансформированных и вторичных почвогрунтов. Общая площадь мелководий водохранилища – 1861 км<sup>2</sup>, что составляет 41% общей акватории при НПУ. Мелководья – это одновременно гидрофизический и биогеохимический реактор водоема, где образуется и накапливается осадочный органико-минеральный материал различного генезиса, обогащающий своими ингредиентами водные массы и донные осадки.

Результаты грунтовых съемок 1955 и 1994 гг. стали основой для оценки пространственно-временной трансформации распределения и накопления ДО, а данные съемок 2002–2010 гг. подтвердили относительную устойчивость сформировавшихся биотопов. За все время существования водохранилища его литораль постоянно находилась под гидродинамическим прессом, который приводил к подтоплению территории, размыву дна, формированию песчаногалечных пляжей, отмелей, валов, кос, баров и пересыпей из крупнозернистого материала в открытых участках и накоплению тонкодисперсных глинистых и торфянистых илов, отмерших макрофитов в закрытых от волнения, стоковых и ветровых течений заливах и заостровных пространствах (Законнов, Поддубный, 2002).

Конечный итог многолетнего воздействия интегральных гидродинамических процессов на состав и структуру дна литорали представлен в работе (Законнов, Ляшенко, 2004). Существенным является тот факт, что в 1955 г. площадь заболачивающихся и обнаженных почв достигала 70%, а песчаных наносов – 24% общей площади мелководий. В 1994 г. их соотношение радикально изменилось: площадь почв сократилась до 29%, а песчаных наносов – возросла до 65% (546 и 1207 км<sup>2</sup>, соответственно). Сложившаяся в первые два десятилетия существования водохранилища зона аккумуляции тонкодисперсных (илистых) отложений не изменилась и через 40 лет (5.5–5.8%), сосредоточившись в основном в защищенных мелководьях речных плесов. Фоновые физикохимические характеристики грунтов мелководий, представленные в табл. 2.30, по своей продуктивности значительно превышают таковые сублиторальной и профундальной зон (табл. 2.27).

Степень зарастания водохранилища макрофитами возросла с 1.7% площади акватории в 1956 г. до 3.2% в 1989 г. (Экологические проблемы..., 2001). Эти изменения продолжают и в современный период. В защищенных мелководьях появились отложения из отмерших макрофитов и торфяномакрофитные сплавины (табл. 2.24). Вместе с терригенными наносами, поступающими с водосборного бассейна, и вдольбереговым переносом песчаных осадков они отчуждают часть акватории, которая к 2002 г. составила около 70 км<sup>2</sup> или 1.5% общей площади водохранилища и 3.8% территории литоральной зоны при НПУ.

**Таблица 2.30.** Фоновая физикохимическая характеристика грунтов мелководий Рыбинского водохранилища в 2002 г.

| Тип грунта               | O <sub>c</sub> | B <sub>л</sub> | D <sub>ср</sub> | ППП  | C <sub>орг</sub> | N <sub>общ</sub> | P <sub>общ</sub> |
|--------------------------|----------------|----------------|-----------------|------|------------------|------------------|------------------|
| Почвы болотные           | 0.8            | 46.7           | 0.35            | 15.5 | 5.2              | 1.50             | 0.18             |
| Почвы заболачивающиеся   | 1.4            | 33.3           | 0.40            | 17.5 | 6.6              | 0.80             | 0.10             |
| Почвы обнаженные         | 1.5            | 25.0           | 0.30            | 2.5  | 0.9              | 0.25             | 0.03             |
| Галечники                | 2.2            | 12.0           | 15.0            | 0.2  | 0.1              | 0.08             | 0.02             |
| Песок крупный            | 1.7            | 22.7           | 0.75            | 0.2  | 0.1              | 0.03             | 0.02             |
| Песок средний            | 1.4            | 22.2           | 0.35            | 0.4  | 0.2              | 0.04             | 0.03             |
| Песок мелкий             | 1.2            | 20.0           | 0.15            | 0.6  | 0.3              | 0.05             | 0.05             |
| Песок с торфяной крошкой | 1.1            | 31.3           | 0.20            | 5.1  | 2.0              | 0.10             | 0.05             |
| Илистый песок            | 1.2            | 25.0           | 0.12            | 3.0  | 1.4              | 0.05             | 0.05             |
| Песчанистый ил           | 0.5            | 64.3           | 0.10            | 10.5 | 4.5              | 0.40             | 0.10             |
| Глинистый ил             | 0.4            | 66.7           | 0.05            | 22.5 | 10.4             | 0.70             | 0.15             |
| Торфянистый ил           | 0.2            | 77.8           | 0.15            | 80.0 | 30.7             | 0.88             | 0.07             |
| Торфяники                | 0.3            | 72.7           | –               | 89.5 | 38.5             | 0.75             | 0.12             |
| Отложения из макрофитов  | 0.2            | 80.0           | –               | 65.0 | 37.7             | 2.80             | 0.18             |

**Примечание.** O<sub>c</sub> – объемная масса (сухая), г/см<sup>3</sup>; B<sub>л</sub> – влажность, %; D<sub>ср</sub> – средний диаметр частиц, мм; PPP – содержание органического вещества, %; C<sub>орг</sub>, N<sub>общ</sub>, P<sub>общ</sub> – концентрация органического углерода, общего азота и фосфора, %.

Помимо ветровых и стоковых течений, в трансседиментации донных осадков важное значение имеет ледостав. Во время предвесенней сработки воды лед на мелководьях опускается на дно, вмораживает в грунт, а в половодье дрейфует по водоему и переносит тысячи тонн минеральноорганического

субстрата. Наряду с абразионной и транспортирующей деятельностью водных масс и льда в литоральной зоне происходит седиментация крупнозернистых наносов, объем которых достигает  $0.09 \text{ км}^3$ , а масса 117.3 млн. тонн (табл. 2.31). Это составляет 36% от всего накопленного осадочного материала в Рыбинском водохранилище (Законнов, 2002, 2005).

**Таблица 2.31.** Распределение абсолютной массы и скорости осадконакопления в мелководной зоне Рыбинского водохранилища в 1994 г.

| Донные осадки            | Площадь, $\text{км}^2$ | Средняя толщина слоя, см | Объем, $10^4 \text{ км}^3$ | Масса, млн. т | Скорость накопления, |                 |
|--------------------------|------------------------|--------------------------|----------------------------|---------------|----------------------|-----------------|
|                          |                        |                          |                            |               | мм                   | $\text{кг/м}^2$ |
| Песок                    | 1108                   | 5.8                      | 643                        | 105.5         | 1.1                  | 1.9             |
| Песок с торфяной крошкой | 59                     | 5.0                      | 30                         | 3.3           | 0.9                  | 1.1             |
| Илистый песок            | 40                     | 8.7                      | 35                         | 4.2           | 1.6                  | 2.1             |
| Песчанистый ил           | 8                      | 7.0                      | 6.0                        | 0.3           | 1.3                  | 0.5             |
| Глинистый ил (серый)     | 13                     | 26.1                     | 34                         | 1.3           | 4.9                  | 2.0             |
| Торфянистый ил           | 82                     | 16.3                     | 134                        | 2.7           | 3.1                  | 0.6             |
| Отложения из макрофитов  | 5                      | 15.1                     | 8.0                        | 0.04          | 2.8                  | 0.2             |
| Всего                    | 1315                   | 6.8                      | 890                        | 117.3         | 1.3                  | 1.7             |

В этой связи представляет особый интерес определение интенсивности седиментации в мелководной зоне, отдельных районах (плесах) водохранилища, которую целесообразно разделить на две категории (табл. 2.32).

*Осадконакопление* – аккумуляция всех типов наносов на площади их распространения ( $1315 \text{ км}^2$ ), за исключением площади обнаженных, заболачивающихся, новообразованных гидроморфных почв, торфа и сплавин ( $546 \text{ км}^2$ );

*Илонакопление* – аккумуляция тонкодисперсных отложений (алевроитовой и пелитовой фракций) на занимаемой ими площади ( $108 \text{ км}^2$ ).

**Таблица 2.32.** Среднегоголетняя интенсивность седиментации в мелководной зоне плесов Рыбинского водохранилища.

| Плес        | Осадконакопление |        |                 | Илонакопление |        |                 |
|-------------|------------------|--------|-----------------|---------------|--------|-----------------|
|             | мм               | тыс. т | $\text{кг/м}^2$ | мм            | тыс. т | $\text{кг/м}^2$ |
| Волжский    | 1.6              | 361    | 2.2             | 1.8           | 10     | 0.5             |
| Моложский   | 1.5              | 253    | 2.3             | 2.5           | 6      | 0.7             |
| Шекснинский | 1.7              | 584    | 1.6             | 3.7           | 73     | 0.9             |
| Главный*    | 1.0              | 1152   | 1.6             | –             | –      | –               |
| Всего       | 1.3              | 2350   | 1.7             | 3.3           | 89     | 0.8             |

**Примечание.** \* – накопление отсутствует или имеет временный характер.

Выделение седиментации по категориям является очень важным гидроэкологическим критерием, позволяющим выявить особенности распределения и накопления осадков, физикохимических характеристик дна, продукционно-деструкционных процессов, депонирования биогенных и загрязняющих веществ. Эти особенности тесно связаны с риском вторичного загрязнения воды, а также с оценкой состояния и прогнозированием изме-

нения экосистемы водохранилища под влиянием естественных и антропогенных факторов (эвтрофирование, эксплуатация, реконструкция, реабилитация). Полученные количественные данные по трансформации грунтового комплекса во времени и пространстве позволили установить, что к 80-летнему сроку существования водохранилища формирование его ложа будет практически завершено. Предполагаемые изменения в распределении и накоплении ДО будут носить локальный характер и зависеть от гидрометеорологических особенностей периода, предшествующего гидрологической съемке, и режима эксплуатации Рыбинского гидроузла.

#### **2.4. Сезонные и многолетние изменения термического режима и толщины поверхностного квазиоднородного слоя воды в вегетационный период<sup>5</sup>**

Температура воды – одна из важнейших характеристик водоема, так как ее изменение оказывает решающее воздействие на все биологические и химические процессы, протекающие в нем. Динамика вод представляет мощный экологический фактор, влияющий на многие аспекты жизни гидробионтов и по значимости сравнимый со светом и температурой.

Термический режим водоема является функцией приходящего тепла на его поверхность и динамики вод, под воздействием которой тепло распространяется по глубине. Динамический режим водной массы определяется главным образом соотношением сил турбулентности и плавучести, которые, в свою очередь, зависят от скорости ветра и приходящего тепла и, таким образом, термический и динамический режимы неразрывно связаны между собой.

Начало вегетационного периода в водохранилище характеризуется, как правило, температурным расслоением водной толщи. Заметим, что термическая стратификация в водоеме обычна, но при мелководности и высокой динамической активности водных масс она кратковременна (Россинский, 1975; Буторин и др., 1982). Наблюдения формирования летнего термоклина в глубоководной части водохранилища (Главный и Волжский плесы) в период с 1960 по 2013 гг. (архив лаборатории гидрологии ИБВВ РАН) показали, что в годы со средней температурой воздуха ниже нормы, повышенной водностью и сильными ветрами гомотермия устанавливалась на продолжительное время. Стратификация в таких условиях была неустойчива, кратковременна и совпадала с тихой погодой. Только продолжительная устойчивая теплая погода при слабом ветре вызвала неоднородность в распределении температуры по вертикали и формировала термоклин на короткое время. В отдельные годы выраженный термоклин не формировался даже в июле.

Основная роль в регуляции теплового режима плесов принадлежит турбулентному поверхностному слою, режим формирования которого моделируют на основе численного решения системы дифференциальных уравнений, описывающей основные процессы локального происхождения,

<sup>5</sup> Авторы раздела Л.А. Кучай и Е.Н.Соколова

а полученную модель применяют для расчета профилей температуры воды различных водоемов (Калацкий, 1978; Елисов, 1985). Эта процедура весьма трудоемка.

Основные черты температурного режима глубоководных участков Рыбинского водохранилища можно объяснить (при некоторых допущениях) в рамках горизонтально однородной двухслойной модели, в которой средняя по горизонтали температура воды ( $T$ ) зависит в каждый момент времени ( $t$ ) только от глубины ( $z$ ) (Кучай, Соколова, 2015). В первом приближении для периодов расчета порядка нескольких суток можно считать, что вертикальная структура стратифицированной толщи плесов формируется в основном под воздействием процессов вертикальной диффузии. Водохранилище не является глубоким водоемом, для него допустимо предположение, что изменение динамического состояния вод связано в основном с ветровой деятельностью над поверхностью и может быть охарактеризовано толщиной поверхностного перемешанного квазиоднородного слоя воды ( $h$ , м).

Существует несколько методов расчета этой величины:

– на основе значений потока плавучести на поверхности водоема и теплового потока от атмосферы;

– с помощью классической формулы Экмана, которая используется для анализа вертикального распределения температуры глубоководных озер с устойчивым летним термоклином:

$$h = C \cdot U / f,$$

где  $U$  – скорость ветра, м/сек;

$C$  – константа,

$f$  – параметр Кориолиса;

– по уравнению, предложенному Зилитинкевичем (Румянцев и др., 1986):

$$h = C \cdot U (f \cdot BS)^{-1/2},$$

здесь  $BS$  – поток плавучести.

Основной переменной в нем является поток плавучести:

$$BS = g (TS - TM) QS,$$

где  $g$  – ускорение свободного падения,

$TM$  – температура воды максимальной плотности,

$QS$  – вертикальный кинематический поток тепла от атмосферы (поток тепла от дна принят равным нулю), – константа.

С помощью этой величины формирование поверхностного однородного слоя может быть описано двумя режимами: ветрового перемешивания ( $BS > 0$ ) и конвекции ( $BS < 0$ ). Величина  $h$  является при этом функцией потока плавучести, скорости ветра над акваторией водоема и параметра Кориолиса:

$$f = \omega \sin \varphi,$$

где  $\omega$  – угловая скорость вращения Земли,

$\varphi$  – широта, на которой располагается рассматриваемый водоем.

Очевидно, что толщина поверхностного слоя воды, в котором температура может быть принята постоянной по глубине, тесно связана с силой ве-

тра над водоемом. По этим показателям можно рассчитать высоту, длину и период ветровых волн, а затем и толщину перемешанного поверхностного слоя. На основе изучения изменения коэффициента вертикального турбулентного обмена с глубиной показано, что для глубоководных (12–14 м) участков водохранилища толщина перемешанного поверхностного слоя составляет в среднем половину длины волны, вызванной ветровой деятельностью (Литвинов, 2000). Для расчета длины волны использовали формулу Лабзовского (Богословский, 1960):

$$L = 0.319 \times U \times (D)^{1/2},$$

где  $D$  – разгон волны (км) от береговой линии до расчетной станции в направлении действия ветра.

Разгон волны вычисляли для 16 румбов ветра: 45°, 90°, 135°, 180°, 225°, 270°, 315°, 360° и средних между ними. Для исследования вертикального распределения температуры и динамики толщины квазиоднородного поверхностного слоя воды были выбраны 27 лет с 1960 по 2007 гг., разные по водности и средней за вегетационный период (май–октябрь) температуре воды у поверхности водоема. В эти годы проводили измерения температуры воды по глубине, ежедневно (в 6, 12, 18 и 24 ч) определяли скорость и направления ветра. Для этого времени суток рассчитывали длину волны и толщину поверхностного перемешанного слоя воды:  $h_6$ ,  $h_{12}$ ,  $h_{18}$  и  $h_{24}$ , а также суточную величину  $h$  как среднюю арифметическую этих четырех значений. Для характеристики общей динамики вод Главного плеса оценивали среднюю величину  $h$  по четырем стандартным станциям (Брейтово, Средний Двор, Измайлово и Наволок).

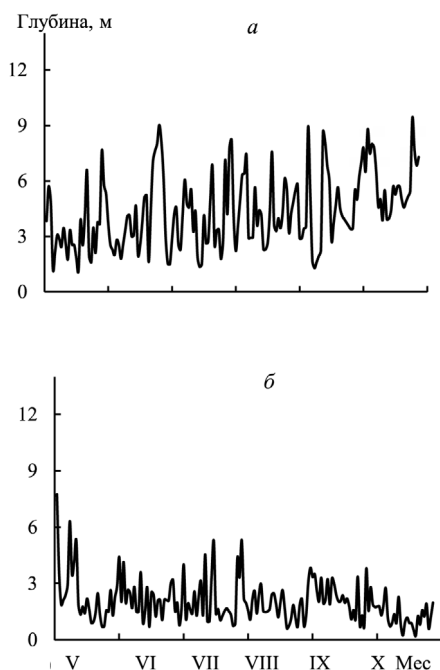
Для Главного и Волжского (ст. Коприно) плесов водохранилища проведен анализ вертикального распределения температуры. Вертикальные профили температуры в плесах, а также оценку толщины поверхностного слоя воды анализировали для четырех групп лет:

1. маловодные со средней температурой воды вегетационного периода выше среднемноголетней (1970, 1972, 1974–1975, 1987, 1995, 2001–2002, 2005–2007 гг.);
2. маловодные с температурой ниже средней многолетней
3. (1968–1969, 1971, 1992, 1996–1997, 2003 гг.);
4. многоводные с температурой выше средней многолетней
5. (1983, 1991, 1993, 1998, 2004 гг.);
6. многоводные, с температурой ниже средней многолетней (1980, 1985, 1990, 1994 гг.). Такая группировка данных позволила оценить роль ветра в процессе формирования толщины поверхностного перемешанного слоя воды и распределения температуры воды по глубине.

Расчет толщины поверхностного перемешанного слоя проведен для 19 лет (1968–1976, 1980, 1983, 1985, 1990–1991, 2005 гг.), по которым имелись данные о силе и направлении ветра. Динамика величины  $h$ , рассчитанная для многоводных лет со средней температурой вегетационного периода выше нормы (1983 и 1991 гг.), приведена в качестве примера (рис. 2.20). В 1983 г. скорость ветра в мае–июле составила в среднем 6–7 м/с, с августа – 7...9 м/с, что способствовало интенсивному перемешиванию вод.

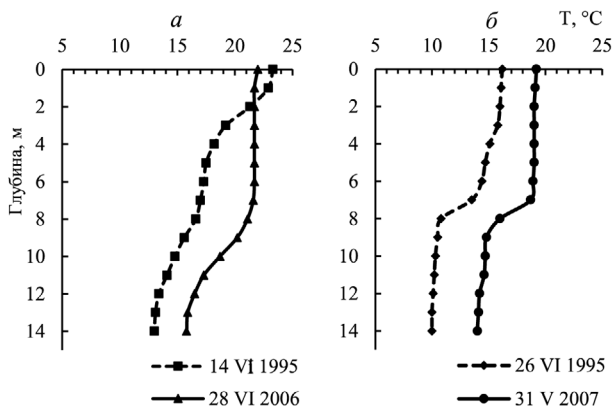
Толщина поверхностного квазиоднородного слоя воды достигала 7–9.5 м, наблюдалась стратификация без образования устойчивого термоклина. Напротив, в 1991 г. над поверхностью водоема регистрировали слабую ветровую деятельность, скорость ветра с мая по октябрь 2.5–4 м/с. В этом году отмечали небольшую толщину поверхностного перемешанного слоя воды – в среднем 2–4 м.

Рассмотрим распределение температуры воды по глубине для каждой из групп лет, выделенных для анализа. Годы первой категории (особенно 1995, 2006 и 2007 гг.) характеризовались повышенной температурой поверхностного слоя воды в мае (16–19°C при среднемноголетней 7–10°C) и температурным “скачком” в июне на глубине 7–8 метров при скорости ветра 6.6 м/с (рис. 2.21 *а*). Особенностью этих лет был резкий перепад температуры между поверхностным и придонным слоями воды, разность достигала 6–10°C. Кроме того, в мае формировался термоклин (рис. 2.21 *б*). В июле отмечали небольшой температурный “скачок” на глубине 3–4 метра при слабом различии поверхностной и придонной температуры. В августе наблюдалась гомотермия при повышенной температуре (19–23°C) и ветре 6.6–6.9 м/с. разность достигала 6–10°C. Кроме того, в мае формировался термоклин (рис. 2.21 *б*). В июле отмечали небольшой температурный “скачок” на глубине 3–4 метра при слабом различии поверхностной и придонной температуры. В августе наблюдалась гомотермия при повышенной температуре (19–23°C) и ветре 6.6–6.9 м/с.



**Рис. 2.20.** Динамика глубины поверхностного перемешанного слоя воды в Главном плесе Рыбинского водохранилища в 1983 (*а*) и 1991 гг. (*б*).





**Рис. 2.21.** Температурная стратификация водной толщи в Волжском плесе (ст. Коприно) Рыбинского водохранилища в мае–июне 1995 и 2006–2007 гг.

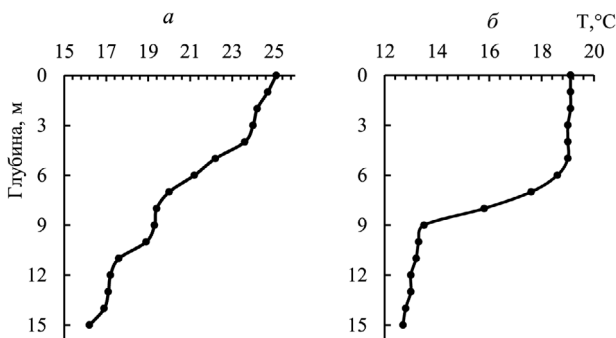
В годы, отнесенные к второй группе, наблюдали отсутствие температурных “скачков”. Распределение температуры воды по глубине было, в основном, однородным, либо она плавно снижалась от поверхности к дну, разница составляла 2–3°C. В эти годы отмечали холодный май (~7°C), июнь 16–16.8°C и июль 19.5–21°C.

Отличительной чертой многоводных лет со средней температурой вегетационного периода выше среднемноголетней (группа 3) являлось плавное повышение температуры воды у поверхности и дна в течение мая, июня и июля. По глубине она распределялась однородно, слабую стратификацию с разницей поверхностной и придонной температур в пределах 2°C отмечали в августе. В этом месяце и позже в сентябре наблюдались достаточно сильные ветры: 5.8–7.8 м/с в 1993, 5.5 м/с в 1998 и 6.5 в 2004 г.

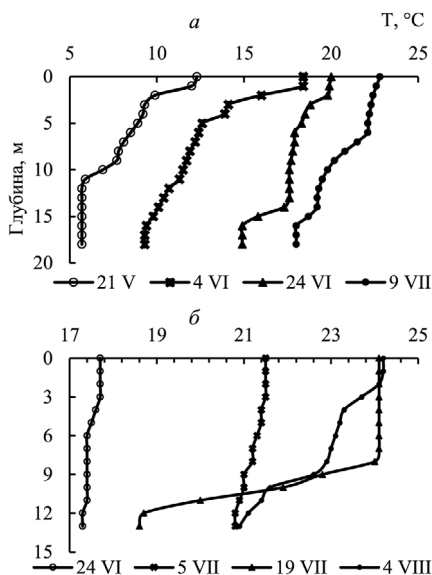
Годы четвертой категории отличались сравнительно низкими температурами поверхностной и придонной воды на протяжении почти всего вегетационного периода. Так, летом 1994 г. регистрировали самую низкую температуру за период наблюдений: 9 июня 14.2°C, 6 июля 15.1°C. Кроме того, для вегетационного периода этого года были характерны сильные ветры, достигавшие в июне–июле 5.7 м/с, а в августе, сентябре и октябре 7–10 м/с. Сентябрь и октябрь характеризовались равномерным распределением температуры в толще воды.

Годы последнего десятилетия (2001, 2007, 2010–2013 гг.) относятся к экстремально теплым (Литвинов, Законнова, 2012). Средняя за вегетационный период (май–октябрь) температура поверхностного слоя воды водохранилища в эти годы превышала норму (13.6°C) на величину от 2.1°C в 2007 г. до 4.3°C в 2011 г. (Литвинов и др., 2014). Максимальная температура у поверхности достигала 27.3°C (ст. Молога, 17 июля 2001 г.) и 27.9°C (ст. Средний Двор, 14 июля 2010 г.). В эти годы отмечено два типа вертикальных температурных профилей, которые были обозначены как “диагональный” (рис. 2.22 а) и “глубокое прогревание – термоклин”, когда эпилимнион заглублялся до 6–9 м (рис. 2.22 б). Анализ различий между ними в распределении температуры по глубине показал, что на формирование того или иного

типа профиля сильное влияние оказывала скорость ветра над поверхностью водохранилища. Так, 2013 г. характеризовался весьма слабой ветровой деятельностью, с мая по сентябрь максимальная скорость ветра не превышала 2.7 м/с, до середины октября – 3.8 м/с. Слабые ветры не способствовали перемешиванию водной толщи, поэтому температура воды поверхностного слоя была значительно выше придонной, разность составляла 6.5°C в мае, 9.2°C в июне и 5°C в июле (рис. 2.23 а). Напротив, в 2011 г. отмечали сильные ветры со скоростью 8.4–10.2 м/с в мае–июле и 6.7–8.7 м/с с середины августа до конца сентября (рис. 2.23 б). В этом году полное перемешивание регистрировали не только в мае, но и в июне. В июле резко возросла температура поверхностного слоя воды (с 17.7 до 24°C), при этом силы ветра хватило для глубокого (до 8 м) перемешивания и прогревания толщи вод. С августа снова наблюдалось полное перемешивание.

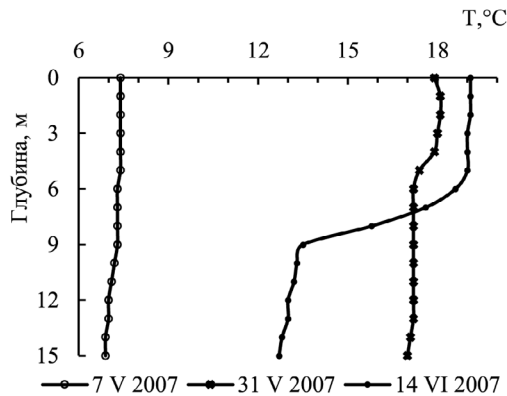


**Рис. 2.22.** Температурные профили: “диагональный” (а, ст. Средний Двор 11.07.2010 г.) и “глубокое прогревание – термоклин” (б, ст. Коприно, 31.05.2007 г.).

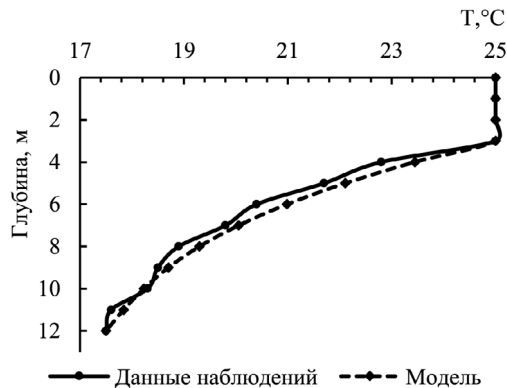


**Рис. 2.23.** Температурные профили при слабом (а, ст. Средний Двор, 2013 г.) и сильном ветре (б, ст. Коприно, 2011 г.).

Вертикальные профили распределения температуры в воде водохранилища в 2007 г. существенно отличались от приведенных выше. В начале мая при слабых ветрах (2.4 м/с) наблюдалась гомотермия ( $\sim 7^\circ\text{C}$ ). К концу месяца ветер усилился до 6.2 м/с, поверхностный слой воды прогрелся до  $18^\circ\text{C}$ , а глубина перемешивания достигла 6 м (рис. 2.24). В середине июня образовался термоклин, поскольку придонная температура составляла лишь  $12.7^\circ\text{C}$ , а поверхностная  $19^\circ\text{C}$ . К концу июня он разрушился под воздействием сильного ветра (6.8–8.4 м/с). С этого времени вновь установилась гомотермия, которая держалась до конца вегетационного периода. Результаты использования универсального температурного профиля (кривая Линдена, Linden, 1975) при моделировании вертикального распределения температуры водохранилища приведены на рис. 2.25.



**Рис. 2.24.** Температурные профили Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 2007 г. (ст. Молога и Коприно).



**Рис. 2.25.** Соответствие данных наблюдений (ст. Наволок, 11 июля 2010г.) параметрам двухслойной модели температурного профиля.

Таким образом, вертикальное распределение температуры водохранилища связано с динамическим режимом его вод. Скорость и направление ветра оказывают определяющее влияние на формирование поверхностного

перемешанного слоя воды и, как следствие, распределение температуры по глубине. В экстремально теплые годы наблюдается “диагональный” тип температурных профилей, который не регистрировали ранее с 1960-х до начала 2000-х годов. Распределение температуры воды в теплые годы адекватно описывает разработанная ранее двухслойная модель вертикального температурного профиля. Результаты анализа распределения температуры воды по глубине в зависимости от динамики водной толщи можно использовать для интерпретации вертикального распределения фитопланктона.

## Глава 3. Химический состав вод

### 3.1. Минерализация и элементы солевого состава<sup>1</sup>

Солевой состав воды Рыбинского водохранилища исследовали в течение периода открытой воды 2004–2013 гг. на шести стандартных станциях, расположенных в Главном и Волжском плесах водохранилища. Кроме того, в разделе приведены данные больших экспедиционных рейсов по сети станций, охватывающих все плесы водоема (табл. 1.1 и рис. 1.1).

Формирование солевого состава воды водохранилища обусловлено гидрологическими и климатическими факторами. Объем бокового притока, количество атмосферных осадков, скорость водообмена, продолжительность гидрологической зимы определяют сезонную и пространственную изменчивость минерализации воды. Три основных притока (Волга, Молога и Шексна) формируют обособленные водные массы речных плесов, а также водную массу центральной части водохранилища, где происходит смешение вод притоков (Рыбинское водохранилище, 1972). В различные сезоны объем водной массы Главного плеса варьирует в пределах 50–90% общего объема водоема, поэтому средние за период наблюдений концентрации главных ионов характеризуют преимущественно воды Главного плеса (табл. 3.1).

**Таблица 3.1.** Средние многолетние характеристики (мг-экв/дм<sup>3</sup>) химического состава воды Рыбинского водохранилища в вегетационный период 1950–1966 и 2004–2013 гг.

| Годы      | $\Sigma i$  | $Ca^{2+}$   | $Mg^{2+}$   | $Na^{+}+K^{+}$ | $HCO_3^{-}$ | $SO_4^{2-}$ | $Cl^{-}$    | $\frac{Ca}{Mg}$ | $\frac{HCO_3}{SO_4+Cl}$ |
|-----------|-------------|-------------|-------------|----------------|-------------|-------------|-------------|-----------------|-------------------------|
| 1950–1966 | <u>3.61</u> | <u>1.28</u> | <u>0.38</u> | <u>0.14</u>    | <u>1.45</u> | <u>0.32</u> | <u>0.03</u> | 3.43            | 4.37                    |
| Весна     | 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   |                 |                         |
| 2004–2013 | <u>4.20</u> | <u>1.34</u> | <u>0.59</u> | <u>0.17</u>    | <u>1.68</u> | <u>0.32</u> | <u>0.10</u> | 2.27            | 4.00                    |
|           | 3.96–4.44   | 1.27–1.42   | 0.55–0.62   | 0.15–0.18      | 1.58–1.78   | 0.29–0.35   | 0.09–0.11   |                 |                         |
| 1950–1966 | <u>3.48</u> | <u>1.23</u> | <u>0.39</u> | <u>0.12</u>    | <u>1.41</u> | <u>0.30</u> | <u>0.03</u> | 3.18            | 4.28                    |
| Лето      | 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   |                 |                         |
| 2004–2013 | <u>4.56</u> | <u>1.47</u> | <u>0.64</u> | <u>0.17</u>    | <u>1.87</u> | <u>0.32</u> | <u>0.10</u> | 2.30            | 4.45                    |
|           | 4.48–4.65   | 1.44–1.50   | 0.62–0.65   | 0.17–0.18      | 1.82–1.91   | 0.30–0.33   | 0.09–0.10   |                 |                         |
| 1950–1966 | <u>3.94</u> | <u>1.40</u> | <u>0.43</u> | <u>0.14</u>    | <u>1.59</u> | <u>0.33</u> | <u>0.04</u> | 3.27            | 4.22                    |
| Осень     | 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   |                 |                         |
| 2004–2013 | <u>4.68</u> | <u>1.48</u> | <u>0.66</u> | <u>0.19</u>    | <u>1.91</u> | <u>0.33</u> | <u>0.10</u> | 2.24            | 4.44                    |
|           | 4.53–4.83   | 1.44–1.53   | 0.64–0.69   | 0.18–0.20      | 1.84–1.99   | 0.31–0.34   | 0.10–0.11   |                 |                         |
| 1950–1966 | <u>4.23</u> | <u>1.47</u> | <u>0.48</u> | <u>0.16</u>    | <u>1.72</u> | <u>0.35</u> | <u>0.04</u> | 3.10            | 4.37                    |
| Год       | 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   |                 |                         |
| 2004–2013 | <u>4.55</u> | <u>1.46</u> | <u>0.64</u> | <u>0.18</u>    | <u>1.86</u> | <u>0.32</u> | <u>0.10</u> | 2.28            | 4.43                    |
|           | 4.48–4.62   | 1.44–1.48   | 0.63–0.65   | 0.17–0.18      | 1.82–1.89   | 0.31–0.33   | 0.10–0.10   |                 |                         |

**Примечание.** Над чертой – среднее, под чертой – доверительный интервал 95%; здесь и в табл. 3.2 данные за 1950–1966 гг. приведены по: (Рыбинское водохранилище, 1972).

По классификации О.А. Алекина (1952) воды водохранилища относятся к гидрокарбонатному классу, кальциевомагниевого группы. В 2004–2013 гг. зарегистрировано увеличение минерализации воды по сравнению с пе-

<sup>1</sup> Авторы раздела О.Л. Цельмович и Н.Г. Отюкова

риодом 1950–1966 гг. преимущественно за счет гидрокарбонатов магния и кальция. Рост минерализации подтверждают данные измерений электропроводности воды (см. главу 2). Одной из причин этого, вероятно, стало увеличение меженного стока рек в зимний период (Литвинов, Законнова, 2014). Концентрация щелочных металлов и сульфат-иона осталась близка к таковой в 1950–1960-х годах.

В настоящее время соотношение между главными ионами можно представить в виде формулы:  $(\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+}) > \text{HCO}_3^- > (\text{Na}^+ + \text{K}^+) > \text{SO}_4^{2-} > \text{Cl}^-$ , в целом, она не отличается от таковой в середине прошлого века (табл. 3.2).

**Таблица 3.2.** Средние многолетние характеристики солевого состава вод Рыбинского водохранилища в процент-эквивалентной форме.

| Годы      | $\text{Ca}^{2+}$ | $\text{Mg}^{2+}$ | $\text{Na}^+ + \text{K}^+$ | $\text{HCO}_3^-$ | $\text{Cl}^-$ | $\text{SO}_4^{2-}$ |
|-----------|------------------|------------------|----------------------------|------------------|---------------|--------------------|
| 1950–1966 | 34.75            | 11.32            | 3.78                       | 40.66            | 0.92          | 8.27               |
| 2004–2013 | 32.07            | 14.03            | 3.89                       | 40.51            | 2.24          | 7.27               |

**Таблица 3.3.** Сезонные изменения суммы ионов (мг-экв/дм<sup>3</sup>) в различных плесах Рыбинского водохранилища (2004–2013 гг.).

| Сезон | Плес      |          |         |             |
|-------|-----------|----------|---------|-------------|
|       | Моложский | Волжский | Главный | Шекснинский |
| Весна | 2.79      | 4.33     | 4.51    | 3.19        |
| Лето  | 4.81      | 4.64     | 4.48    | 4.72        |
| Осень | 5.90      | 4.96     | 4.30    | 5.52        |

Химические характеристики каждой водной массы водохранилища сохраняют специфичные черты в течение всего года. В речных плесах минимальная минерализация воды отмечена в весенний период. Для незарегулированного Моложского плеса характерна наибольшая изменчивость минерализации воды в течение вегетационного периода, от весны к осени она увеличивается вдвое (табл. 3.3). В Шекснинском плесе, который принимает сток незарегулированной р. Суды, сумма ионов возрастает к осени в 1.7 раза. В то же время в зарегулированном Волжском плесе – только на 15%. Замедленный водообмен определяет запаздывание разбавления зимних вод в Главном плесе водохранилища, здесь небольшое снижение суммы ионов зарегистрировано только осенью. В целом, по водохранилищу в 2004–2013 гг. наибольшая неоднородность ионного состава вод отмечена весной, а наименьшая летом (табл. 3.4), что отмечали и ранее (Рыбинское водохранилище..., 1972). Сходство сезонной динамики всех главных ионов в речных плесах водохранилища (увеличение концентрации от весны к осени) свидетельствует о ведущей роли гидрологических факторов в формировании солевого состава. Внутриводоемные процессы не создают предпосылок для аккумуляции ионов в водохранилище.

По акватории водохранилища в среднем за вегетационный период наибольшая минерализация воды наблюдается в нижней части Волжского плеса (ст. Коприно), а наименьшая – в западной части Главного (ст. Брейтово) (табл. 3.5). Зимой она заметно выше по сравнению с периодом открытой воды, особенно в Волжском плесе (на ст. Коприно в 1.4 раза) (табл. 3.6).

**Таблица 3.4.** Коэффициенты вариации гидрохимических показателей Рыбинского водохранилища по сезонам 2004–2013 гг.

| Сезон | $\text{HCO}_3^-$ | $\text{Cl}^-$ | $\text{SO}_4^{2-}$ | $\text{Ca}^{2+}$ | $\text{Mg}^{2+}$ | $\text{Na}^+$ | $\text{K}^+$ | $\Sigma i$ |
|-------|------------------|---------------|--------------------|------------------|------------------|---------------|--------------|------------|
| Весна | 0.26             | 0.39          | 0.43               | 0.25             | 0.28             | 0.35          | 0.31         | 0.26       |
| Лето  | 0.23             | 0.31          | 0.42               | 0.21             | 0.20             | 0.26          | 0.29         | 0.19       |
| Осень | 0.27             | 0.30          | 0.37               | 0.23             | 0.23             | 0.30          | 0.39         | 0.22       |

**Таблица 3.5.** Среднее многолетнее содержание (мг-экв/дм<sup>3</sup>) главных ионов в воде Рыбинского водохранилища в вегетационный период 2004–2013 гг. (стандартные станции).

| Ион                | Волжский плес |      | Главный плес |      |      |      |
|--------------------|---------------|------|--------------|------|------|------|
|                    | 1             | 2    | 3            | 4    | 5    | 6    |
| $\text{Ca}^{2+}$   | 1.58          | 1.46 | 1.43         | 1.42 | 1.42 | 1.38 |
| $\text{Mg}^{2+}$   | 0.65          | 0.62 | 0.64         | 0.65 | 0.64 | 0.61 |
| $\text{Na}^+$      | 0.17          | 0.15 | 0.14         | 0.14 | 0.14 | 0.12 |
| $\text{K}^+$       | 0.04          | 0.04 | 0.03         | 0.04 | 0.03 | 0.03 |
| $\text{HCO}_3^-$   | 2.08          | 1.89 | 1.79         | 1.80 | 1.75 | 1.75 |
| $\text{SO}_4^{2-}$ | 0.23          | 0.27 | 0.36         | 0.35 | 0.39 | 0.31 |
| $\text{Cl}^-$      | 0.13          | 0.11 | 0.09         | 0.10 | 0.10 | 0.09 |
| $\Sigma i$         | 4.88          | 4.54 | 4.48         | 4.50 | 4.47 | 4.29 |

**Примечание.** Станции: 1 – Коприно, 2 – Молога; 3 – Наволок, 4 – Измайлово 5 – Средний Двор, 6 – Брейтово.

Как и во всех поверхностных водах подзоны южной тайги, в воде Рыбинского водохранилища преобладают гидрокарбонаты кальция и магния, а на долю щелочных металлов и хлоридов приходится <10% суммы ионов. Наличие загипсованных пород на водосборе р. Шексна определяет специфичность состава воды Шекснинского плеса (Природа Вологодской..., 1957), а именно: более высокое, по сравнению с другими участками водохранилища, содержание сульфатов и более низкое – гидрокарбонатов (табл. 3.7).

**Таблица 3.6.** Содержание главных ионов в воде Рыбинского водохранилища в феврале 2014 г. (в основном стандартные станции).

| Ион                | Волжский плес |       | Главный плес |       |       |       |
|--------------------|---------------|-------|--------------|-------|-------|-------|
|                    | 1             | 2     | 3            | 4     | 5     | 6     |
| $\text{Ca}^{2+}$   | 44.8          | 36.8  | 28.5         | 27.7  | 31.3  | 31.3  |
|                    | 2.24          | 1.84  | 1.42         | 1.38  | 1.56  | 1.56  |
| $\text{Mg}^{2+}$   | 10.7          | 10.0  | 7.5          | 7.9   | 9.0   | 8.2   |
|                    | 0.88          | 0.82  | 0.62         | 0.65  | 0.74  | 0.68  |
| $\text{Na}^+$      | 5.6           | 5.0   | 3.3          | 3.4   | 4.1   | 3.6   |
|                    | 0.24          | 0.22  | 0.14         | 0.15  | 0.18  | 0.16  |
| $\text{K}^+$       | 2.0           | 1.7   | 1.1          | 1.3   | 1.4   | 1.4   |
|                    | 0.05          | 0.04  | 0.03         | 0.03  | 0.03  | 0.04  |
| $\text{HCO}_3^-$   | 178.8         | 149.5 | 106.2        | 106.8 | 113.5 | 123.3 |
|                    | 2.93          | 2.45  | 1.74         | 1.75  | 1.86  | 2.02  |
| $\text{SO}_4^{2-}$ | 12.5          | 13.8  | 18.0         | 17.3  | 25.8  | 14.5  |
|                    | 0.26          | 0.29  | 0.37         | 0.36  | 0.54  | 0.3   |
| $\text{Cl}^-$      | 7.9           | 6.5   | 3.6          | 3.4   | 4.0   | 4.1   |
|                    | 0.22          | 0.18  | 0.10         | 0.10  | 0.11  | 0.12  |
| $\Sigma i$         | 262.3         | 223.3 | 168.2        | 167.8 | 189.2 | 186.4 |
|                    | 6.82          | 5.84  | 4.42         | 4.42  | 5.02  | 4.88  |

**Примечание.** Над чертой – мг/дм<sup>3</sup>, под чертой – мг-экв/дм<sup>3</sup>; станции: 1 – Коприно, 2 – Молога; 3 – Первомайка, 4 – Измайлово 5 – Средний Двор, 6 – Брейтово.

Шекснинское водохранилище весной наполняют преимущественно воды половодья, которые поступают в Шекснинский плес Рыбинского водохранилища в мае–июне (Рыбинское водохранилище, 1972). Это обуславливает более позднее и менее выраженное снижение минерализации воды Шекснинского плеса по сравнению с Моложским. Отличительной чертой Волжского плеса служит повышенное в течение всего года содержание хлоридов и ионов натрия (Рыбинское водохранилище, 1972), что характерно также для современного периода. Концентрация этих ионов остается сравнительно постоянной в различные сезоны года. В центральной части водохранилища сезонные вариации содержания всех главных ионов минимальны.

Таким образом, в течение последних 50 лет произошло некоторое увеличение минерализации воды Рыбинского водохранилища, как по сезонам, так и в целом за год. Существенно уменьшилась вариабельность концентрации всех главных ионов. Отмечено увеличение содержания хлоридиона в 2.5–3 раза, но это не оказывает существенного влияния на величину минерализации, поскольку содержание хлоридиона в воде водохранилища весьма невелико. Заметное снижение отношения Ca/Mg вызвано, вероятно, различными методами определения компонентов. В %-эквивалентном выражении сумма этих ионов осталась практически неизменной. В целом, сезонная динамика и пространственное распределение содержания главных ионов, а также соотношение между ними существенно не изменились.

**Таблица 3.7.** Пространственное распределение и сезонные изменения содержания основных ионов (мг-экв/дм<sup>3</sup>) в Рыбинском водохранилище в вегетационный период 2004–2013 гг.

| Плеса       | HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> | Cl <sup>-</sup> | SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> | Ca <sup>2+</sup> | Mg <sup>2+</sup> | Na <sup>+</sup> | K <sup>+</sup> | Σ <sub>и</sub> |
|-------------|-------------------------------|-----------------|-------------------------------|------------------|------------------|-----------------|----------------|----------------|
| Весна       |                               |                 |                               |                  |                  |                 |                |                |
| Шекснинский | 1.18                          | 0.06            | 0.36                          | 1.02             | 0.46             | 0.09            | 0.03           | 3.19           |
| Моложский   | 1.14                          | 0.06            | 0.20                          | 0.93             | 0.37             | 0.07            | 0.02           | 2.79           |
| Волжский    | 1.80                          | 0.12            | 0.24                          | 1.40             | 0.58             | 0.15            | 0.04           | 4.33           |
| Главный     | 1.78                          | 0.11            | 0.37                          | 1.43             | 0.64             | 0.14            | 0.03           | 4.51           |
| Лето        |                               |                 |                               |                  |                  |                 |                |                |
| Шекснинский | 1.77                          | 0.08            | 0.51                          | 1.51             | 0.70             | 0.13            | 0.03           | 4.72           |
| Моложский   | 2.09                          | 0.07            | 0.24                          | 1.59             | 0.67             | 0.11            | 0.03           | 4.81           |
| Волжский    | 1.96                          | 0.12            | 0.24                          | 1.51             | 0.62             | 0.15            | 0.04           | 4.64           |
| Главный     | 1.80                          | 0.09            | 0.34                          | 1.44             | 0.64             | 0.13            | 0.03           | 4.48           |
| Осень       |                               |                 |                               |                  |                  |                 |                |                |
| Шекснинский | 2.22                          | 0.08            | 0.46                          | 1.76             | 0.79             | 0.16            | 0.04           | 5.52           |
| Моложский   | 2.52                          | 0.11            | 0.33                          | 1.88             | 0.86             | 0.17            | 0.04           | 5.90           |
| Волжский    | 2.10                          | 0.13            | 0.24                          | 1.59             | 0.67             | 0.18            | 0.04           | 4.96           |
| Главный     | 1.72                          | 0.09            | 0.34                          | 1.36             | 0.62             | 0.13            | 0.04           | 4.31           |

### 3.2. Органическое вещество<sup>2</sup>

Органическое вещество (ОВ) накапливается в водоеме в результате привноса со стоком рек (аллохтонное), выделения из донных отложений и продуцирования растительностью (автохтонное), дополнительное количество ОВ поступает с атмосферными осадками и сточными водами. Его

<sup>2</sup> Авторы раздела И.Э. Степанова и Е.М. Бикбулатова



общее содержание зависит также от интенсивности процессов физического удаления и биохимической деструкции.

В Рыбинском водохранилище в годовом балансе ОВ определяющая роль принадлежит речному стоку и продукционным процессам. Преобладание одного над другим зависит, в основном, от температурного режима и объема водного стока в конкретном году. Динамика поступления аллохтонного ОВ в отдельные плесы водоема имеет характерные черты, присущие внутригодовому распределению стока основных притоков: минимумы связаны с меженными периодами, а максимумы – с периодами половодья (Бикбулатова и др., 2006). В 2004–2013 гг. наблюдали заметную неоднородность распределения величины показателей ОВ по акватории водохранилища.

**Цветность воды.** Указывает на присутствие аллохтонного ОВ гумусовой природы. В мае на стандартных станциях размах колебаний цветности обычно составлял 15–25 град. хром-кобальтовой шкалы. В 2004 г. он достигал 60, а в 2013 г. – 40 град. Как правило, максимальные значения (80–140 град.) цветности характерны для западной части Главного плеса (ст. Брейтово), где весной располагалась высокоцветная моложская водная масса. Неоднородность распределения цветности воды сохранялась также в течение летнего периода, но с меньшей амплитудой колебания значений. Осенью различия в содержании гумусовых веществ по акватории водоема незначительны (5–10 градусов). Это объясняют повышенным содержанием окрашенного ОВ в водах притоков (Савина, 1973). Эти воды могут глубоко проникать в водную массу Главного плеса, в летне-осенний период при высокой гидродинамической активности речные окрашенные воды полностью с ней не смешиваются (Рыбинское водохранилище, 1972). Высокие значения цветности характерны для моложской водной массы в пределах Главного плеса водохранилища от его западной границы (ст. Себла) до Первомайских островов (ст. Первомайка). Это обусловлено значительной заболоченностью и облесенностью (60–70% территории) водосборов р. Молога и основного ее притока р. Чагодыща (Гидрометеорологический режим..., 1975). Весенние гумифицированные воды Мологи сохранялись здесь до августа, а затем разбавлялись и вытеснялись меженными менее гумифицированными. Аллохтонным окрашенным ОВ богата также р. Суда, в ее устьевой области (ст. Торово, Ваганиха) цветность достигала 120–160 град.

Величина цветности воды снижалась от весны к осени (табл. 3.8 и 3.9, рис. 3.1) под действием ультрафиолетовых лучей, в результате осаждения гуминовых кислот на взвеси и переносе их в донные отложения, микробных процессов деструкции ОВ, а также увеличения притока слабоокрашенных грунтовых вод. Цветность воды в водохранилище положительно связана с объемом водного стока ( $r = 0.78, p < 0.05$ ).

Для оценки природы органического вещества используют отношение цветности к общему содержанию в воде органического углерода ( $C_v/C_{орг}$ ) (Скопинцев, Гончарова, 1987).

В Рыбинском водохранилище наиболее высокие ( $C_v/C_{орг}$  до 6.64) среднемесячные значения показателя зарегистрированы весной, что свидетельствует о преобладании в общем ОВ соединений гумусовой природы

в этот период. Минимумы ( $C_{\text{в}}/C_{\text{орг}}$  до 2.66) отмечены в конце лета при доминировании автохтонного слабоокрашенного ОВ (рис. 3.2).

**БПК<sub>5</sub>.** В пелагиали водохранилища (стандартные станции) среднемесячное количество лабильной фракции ОВ, определяемое по пятисуточному БПК, не превышало 2 мг О/л. Это характерно для достаточно чистых водоемов. Исключение составили 2010 и 2013 гг., когда наблюдали более высокие его значения: 2.18 мг О/л в июне и 2.47 мг О/л в июле, соответственно. Весь период открытой воды 2013 г. отличался повышенными значениями БПК<sub>5</sub> (в среднем 1.73 мг О/л).

**Таблица 3.8.** Среднемесячные характеристики ОВ воды Рыбинского водохранилища в 2001–2007 гг. (среднее для шести стандартных станций).

| Месяц    | $C_{\text{в}}$ ,<br>град. | БПК <sub>5</sub> ,<br>мг О/л | ХПК,<br>мг О/л | $C_{\text{орг}}$ ,<br>мг/л | БПК <sub>5</sub> /ХПК,<br>% | $C_{\text{орг}}$<br>(по ХПК) | $C_{\text{в}}/C_{\text{орг}}$ | ХПК/С | ЭВ    | СВ,<br>% | Q,<br>кал/л |
|----------|---------------------------|------------------------------|----------------|----------------------------|-----------------------------|------------------------------|-------------------------------|-------|-------|----------|-------------|
| 2001 г.  |                           |                              |                |                            |                             |                              |                               |       |       |          |             |
| июнь     | 59                        | 1.0                          | 32.4           | 12.1                       | 3.3                         | 12.2                         | 4.87                          | 2.68  | 0.02  | 50.3     | 110         |
| июль     | 56                        | 1.6                          | 31.1           | 10.8                       | 5.2                         | 11.6                         | 5.18                          | 2.88  | -0.32 | 54.0     | 106         |
| август   | 55                        | 1.4                          | 34.9           | 12.5                       | 3.8                         | 13.1                         | 4.40                          | 2.79  | 0.19  | 52.3     | 119         |
| сентябрь | 54                        | 3.5                          | 38.2           | 13.6                       | 8.3                         | 14.3                         | 3.97                          | 2.81  | -0.22 | 52.7     | 130         |
| октябрь  | 57                        | 0.7                          | 30.2           | 11.2                       | 2.7                         | 11.3                         | 5.08                          | 2.70  | 0.05  | 50.6     | 102         |
| среднее  | 56                        | 1.6                          | 33.4           | 12.0                       | 4.6                         | 12.5                         | 4.66                          | 2.77  | -0.16 | 51.9     | 114         |
| 2002 г.  |                           |                              |                |                            |                             |                              |                               |       |       |          |             |
| июль     | 49                        | 2.1                          | 35.9           | 10.6                       | 5.4                         | 13.5                         | 4.62                          | 3.39  | -1.09 | 63.6     | 122         |
| август   | 37                        | 1.2                          | 33.8           | 11.7                       | 3.4                         | 12.7                         | 3.16                          | 2.89  | -0.33 | 54.2     | 115         |
| сентябрь | 41                        | 0.8                          | 32.5           | 10.6                       | 2.6                         | 12.2                         | 3.86                          | 3.07  | -0.61 | 57.6     | 111         |
| 2003 г.  |                           |                              |                |                            |                             |                              |                               |       |       |          |             |
| август   | 63                        | 2.1                          | 38.6           | 12.8                       | 5.5                         | 14.4                         | 4.92                          | 3.02  | -0.53 | 56.6     | 131         |
| сентябрь | 61                        | 1.3                          | 33.5           | 13.6                       | 3.9                         | 12.6                         | 4.48                          | 2.46  | 0.31  | 46.1     | 114         |
| 2004 г.  |                           |                              |                |                            |                             |                              |                               |       |       |          |             |
| май      | 97                        | 1.2                          | 36.9           | 14.6                       | 3.4                         | 13.8                         | 6.64                          | 2.53  | 0.20  | 47.4     | 125         |
| июнь     | 86                        | 1.5                          | 41.9           | 16.4                       | 3.6                         | 15.7                         | 5.24                          | 2.55  | 0.17  | 47.8     | 142         |
| июль     | 73                        | 1.5                          | 39.6           | 14.4                       | 3.9                         | 14.8                         | 5.06                          | 2.75  | -0.13 | 51.6     | 134         |
| август   | 76                        | –                            | 41.3           | 15.2                       | –                           | 15.5                         | 5.00                          | 2.71  | -0.07 | 50.8     | 140         |
| сентябрь | 76                        | 1.3                          | 39.6           | 15.1                       | 3.5                         | 14.9                         | 5.03                          | 2.62  | 0.07  | 49.1     | 135         |
| среднее  | 81                        | 1.4                          | 39.7           | 15.1                       | 3.6                         | 14.9                         | 5.39                          | 2.63  | 0.13  | 49.3     | 135         |
| 2005 г.  |                           |                              |                |                            |                             |                              |                               |       |       |          |             |
| май      | 82                        | 1.7                          | 38.9           | 15.3                       | 4.5                         | 14.6                         | 5.35                          | 2.54  | 0.19  | 47.6     | 132         |
| июнь     | 76                        | 1.0                          | 36.9           | 15.5                       | 2.8                         | 13.8                         | 4.90                          | 2.38  | 0.43  | 44.6     | 125         |
| июль     | 51                        | 1.6                          | 40.2           | 19.4                       | 3.8                         | 15.1                         | 2.62                          | 2.07  | 0.89  | 38.8     | 137         |
| август   | 51                        | 1.6                          | 40.2           | 19.4                       | 3.8                         | 15.1                         | 2.62                          | 2.07  | 0.89  | 38.8     | 137         |
| октябрь  | 55                        | 1.2                          | 32.1           | 16.1                       | 3.7                         | 12.0                         | 3.41                          | 1.99  | 1.01  | 37.3     | 111         |
| среднее  | 63                        | 1.4                          | 37.7           | 17.1                       | 3.8                         | 14.1                         | 3.78                          | 2.21  | 0.68  | 41.4     | 108         |
| 2006 г.  |                           |                              |                |                            |                             |                              |                               |       |       |          |             |
| май      | 59                        | 1.28                         | 31.3           | 11.7                       | 4.1                         | 11.7                         | 5.04                          | 2.69  | 0.04  | 50.4     | 106         |
| июнь     | 46                        | 1.30                         | 29.2           | 11.6                       | 4.6                         | 10.9                         | 3.96                          | 2.58  | 0.13  | 48.4     | 99          |
| июль     | 43                        | 1.76                         | 33.3           | 12.4                       | 5.7                         | 12.5                         | 3.46                          | 2.73  | -0.10 | 51.2     | 113         |
| сентябрь | 39                        | 0.80                         | 35.3           | 13.0                       | 2.3                         | 13.2                         | 3.00                          | 2.76  | -0.14 | 51.8     | 120         |
| октябрь  | 40                        | 0.83                         | 31.9           | 13.0                       | 4.0                         | 11.9                         | 3.08                          | 2.47  | 0.29  | 46.3     | 108         |
| среднее  | 45                        | 1.19                         | 32.1           | 12.3                       | 4.1                         | 12.0                         | 3.65                          | 2.65  | 0     | 49.7     | 109         |

Продолжение таблицы 3.8

| Месяц    | Цв.,<br>град. | БПК <sub>5</sub> ,<br>мг О/л | ХПК,<br>мг О/л | С <sub>орг</sub> ,<br>мг/л | БПК <sub>5</sub> /ХПК,<br>% | С <sub>орг</sub><br>(по ХПК) | Цв/<br>С <sub>орг</sub> | ХПК/С | ЭВ    | СВ,<br>% | Q,<br>кал/л |
|----------|---------------|------------------------------|----------------|----------------------------|-----------------------------|------------------------------|-------------------------|-------|-------|----------|-------------|
| 2007 г.  |               |                              |                |                            |                             |                              |                         |       |       |          |             |
| май      | 67            | 1.24                         | 34.6           | 14.8                       | 3.6                         | 12.9                         | 4.52                    | 2.38  | 0.43  | 44.6     | 118         |
| июнь     | 58            | 1.46                         | 35.6           | —                          | 4.2                         | 13.8                         | 4.28                    | —     | —     | —        | 121         |
| июль     | 53            | 1.17                         | 40.1           | 13.6                       | 3.0                         | 15.0                         | 3.89                    | 2.95  | -0.43 | 55.3     | 136         |
| август   | 42            | 1.30                         | 38.0           | 15.5                       | 3.5                         | 14.2                         | 2.71                    | 2.45  | 0.32  | 45.9     | 129         |
| сентябрь | 48            | 1.05                         | 37.6           | 14.4                       | 2.9                         | 14.1                         | 3.33                    | 2.61  | 0.08  | 48.8     | 128         |
| октябрь  | 48            | 1.2                          | 32.6           | —                          | 3.8                         | 12.5                         | —                       | —     | —     | —        | 111         |
| среднее  | 52            | 1.24                         | 36.4           | 14.1                       | 3.5                         | 13.7                         | 3.69                    | 2.58  | 0.13  | 48.4     | 124         |

**Таблица 3.9.** Среднемесячные характеристики ОВ воды Рыбинского водохранилища в 2008–2013 гг. (среднее для шести стандартных станций).

| Месяц    | Цв.,<br>град. | БПК <sub>5</sub> , мг<br>О/л | ХПК, мг<br>О/л | С <sub>орг</sub> взв.,<br>мг/л | БПК <sub>5</sub> /<br>ХПК, % | С <sub>орг</sub> общ.,<br>мг/л | С <sub>орг</sub> взв., % | С <sub>орг</sub> раств.,<br>мг/л | С <sub>орг</sub> раств., % | Цв/С <sub>орг</sub> | Q,<br>кал/л |
|----------|---------------|------------------------------|----------------|--------------------------------|------------------------------|--------------------------------|--------------------------|----------------------------------|----------------------------|---------------------|-------------|
| 2008 г.  |               |                              |                |                                |                              |                                |                          |                                  |                            |                     |             |
| май      | 58            | 1.37                         | 30.8           | —                              | 4.4                          | 11.5                           | —                        | —                                | —                          | 5.04                | 105         |
| июнь     | 58            | 1.45                         | 34.3           | 0.9                            | 4.3                          | 12.8                           | 7.0                      | 11.9                             | 93.0                       | 4.53                | 117         |
| июль     | 49            | 1.25                         | 33.4           | 1.3                            | 3.8                          | 12.5                           | 10.4                     | 11.2                             | 89.6                       | 3.92                | 114         |
| август   | 54            | 1.18                         | 37.1           | 1.2                            | 3.5                          | 13.9                           | 8.5                      | 12.7                             | 91.5                       | 3.88                | 126         |
| сентябрь | 51            | 0.78                         | 37.1           | 1.5                            | 2.1                          | 13.9                           | 10.8                     | 12.4                             | 89.2                       | 3.66                | 135         |
| октябрь  | 51            | 0.81                         | 31.8           | 1.1                            | 2.5                          | 11.9                           | 9.2                      | 10.8                             | 89.2                       | 4.28                | 108         |
| среднее  | 54            | 1.17                         | 34.5           | 1.5                            | 3.5                          | 12.9                           | 9.7                      | 11.6                             | 90.3                       | 4.18                | 117         |
| 2009 г.  |               |                              |                |                                |                              |                                |                          |                                  |                            |                     |             |
| июнь     | 66            | 2.02                         | 39.4           | 1.1                            | 5.2                          | 14.8                           | 8.1                      | 13.7                             | 91.9                       | 4.45                | 134         |
| июль     | 58            | 1.14                         | 37.6           | 1.5                            | 3.1                          | 14.4                           | 10.4                     | 12.9                             | 89.6                       | 4.02                | 128         |
| август   | 54            | 1.16                         | 38.6           | 1.4                            | 3.0                          | 14.3                           | 9.8                      | 12.9                             | 90.2                       | 3.77                | 131         |
| сентябрь | 51            | 0.78                         | 37.1           | 1.5                            | 2.1                          | 13.9                           | 10.8                     | 12.4                             | 89.2                       | 3.66                | 126         |
| октябрь  | 50            | 1.20                         | 40.1           | 2.2                            | 3.0                          | 15                             | 14.7                     | 13.8                             | 85.3                       | 3.33                | 136         |
| среднее  | 56            | 1.26                         | 38.6           | 1.5                            | 3.3                          | 14.5                           | 10.7                     | 13.4                             | 89.2                       | 3.84                | 131         |
| 2010 г.  |               |                              |                |                                |                              |                                |                          |                                  |                            |                     |             |
| май      | 68            | 0.91                         | 33.6           | 0.35                           | 2.8                          | 12.6                           | 2.78                     | 12.3                             | 97.2                       | 5.51                | 114         |
| июнь     | 60            | 1.43                         | 32.8           | 0.7                            | 4.4                          | 12.3                           | 5.69                     | 11.6                             | 94.3                       | 4.87                | 112         |
| июль     | 58            | 2.18                         | 32.5           | 1.6                            | 6.7                          | 12.2                           | 13.1                     | 10.6                             | 86.9                       | 4.75                | 111         |
| август   | 51            | 1.23                         | 37.6           | 0.9                            | 3.6                          | 14.1                           | 6.4                      | 13.2                             | 93.6                       | 4.26                | 128         |
| сентябрь | 55            | 1.38                         | 43.5           | 2.0                            | 3.2                          | 16.3                           | 12.2                     | 14.3                             | 87.8                       | 3.23                | 148         |
| октябрь  | 45            | 1.23                         | 35.4           | —                              | 3.5                          | 13.3                           | —                        | —                                | —                          | 3.38                | 120         |
| среднее  | 57            | 1.39                         | 35.4           | 1.1                            | 4.0                          | 13.3                           | 8.3                      | 12.1                             | 91.7                       | 4.28                | 120         |
| 2011 г.  |               |                              |                |                                |                              |                                |                          |                                  |                            |                     |             |
| май      | 65            | 1.03                         | 35.8           | 0.9                            | 2.87                         | 13.4                           | 6.7                      | 12.5                             | 93.3                       | 4.85                | 122         |
| июнь     | 58            | 1.33                         | 35.9           | 1.1                            | 3.70                         | 13.5                           | 8.1                      | 12.4                             | 91.9                       | 4.29                | 122         |
| июль     | 47            | 1.71                         | 36.1           | 1.9                            | 4.72                         | 13.5                           | 13.7                     | 11.6                             | 86.3                       | 3.48                | 123         |
| август   | 44            | 1.78                         | 34.8           | 2.7                            | 5.19                         | 13.1                           | 21.8                     | 9.7                              | 78.2                       | 3.37                | 118         |
| сентябрь | 47            | 1.45                         | 37.8           | 1.9                            | 3.81                         | 14.2                           | 13.3                     | 11.4                             | 86.7                       | 3.31                | 129         |
| среднее  | 52            | 1.46                         | 36.1           | 1.7                            | 4.06                         | 13.5                           | 12.7                     | 11.5                             | 87.3                       | 3.86                | 123         |
| 2012 г.  |               |                              |                |                                |                              |                                |                          |                                  |                            |                     |             |
| май      | 68            | 1.80                         | 36.6           | 1.4                            | 4.92                         | 13.7                           | 10.2                     | 12.3                             | 89.8                       | 4.96                | 124         |
| июнь     | 69            | 1.37                         | 36.2           | 1.3                            | 3.81                         | 13.6                           | 9.6                      | 12.3                             | 90.4                       | 5.07                | 123         |
| июль     | 51            | 1.79                         | 33.6           | 1.6                            | 5.33                         | 12.6                           | 12.7                     | 11.0                             | 87.3                       | 4.05                | 114         |
| август   | 46            | 1.44                         | 37.0           | 1.6                            | 3.89                         | 13.9                           | 11.5                     | 12.3                             | 88.5                       | 3.31                | 126         |

Продолжение таблицы 3.9

| Месяц    | Цв.,<br>град. | БПК <sub>5</sub> , мг<br>О/л | ХПК, мг<br>О/л | C <sub>орг</sub> взв.,<br>мг/л | БПК <sub>5</sub> /<br>ХПК, % | C <sub>орг</sub> общ.,<br>мг/л | C <sub>орг</sub> взв., % | C <sub>орг</sub> раств.,<br>мг/л | C <sub>орг</sub> раств., % | Цв/C <sub>орг</sub> | Q,<br>кал/л |
|----------|---------------|------------------------------|----------------|--------------------------------|------------------------------|--------------------------------|--------------------------|----------------------------------|----------------------------|---------------------|-------------|
| сентябрь | 42            | 0.84                         | 35.0           | 1.1                            | 2.40                         | 13.1                           | 8.4                      | 12.0                             | 91.6                       | 3.16                | 119         |
| октябрь  | 37            | 0.68                         | 33.6           | 0.7                            | 3.02                         | 12.6                           | 5.6                      | 11.9                             | 94.4                       | 2.93                | 114         |
| среднее  | 52            | 1.32                         | 35.3           | 1.2                            | 3.9                          | 13.2                           | 9.6                      | 12.0                             | 90.3                       | 3.91                | 120         |
| 2013 г.  |               |                              |                |                                |                              |                                |                          |                                  |                            |                     |             |
| май      | 89            | 1.34                         | 36.7           | 0.8                            | 3.13                         | 13.4                           | 5.5                      | 12.6                             | 94.5                       | 6.64                | 125         |
| июнь     | 69            | 2.47                         | 36.0           | 1.2                            | 6.79                         | 13.5                           | 8.9                      | 12.3                             | 91.1                       | 5.11                | 122         |
| июль     | 63            | 2.37                         | 41.3           | 1.6                            | 5.08                         | 15.5                           | 10.3                     | 13.9                             | 89.7                       | 4.06                | 140         |
| август   | 56            | 1.78                         | 40.7           | 1.6                            | 4.68                         | 15.3                           | 10.5                     | 13.7                             | 89.5                       | 3.66                | 138         |
| сентябрь | 42            | 1.27                         | 35.8           | 2.3                            | 4.43                         | 13.4                           | 17.2                     | 11.1                             | 82.8                       | 3.13                | 122         |
| октябрь  | 38            | 1.22                         | 34.8           | 2.4                            | 3.64                         | 13.1                           | 18.3                     | 10.7                             | 81.7                       | 2.90                | 118         |
| среднее  | 59            | 1.74                         | 37.0           | 1.7                            | 4.62                         | 13.9                           | 12.2                     | 12.2                             | 87.8                       | 4.24                | 126         |

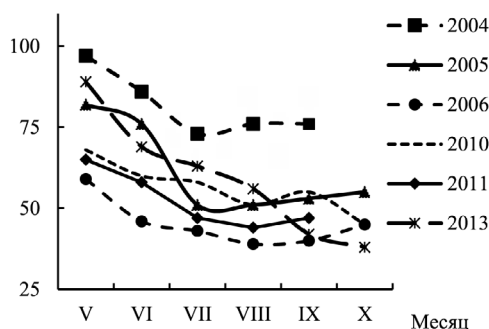


Рис. 3.1. Сезонная динамика цветности в Рыбинском водохранилище в 2004–2013 гг. (среднее по шести стандартным станциям).

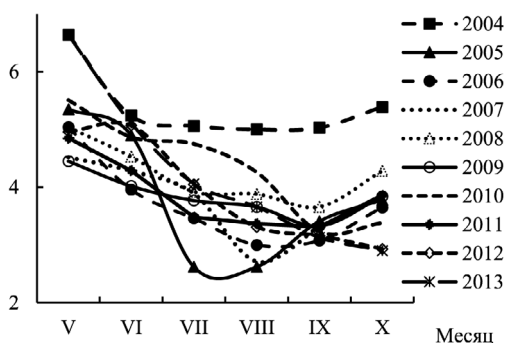


Рис. 3.2. Сезонная динамика отношения Цв/C<sub>орг</sub> в воде Рыбинского водохранилища в 2004–2013 гг. (среднее по шести стандартным станциям).

В июле аномально жаркого 2010 г. на акватории водохранилища отмечен наиболее высокий уровень БПК<sub>5</sub>. За исключением нескольких станций Главного плеса (Наволоч, Волково и Всехсвятское) значения показателя были >2 мг О/л, а в Шекснинском плесе достигали 5 мг О/л. Для вод рек Кошта и Ягорба, протекающих через г. Череповец, характерно наиболее высокое

содержание лабильного ОВ. Это является прямым следствием попадания в воду загрязнений органического характера. БПК<sub>5</sub> здесь в 2–3 раза превышает ПДК по этому показателю.

Величина БПК<sub>5</sub> в открытом водохранилище (стандартные станции) в течение вегетационного периода прямо зависела от температуры воды ( $r = 0.65, p < 0.05$ ) (рис. 3.3). При изменении температуры происходили либо стимуляция развития планктона, либо его угнетение. В результате процессов метаболизма гидробионтов и деструкции отмерших клеток водная среда обогащалась лабильным ОВ. Среднесезонное (май–октябрь) содержание лабильного ОВ также тесно положительно коррелировало с температурой воды водохранилища ( $r = 0.70, p < 0.05$ ).

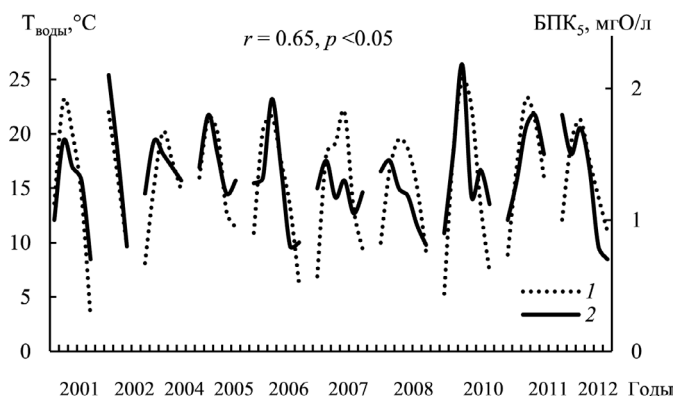


Рис. 3.3. Зависимость среднемесячных значений БПК<sub>5</sub> от температуры воды. 1 – БПК<sub>5</sub> мгО/л, 2 – температура, °С.

Вклад лабильного ОВ в его общее содержание в воде был минимальным (1%) зимой в центре водохранилища (ст. Измайлово, март 2008 г.) и максимальным (17%) в районе выпуска промстоков г. Череповец (июль того же года). Для сравнения, среднее количество лабильной фракции ОВ, рассчитанное по данным 152 непосредственных анализов в средние по водности годы (1981–1982 гг.), составляет 4.2% от общего его содержания (Бикбулатова и др., 2006). Близкие значения характерны и для современного периода, их можно рассматривать как региональную константу, которая позволяет оценить качественный состав ОВ и его динамику.

**Органический углерод.** Общее содержание  $C_{орг}$  в воде водохранилища варьировало в пределах 7.7–23.7 мг/л. (табл. 3.8 и 3.9). Максимальные его концентрации отмечали в речных плесах Моложском (ст. Противье, Себла) и Шекнинском (ст. Ваганиха, Торово, Кошта), а также в западной части Главного плеса (ст. Брейтово), на тех участках, где велико содержание ОВ аллохтонного происхождения: индекс Цв/ $C_{орг}$  5–6.5.

Органический углерод в водоеме, в основном (>70%), находился в растворенном состоянии. Количество углерода во взвешенном веществе составляло 0.3–5.2 мг/л или 3–30% общего содержания  $C_{орг}$ . Минимальные его значения приходились на начало мая 2010 г. (0.3–0.4 мг/л или 2–4%), а максимальные отмечали в летние месяцы. В октябре происходило снижение

количества органического углерода во взвешенном веществе вследствие снижения обилия планктона и деструкции ОВ.

**ХПК и физиологическая калорийность ОВ.** Общее содержание ОВ, рассчитанное по химическому потреблению кислорода (ХПК), варьировало в широких пределах (20–70 мг О/л) (табл. 3.8 и 3.9). Максимальных значений оно достигало в Моложском (ст. Противье, Себла) и Шекснинском плесах водохранилища (ст. Кошта, Торово, реки Кошта и Ягорба в черте промзоны г. Череповца), а также в западной части Главного плеса (ст. Первомайка).

В 2001–2013 гг. в пелагиали водохранилища (стандартные станции) средневегетационные значения общего содержания ОВ (по ХПК) варьировали незначительно (32.1–39.6 мг О/л.). Величина ХПК положительно коррелировала с объемом водного стока ( $r = 0.66$ ,  $p < 0.05$ ). Также установлена прямая корреляционная связь между средним за период открытой воды уровнем цветности и ХПК ( $r = 0.80$ ,  $p < 0.05$ ).

Физиологическая калорийность ( $Q$ , кал/л) – это энергия, образующаяся на первой стадии бактериального разложения ОВ, в результате которого из мертвого органического материала образуются  $CO_2$ ,  $H_2O$  и  $NH_3$ . Ее легко рассчитать по величине ХПК. В водохранилище  $Q$  варьировала от 68 до 238 кал/л, максимальные значения наблюдали на перечисленных выше станциях с высоким уровнем ХПК.

**Электрохимическая валентность углерода ОВ, кислородный коэффициент и степень восстановленности ОВ.** Для вычисления степени восстановленности/окисленности ОВ природных вод необходимо знать их элементный состав. В зависимости от содержания атомов водорода и атомов кислорода, соединение будет в разной степени восстановленным. Электрохимическая валентность (ЭВ) углерода ОВ изменяется от -4 до +4: минимальная ЭВ свойственна метану ( $NH_3$ ), а максимальная – свободной углекислоте ( $CO_2$ ). Другим соединениям углерода соответствуют промежуточные значения ЭВ. ОВ высокой степени восстановленности (СВ) характеризуется повышенной лабильностью и, как следствие, хорошей способностью к усвоению различными водными организмами. В водах с ОВ такого состава повышено БПК, это характерно для водоемов с малой самоочищающей способностью.

Для оценки степени окисленности/восстановленности ОВ используют кислородный эквивалент (КЭ), представляющий отношение ХПК/С. КЭ в различных природных водах неодинаков, следовательно, различается ЭВ углерода ОВ и степень его восстановленности. В 2001–2007 гг. по всей акватории водохранилища КЭ варьировал от 1.4 до 4.1. Это близко к данным 1964 г. (1.5–4.1) (Скопинцев, Ларионов, 1979). Такие колебания величины КЭ свидетельствуют о том, что в составе ОВ вод отдельных участков водохранилища имеются существенные различия. СВ в органическом комплексе вод водохранилища обычно составляет 45–55%, что близко к глюкозе, некоторым гуминовым и фульвокислотам. В отдельных случаях наблюдали более восстановленное ОВ (СВ 55–70%) и менее восстановленное (СВ 32–45%).

В 2004 г. проведено подробное исследование спектра ОВ вод Волжского плеса водохранилища на двух станциях по руслу Волги (Коприно и Глебово), а также в устье малой р. Сутка. С осенним паводком предыдущего

года в водохранилище и его притоки поступило значительное количество окрашенных гумусовых веществ. Их содержание в водоеме сохранялось на высоком уровне всю зиму, о чем свидетельствовала цветность воды. Так, на ст. Коприно в середине марта цветность (80 град.) и общее содержание ОВ (14 мг/л) были необычно высокими для этого времени года. С началом половодья цветность продолжала расти и к середине мая достигла 110 град. (табл. 3.10). В течение всего вегетационного периода 2004 г. регистрировали повышенную цветность и суммарное содержание ОВ. Это можно объяснить значительным поступлением аллохтонного растворенного окрашенного ОВ в Волжский плес, поскольку данный год был многоводным. Приток в водохранилище был почти на 40% выше среднесезонного (см. главу 2). Первичная продукция фитопланктона, напротив, была не велика 0.6–0.7 г С/(м<sup>3</sup> сут) (Бикбулатова и др., 2005).

**Таблица 3.10.** Характеристики органического вещества в воде Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 2004 г.

| Сезон (мес)    | Цветность, град. | БПК <sub>5</sub> , мгО/л | Сорг.общ., мг/л |
|----------------|------------------|--------------------------|-----------------|
| Весна (V)      | 90–110           | 1.2–2.7                  | 13.2–16.1       |
|                | 102              | 1.5                      | 14.4            |
| Лето (VI–VIII) | 60–100           | 1.4–1.9                  | 12.5–16.2       |
|                | 80               | 1.7                      | 14.5            |
| Осень (IX–X)   | 55–70            | 0.7–2.4                  | 14.9–17.7       |
|                | 65               | 1.3                      | 16.3            |

**Примечание.** Над чертой – минимум–максимум, под чертой – среднее.

Материалы 2001–2013 гг. свидетельствуют об увеличении суммарного содержания ОВ в воде Рыбинского водохранилища по сравнению с таковым в предыдущие годы. В современный период среднесезонное количество  $C_{\text{орг}}$  варьировало в пределах 12.3–17.4 мг/л (табл. 3.8 и 3.9). Тогда как в 1981–1982 гг. его концентрация была заметно ниже (10.8–11.4 мг/л) (Бикбулатова, Степанова, 2014).

### 3.3. Биогенные элементы и оценка трофического статуса экосистемы<sup>3</sup>

Содержание биогенных элементов в воде водохранилищ служит одним из важных показателей экологического состояния их экосистем. При стабильном гидрологическом режиме и небольших суточных колебаниях температуры изменение соотношения соединений азота и фосфора может быть результатом множества одновременно протекающих биохимических процессов. Важную роль среди подобных процессов играют ферментативный гидролиз белков и полипептидов в растворе и взвешях; дезаминирование растворенного и клеточного органического вещества с выделением аммония; окисление аммония, нитритов и других промежуточных соединений, образующихся при бактериальной деструкции органических форм азота; ассимиляция аммония, нитритов, нитратов автотрофами и гетеротрофными организмами;

<sup>3</sup> Авторы раздела И.Э. Степанова и Е.М. Бикбулатова

редукция нитратов и нитритов денитрифицирующими бактериями; фиксация атмосферного азота водорослями и бактериями. Соотношение различных форм биогенных элементов определяют направленность происходящих в водоеме биохимических процессов, указывают на возможность лимитирования первичной продукции тем или иным элементом и позволяют оценить трофический статус водоема. Амплитуда сезонных колебаний абсолютного и относительного содержания нитратов может служить одним из показателей эвтрофирования водного объекта. В 2001–2012 гг. в воде Рыбинского водохранилища зарегистрированы сильные межгодовые и сезонные колебания всех форм азота и фосфора, а также их соотношений (табл. 3.11 и 3.12).

**Сезонная динамика биогенных элементов.** В 2001–2012 гг. наблюдали некоторые общие сезонные закономерности изменения содержания ряда форм азота и фосфора в воде водохранилища. В частности, концентрация нитратов была минимальна летом в период вегетации растений, к осени она увеличивалась и достигала максимума в конце зимы, когда фактически лабильные органические азотсодержащие вещества полностью разлагались. При этом в процессе нитрификации неорганические соединения азота переходили в наиболее окисленную нитратную форму.

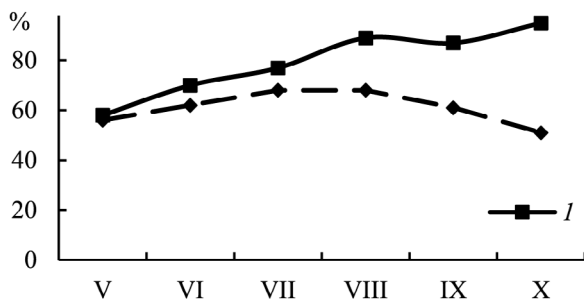
**Таблица 3.11.** Среднемноголетнее содержание различных форм азота (мг N/л), фосфора (мг P/л) и их соотношения в воде Рыбинского водохранилища в 2001–2012 гг.

| Показатель | $\text{NH}_4^+$ | $\text{NO}_2^-$ | $\text{NO}_3^-$ | $\text{N}_{\text{общ}}$ | $\text{P}_{\text{мин}}$ | $\text{P}_{\text{общ}}$ | N/P  | $\text{N}_{\text{мин}}$ | $\text{N}_{\text{орг}}$ | $\frac{\text{N}_{\text{мин}}}{\text{N}_{\text{орг}}}$ | $\frac{\text{N}_{\text{орг}}}{\text{N}_{\text{общ}}}$ | $\frac{\text{N}_{\text{мин}}}{\text{N}_{\text{общ}}}$ | $\frac{\text{P}_{\text{мин}}}{\text{P}_{\text{общ}}}$ |
|------------|-----------------|-----------------|-----------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|------|-------------------------|-------------------------|---|---|---|---|
| среднее    | 0.062           | 0.005           | 0.14            | 0.93                    | 0.035                   | 0.061                   | 17.0 | 0.23                    | 0.72                    | 0.42  | 0.75  | 0.41  | 0.38  |
| min        | 0.007           | 0               | 0               | 0.01                    | 0.002                   | 0.009                   | 3.0  | 0.003                   | 0.01                    | 0.01  | 0.17  | 0.01  | 0.02  |
| max        | 0.410           | 0.180           | 1.04            | 4.83                    | 0.115                   | 0.245                   | 56.8 | 1.04                    | 3.19                    | 5.03  | 0.99  | 0.96  | 0.92  |

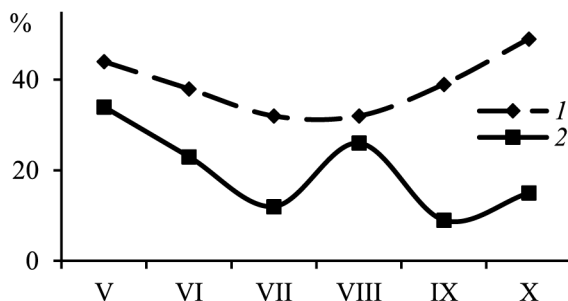
**Таблица 3.12.** Среднемесячное содержание различных форм азота (мг N/л), фосфора (мг P/л) и их соотношения в воде Рыбинского водохранилища в 2001–2012 гг.

| Показатель/<br>Мес. | $\text{NH}_4^+$ | $\text{NO}_2^-$ | $\text{NO}_3^-$ | $\text{N}_{\text{общ}}$ | $\text{P}_{\text{мин}}$ | $\text{P}_{\text{общ}}$ | N/P  | $\text{N}_{\text{мин}}$ | $\text{N}_{\text{орг}}$ | $\frac{\text{N}_{\text{мин}}}{\text{N}_{\text{орг}}}$ | $\frac{\text{N}_{\text{орг}}}{\text{N}_{\text{общ}}}$ | $\frac{\text{N}_{\text{мин}}}{\text{N}_{\text{общ}}}$ | $\frac{\text{P}_{\text{мин}}}{\text{P}_{\text{общ}}}$ |
|---------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|------|-------------------------|-------------------------|---|---|---|---|
| Среднее/V           | 0.05            | 0.005           | 0.34            | 0.99                    | 0.021                   | 0.048                   | 21.3 | 0.45                    | 0.57                    | 0.92  | 0.58  | 0.44  | 0.44  |
| min                 | 0.01            | 0               | 0.04            | 0.34                    | 0.005                   | 0.019                   | 8.5  | 0.12                    | 0.12                    | 0.13  | 0.18  | 0.12  | 0.13  |
| max                 | 0.20            | 0.046           | 0.96            | 3.25                    | 0.055                   | 0.080                   | 50.0 | 1.04                    | 2.43                    | 3.46  | 0.88  | 1.18  | 0.93  |
| Среднее/VI          | 0.06            | 0.007           | 0.23            | 1.02                    | 0.018                   | 0.048                   | 22.9 | 0.31                    | 0.71                    | 0.63  | 0.70  | 0.33  | 0.38  |
| min                 | 0.01            | 0.001           | 0.06            | 0.42                    | 0.004                   | 0.009                   | 8.0  | 0.10                    | 0.07                    | 1.12  | 0.17  | 0.11  | 0.13  |
| max                 | 0.20            | 0.023           | 0.88            | 2.2                     | 0.062                   | 0.092                   | 47.8 | 1.00                    | 1.80                    | 5.03  | 0.89  | 0.83  | 0.83  |
| Среднее/VII         | 0.06            | 0.008           | 0.11            | 0.94                    | 0.020                   | 0.063                   | 15.6 | 0.19                    | 0.72                    | 0.33  | 0.77  | 0.22  | 0.32  |
| min                 | 0.01            | 0               | 0               | 0.30                    | 0.004                   | 0.020                   | 5.0  | 0.03                    | 0.10                    | 0.02  | 0.35  | 0.22  | 0.04  |
| max                 | 0.15            | 0.018           | 0.43            | 4.83                    | 0.063                   | 0.243                   | 18.0 | 0.61                    | 4.22                    | 1.88  | 0.98  | 0.65  | 0.86  |
| Среднее/VIII        | 0.07            | 0.004           | 0.23            | 0.88                    | 0.022                   | 0.065                   | 14.8 | 0.19                    | 0.78                    | 0.17  | 0.89  | 0.12  | 0.32  |
| min                 | 0.007           | 0               | 0               | 0.40                    | 0.005                   | 0.024                   | 4.4  | 0.01                    | 0.26                    | 0.01  | 0.38  | 0.01  | 0.04  |
| max                 | 0.23            | 0.018           | 0.07            | 2.01                    | 0.220                   | 0.245                   | 54.2 | 8.06                    | 1.93                    | 1.61  | 1.00  | 0.22  | 0.86  |
| Среднее/IX          | 0.06            | 0.003           | 0.09            | 1.02                    | 0.026                   | 0.067                   | 17.2 | 0.014                   | 0.89                    | 0.20  | 0.87  | 0.15  | 0.39  |
| min                 | 0.01            | 0               | 0.39            | 0.34                    | 0.005                   | 0.176                   | 4.9  | 0.01                    | 0.20                    | 0.01  | 0.51  | 0.01  | 0.04  |
| max                 | 0.28            | 0.020           | 0.004           | 2.75                    | 0.095                   | 0.012                   | 79.2 | 0.48                    | 2.70                    | 0.95  | 0.99  | 0.49  | 0.96  |
| Среднее/X           | 0.06            | 0.004           | 0.14            | 0.93                    | 0.065                   | 0.14                    | 20.5 | 0.14                    | 0.88                    | 0.26  | 0.95  | 0.17  | 0.49  |
| min                 | 0.009           | 0               | 0.006           | 0.36                    | 0.002                   | 0.002                   | 0.2  | 0.01                    | 0.02                    | 0.01  | 0.34  | 0.01  | 0.04  |
| max                 | 0.16            | 0.017           | 0.87            | 3.62                    | 0.197                   | 1.43                    | 181  | 0.090                   | 3.22                    | 1.96  | 0.99  | 0.66  | 0.90  |





**Рис. 3.4.** Сезонная динамика доли органического азота ( $N_{\text{орг.}}/N_{\text{общ.}}$ , 1) и органического фосфора ( $P_{\text{орг.}}/P_{\text{общ.}}$ , 2) в воде Рыбинского водохранилища в 2001–2012 гг.



**Рис. 3.5.** Сезонная динамика доли фосфатов ( $PO_4/P_{\text{общ.}}$ , 1) и нитратов ( $NO_3/N_{\text{общ.}}$ , 2) в воде Рыбинского водохранилища в 2001–2012 гг.

Концентрация нитритов и их доля в общем содержании азота в летний период снижалась до нуля фактически на всей акватории водохранилища. Содержание органического азота при массовом развитии водорослей сильно возрастало, его доля в августе–октябре превышала 80% (рис. 3.4). Напротив, доля органического фосфора в его общем содержании осенью снижалась (рис. 3.4). Минимальную долю фосфатов в общем содержании фосфора отмечали в июле–августе (рис. 3.5).

Доля нитратов в общем содержании азота снижалась от весны к лету в 2–4 раза (рис. 3.5), их абсолютное содержание – в 1.5–4 раза (табл. 3.12). Уменьшение концентрации нитратов в вегетационный период являлось следствием их потребления фитопланктоном и бактериями. Деструкция ОВ усиливается при массовом отмирании планктонных организмов, при этом в воде водохранилища резко уменьшается содержание свободного молекулярного кислорода, и локально формируются микроаэрофильные или анаэробные условия. В этом случае бактерии-денитрификаторы используют на окисление ОВ связанный кислород нитратов, тем самым существенно понижая его концентрацию. Подробно сезонная динамика форм азота и фосфора в различных участках водохранилища проанализирована по данным стандартных наблюдений на шести станциях, их описание представлено в главе 1 (табл. 1.1).

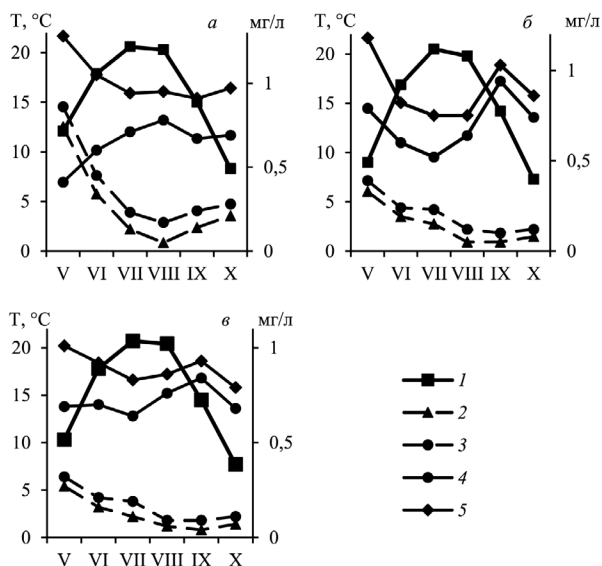
**Весна.** Воды рек, питающих водохранилище, и водные массы его плесов существенно различаются по химическим и физическим свойствам. Вследствие этого весной на отдельных участках акватории длительное время сохраняются обособленные водные массы. Волжская водная масса значительно отличается от вод других плесов по содержанию общего азота и соотношению его форм (Степанова и др., 2013).

В мае в Волжском плесе (ст. Коприно) минеральные формы азота преобладали над органическими (до 75%  $N_{\text{общ}}$ ). Сумма нитратного и аммонийного азота была наибольшей для всего периода открытой воды. Уровень нитратов достигал 0.95 мг/л, нитритов – 0.007 мг/л. На выходе из плеса (ст. Молога) количество минерального азота весной незначительно отличалось от такового на ст. Коприно. В мае этот участок заполнен зимними волжскими водами, которые распространяются к центру водохранилища сильнее, чем в периоды с меньшим притоком вод (Рыбинское водохранилище..., 1972). В Главном плесе процентное содержание неорганического азота было значительно ниже (45–60%  $N_{\text{общ}}$ ), а концентрация нитритов и нитратов меньше в 1.5–3.5 раза. Максимальная концентрация фосфатов весной также отмечена в волжских водах. На ст. Коприно она достигала 0.041 мг Р/л, что выше по сравнению с Главным плесом в 2–3.5 раза. Таким образом, в Волжской водной массе концентрация азота и фосфора весной, а также в течение почти всего года значительно выше, чем в других плесах водохранилища.

**Лето.** В это время воды различных участков водоема по химическому составу и физическим свойствам довольно однородны. Только в начале лета в Волжском плесе (ст. Коприно) немного повышено содержание нитратов и нитритов, следствием этого служила более высокая доля неорганического азота в его общем количестве (60%  $N_{\text{общ}}$ ). На ст. Молога концентрация минеральных форм азота не отличалась от наблюдаемой в Главном плесе (35–40%  $N_{\text{общ}}$ ). Содержание органического азота в период массового развития водорослей сильно возрастало, его доля в некоторых случаях достигала 95%.

**Осень.** В этот период значительно уменьшается интенсивность фотосинтеза и усиливаются деструкционные процессы, что сопровождается выделением в воду ионов аммония, которые являются субстратом для нитрифицирующих бактерий. К концу сентября – началу октября концентрация нитратов на всех станциях открытого водохранилища повышалась до 0.05–0.08 мг N/л.

**Зима.** Зимой содержание минеральных форм биогенных элементов постепенно возрастало, особенно заметно нитратов: до 0.5 мг N/л на ст. Коприно в феврале. В конце зимы воды водохранилища отличались пониженным уровнем общего и органического азота, последний составлял <50%  $N_{\text{общ}}$ . Различия между водами отдельных плесов по общему содержанию азота и по соотношению его минеральных форм возрастали к концу подледного периода. Зимой концентрация минерального азота и фосфора в Волжском плесе много выше, чем в других плесах водохранилища (Трифопова, 1974).



**Рис. 3.6.** Сезонная динамика среднего многолетнего содержания соединений азота и температуры воды Рыбинского водохранилища. Плесы: а – Волжский (ст. Коприно), б, в – Главный (ст. Наволок, б и Брейтово, в); 1 – температура воды, 2 – NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, 3 – N<sub>мин</sub>, 4 – N<sub>орп</sub>, 5 – N<sub>общ</sub>.

**Таблица 3.13.** Распределение биогенных элементов в Рыбинском водохранилище в 2007–2009 гг.

| Плес          | NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> ,<br>мг N/л | NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> ,<br>мг N/л | N <sub>общ</sub> ,<br>мг N/л | PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> ,<br>мкг P/л | P <sub>общ</sub> ,<br>мкг P/л |
|---------------|--|--|------------------------------|--|-------------------------------|
| июль 2007     |  |  |                              |  |                               |
| Волжский      | 0.007                                    | 0.051                                    | 1.77                         | 0.048                                      | 0.143                         |
| Главный       | 0.001                                    | 0.034                                    | 1.45                         | 0.030                                      | 0.101                         |
| Моложский     | 0  | 0.013                                    | 1.42                         | 0.022                                      | 0.064                         |
| Шекснинский   | 0.010                                    | 0.089                                    | 3.10                         | 0.079                                      | 0.184                         |
| июль 2008     |  |  |                              |  |                               |
| Волжский      | 0.008                                    | 0.25                                     | 0.86                         | 0.027                                      | 0.060                         |
| Главный       | 0.001                                    | 0.11                                     | 0.62                         | 0.012                                      | 0.029                         |
| Моложский     | 0.001                                    | 0.05                                     | 0.73                         | 0.03                                       | 0.059                         |
| Шекснинский   | 0.008                                    | 0.15                                     | 1.51                         | 0.045                                      | 0.080                         |
| июль 2008     |  |  |                              |  |                               |
| Волжский      | 0.005                                    | 0.07                                     | 0.86                         | 0.027                                      | 0.059                         |
| Главный       | 0.003                                    | 0.045                                    | 0.71                         | 0.011                                      | 0.036                         |
| Моложский     | 0  | 0.016                                    | 0.73                         | 0.038                                      | 0.070                         |
| Шекснинский   | 0.029                                    | 0.174                                    | 1.77                         | 0.048                                      | 0.079                         |
| август 2009   |  |  |                              |  |                               |
| Волжский      | 0.003                                    | 0.15                                     | 0.49                         | 0.040                                      | 0.060                         |
| Главный       | 0.003                                    | 0.046                                    | 0.65                         | 0.011                                      | 0.056                         |
| Моложский     | 0.000                                    | 0.014                                    | 0.54                         | 0.015                                      | 0.038                         |
| Шекснинский   | 0.025                                    | 0.093                                    | 0.76                         | 0.034                                      | 0.053                         |
| сентябрь 2009 |  |  |                              |  |                               |
| Волжский      | 0.005                                    | 0.030                                    | 0.70                         | 0.053                                      | 0.088                         |
| Главный       | 0.003                                    | 0.018                                    | 0.58                         | 0.015                                      | 0.068                         |
| Моложский     | 0  | 0.006                                    | 0.42                         | 0.026                                      | 0.078                         |
| Шекснинский   | 0.005                                    | 0.084                                    | 0.61                         | 0.029                                      | 0.082                         |

Содержание минерального и органического азота, а также фосфатов тесно связано с сезонным ходом температуры воды. Особенно тесная связь выявлена для соединений азота (рис. 3.6). В динамике прочих соединений биогенных элементов не выявлено связи с сезонным изменением температуры.

В 2001–2012 гг. выявлено загрязнение органическими и неорганическими соединениями фосфора и азота нижней части Шекснинского плеса водохранилища, прилегающей к г. Череповцу. В воде рек Кошта и Ягорба концентрация биогенных элементов, содержание неорганических форм азота и фосфора, а также их доля в общем количестве этих элементов в несколько раз превышали значения, характерные для Шекснинского плеса и водохранилища в целом. В нижней части Шекснинского плеса (ст. Любец) концентрация неорганических форм азота и фосфора была сходной с таковой в Главном плесе. Распределение биогенных элементов по плесам водоема показано в табл. 3.13.

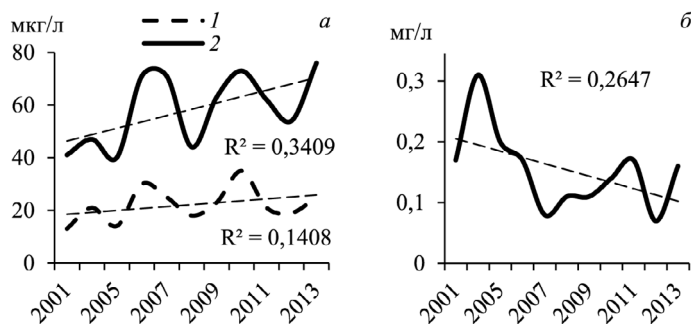
**Таблица 3.14.** Многолетняя динамика биогенных элементов в 2001–2013 гг. (мг N/л и мкг P/л).

| Год     | $\text{NH}_4^+$ | $\text{NO}_2^-$ | $\text{NO}_3^-$ | $\text{N}_{\text{мин}}$ | $\text{N}_{\text{орг}}$ | $\text{NO}_3^-/\text{N}_{\text{мин}} \%$ | $\text{N}_{\text{общ}}$ | $\text{P}_{\text{мин}}$ | $\text{P}_{\text{общ}}$ |
|---------|-----------------|-----------------|-----------------|-------------------------|-------------------------|--|-------------------------|-------------------------|-------------------------|
| 2001    | 0.08            | 0.007           | 0.17            | 0.33                    | 0.68                    | 51                                       | 0.94                    | 13                      | 41                      |
| 2004    | 0.06            | 0.007           | 0.31            | 0.38                    | 0.52                    | 82                                       | 0.96                    | 21                      | 47                      |
| 2005    | 0.08            | 0.004           | 0.20            | 0.32                    | 0.64                    | 62                                       | 0.95                    | 14                      | 40                      |
| 2006    | 0.09            | 0.005           | 0.17            | 0.27                    | 0.71                    | 64                                       | 0.97                    | 30                      | 71                      |
| 2007    | 0.09            | 0.003           | 0.08            | 0.20                    | 1.09                    | 41                                       | 1.29                    | 25                      | 71                      |
| 2008    | 0.06            | 0.005           | 0.11            | 0.18                    | 0.56                    | 62                                       | 0.73                    | 18                      | 44                      |
| 2009    | 0.04            | 0.007           | 0.11            | 0.16                    | 0.54                    | 70                                       | 0.70                    | 23                      | 63                      |
| 2010    | 0.05            | 0.006           | 0.14            | 0.20                    | 0.66                    | 71                                       | 0.86                    | 35                      | 73                      |
| 2011    | 0.04            | 0.005           | 0.17            | 0.21                    | 1.12                    | 78                                       | 1.32                    | 21                      | 62                      |
| 2012    | 0.09            | 0.005           | 0.07            | 0.16                    | 0.73                    | 40                                       | 0.89                    | 19                      | 54                      |
| 2013    | 0.06            | 0.006           | 0.16            | 0.22                    | 0.69                    | 70                                       | 0.91                    | 25                      | 76                      |
| Среднее | 0.07±0.01       | 0.005±0.00      | 0.15±0.02       | 0.24±0.02               | 0.72±0.06               | 64±5                                     | 0.96±0.06               | 22±2                    | 58±4                    |

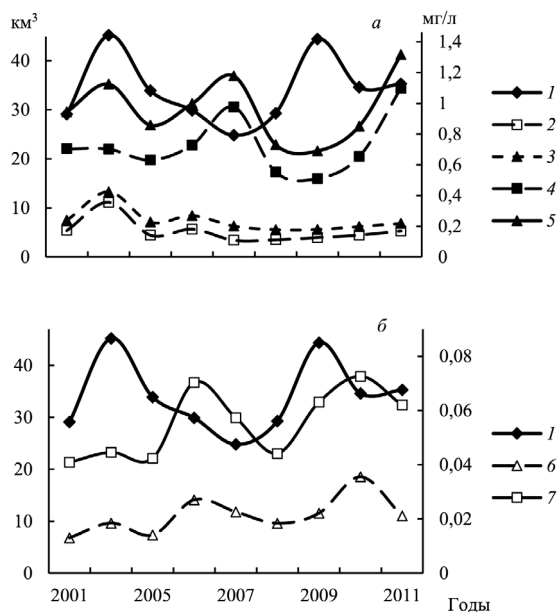
**Таблица 3.15.** Многолетние изменения сезонной динамики содержания нитратов (мг N/л) в 2001–2013 гг.

| Год     | V    | VI   | VII  | VIII | IX   | X    | Снижение*, раз |
|---------|------|------|------|------|------|------|----------------|
| 2001    | –    | 0.39 | 0.15 | 0.03 | 0.03 | –    | –              |
| 2004    | 0.57 | 0.34 | 0.27 | 0.18 | 0.19 | –    | 3              |
| 2005    | 0.49 | 0.24 | 0.16 | 0.12 | 0.09 | 0.11 | 5              |
| 2006    | 0.36 | 0.25 | 0.08 | 0.04 | 0.06 | 0.10 | 9              |
| 2007    | 0.28 | 0.12 | 0.06 | 0.02 | 0.04 | 0.04 | 14             |
| 2008    | 0.18 | 0.16 | 0.08 | 0.04 | 0.08 | 0.16 | 5              |
| 2009    | –    | 0.21 | 0.14 | 0.07 | 0.08 | 0.15 | –              |
| 2010    | 0.48 | 0.17 | 0.03 | 0.03 | 0.03 | 0.09 | 16             |
| 2011    | 0.55 | 0.30 | 0.11 | 0.02 | 0.05 | –    | 28             |
| 2012    | 0.32 | 0.19 | 0.16 | 0.04 | 0.04 | 0.07 | 8              |
| 2013    | 0.59 | 0.30 | 0.10 | 0.05 | 0.01 | 0.06 | 60             |
| Среднее | 0.42 | 0.24 | 0.12 | 0.06 | 0.06 | 0.10 | 16             |

**Примечание.** \* – кратность снижения содержания нитратов с мая до сезонного минимума.



**Рис. 3.7.** Многолетняя динамика содержания биогенных элементов в воде Рыбинского водохранилища в 2001–2013 гг.: а – фосфаты (1) и общий фосфор (2), б – нитраты, пунктир – линии трендов.



**Рис. 3.8.** Связь содержания соединений азота (а, мг N/л) и фосфора (б, мг P/л) с объемом годового водного стока (км<sup>3</sup>/год) из Рыбинского водохранилища в 2001–2011 гг. 1 – объем стока, 2 –  $\text{NO}_3^-$ , 3 –  $\text{N}_{\text{мин}}$ , 4 –  $\text{N}_{\text{орг}}$ , 5 –  $\text{N}_{\text{общ}}$ , 6 –  $\text{PO}_4^{3-}$ , 7 –  $\text{P}_{\text{общ}}$ .

**Многолетняя динамика.** Содержание в воде водохранилища почти всех форм азота и фосфора характеризовалось большими вариациями год от года (табл. 3.14). Особенно сильно различалась сезонная динамика концентрации нитратов. Отличия состояли в сроках наблюдения минимальных значений и степени снижения содержания нитратов по мере потребления фитопланктоном с мая до сезонного минимума. Минимальные значения концентрации нитратов чаще всего наблюдали в августе (табл. 3.15), за 11 лет только трижды их минимум отмечали позже (сентябрь 2005, 2009 и 2013 гг.) и один раз раньше (июль 2010 г.). Содержание нитратов в течение вегетационного

периода снижалось в среднем в 16 раз, минимум в 3 раза (2004 г.) и максимум – в 50 раз (2013 г.). Отмечена тенденция к увеличению различий между максимальной (весенней) и минимальной (летней) их концентрацией, особенно заметная с 2010 г.

В период исследований в водохранилище зарегистрированы тенденции к увеличению концентрации общего фосфора ( $R^2 = 0.34$ ) преимущественно за счет органической его составляющей, поскольку для фосфатов тренд не достоверен (рис. 3.7 а). Отмечено снижение содержания нитратов ( $R^2 = 0.26$ ) на фоне стабильного количества органического и общего азота (рис. 3.7 б).

Многоводные и маловодные годы существенно различались по содержанию биогенных элементов в воде водохранилища (рис. 3.8). В маловодные годы (2006–2008 гг.) наблюдали повышенное содержание общего фосфора, общего и органического и азота.

**Связь хлорофилл–биогены.** Из множества приведенных в таблицах 3.11 и 3.12 соотношений форм биогенных элементов наиболее информативным оказалось отношение концентрации общего азота (N) к общему фосфору (P). Считают (Sakamoto, 1966), что развитие водорослей лимитировано азотом при  $N/P < 10$  и фосфором при  $N/P > 15$ –17. Диапазон  $N/P$  10–15 близок к соотношению азота и фосфора в клетках водорослей фитопланктона. В этом диапазоне значений первичная продукция не лимитирована ни одним из элементов. В водохранилище в течение вегетационного периода 2001–2013 гг. отношение  $N/P$  варьировало в широких пределах (3–57) и в среднем составляло 17. Чаще всего (42% проб) отмечали отсутствие лимитирования фитопланктона, реже – лимитирование фосфором (30%) или азотом (28%).

Корреляционный анализ массива данных за весь период не показал достоверной связи содержания хлорофилла  $a^4$  ни с одним соединением азота и фосфора. Эта зависимость выявлена лишь в отдельные месяцы. Так, в мае регистрировали достоверную обратную корреляцию концентрации хлорофилла с нитратами ( $r = -0.56, p < 0.05$ ) и фосфатами ( $r = -0.72, p < 0.05$ ), что указывало на их интенсивное потребление водорослями. В июне подобная корреляция отмечена только с содержанием нитратов ( $r = -0.66, p < 0.05$ ) и минерального азота ( $r = -0.63, p < 0.05$ ). Количество хлорофилла коррелировало положительно с общим ( $r = 0.57, p < 0.05$ ) и органическим азотом ( $r = 0.76, p < 0.05$ ). В сентябре концентрация хлорофилла положительно коррелировала не только с количеством общего и органического азота ( $r = 0.59 \dots 0.64, p < 0.05$ ), но и с таковым фосфора ( $r = 0.49$  и  $0.82$  соответственно,  $p < 0.05$ ). В середине лета (июль–август) и поздней осенью (октябрь) корреляционный анализ не выявил значимой зависимости между хлорофиллом и биогенными элементами. Согласно шкале Чеддока (Chaddock, 1925), значения корреляционных коэффициентов от 0.56 до 0.71 отражают умеренную связь между переменными, от 0.72 до 0.84 – сильную. Таким образом, в воде водохранилища наиболее сильная связь содержания хлорофилла выявлена с фосфатами весной (обратная корреляция), с органическим азотом в начале лета и органическим фосфором в начале осени (положительная корреляция). В 2010 г. исследована зависимость параметров развития фитопланктона от физиче-

<sup>4</sup> Данные по хлорофиллу  $a$  любезно предоставила И.Л. Пырина

ских и химических факторов, при этом наиболее тесная связь ( $r = 0.61$ ) выявлена между хлорофиллом *a* и общим фосфором (Рисник и др., 2013).

**Оценка трофического статуса экосистемы по биогенным элементам.** Содержание в воде фосфатов, а также общего фосфора и нитратов используют для оценки трофического статуса водной экосистемы. Показано (Бикбулатов, Степанова, 2002), что для корректного отнесения водоема к тому или иному трофическому типу необходимо учитывать регенерационный потенциал водных масс по фосфору и азоту. Но и в отсутствие оценки этого потенциала возможно приближенное определение трофического статуса по данным о средней за вегетационный период концентрации биогенных элементов в воде. Средняя концентрация ортофосфатов и нитратов в Рыбинском водохранилище не выходила за пределы значений, характерных для мезотрофных вод (табл. 3.14). Только Шекснинский плес вблизи г. Череповца в течение всего периода открытой воды и Волжский плес в отдельные месяцы могут быть характеризованы как эвтрофные. Содержание различных форм биогенных элементов в воде водохранилища в современный период существенно не отличалось от такового в 1960-х и 1980-х годах (Трифонова, 1974; Разгулин и др., 1984).

**Таблица 3.16.** Дифференциальные нормы содержания биогенных элементов в воде Рыбинского водохранилища (для шести стандартных станций).

| Лингвистическая оценка | Значения ФЖ | NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , мг/л | NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> , мкг/л | NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> , мг/л | N <sub>общ</sub> <sup>*</sup> , мг/л | PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> , мкг/л | P <sub>общ</sub> <sup>*</sup> , мкг/л |
|------------------------|-------------|-------------------------------------|--------------------------------------|-------------------------------------|--------------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|
| Коприно                |             |                                     |                                      |                                     |                                      |                                       |                                       |
| Очень хорошо           | 1.00–0.80   | 0.14–0.35                           | 6–12                                 | 0.07–0.12                           | 0.87–1.15                            | 35–56                                 | 45–68                                 |
| Хорошо                 | 0.80–0.63   | 0.08–0.14                           | 4–6                                  | 0.06–0.07                           | 0.79–0.87                            | 30–35                                 | 40–45                                 |
|                        |             | 0.35–0.40                           | 12–14                                | 0.12–0.14                           | 1.15–1.22                            | 56–61                                 | 68–73                                 |
| Удовлетворительно      | 0.63–0.37   | 0.02–0.08                           | 2–4                                  | 0.04–0.06                           | 0.70–0.79                            | 25–35                                 | 30–40                                 |
|                        |             | 0.40–0.45                           | 14–16                                | 0.14–0.15                           | 1.22–1.32                            | 61–68                                 | 73–83                                 |
| Плохо                  | 0.37–0.20   | <0.02                               | 0–2                                  | 0.03–0.04                           | 0.60–0.70                            | 19–25                                 | 25–30                                 |
|                        |             | 0.45–0.52                           | 16–18                                | 0.15–0.16                           | 1.32–1.40                            | 68–72                                 | 72–86                                 |
| Очень плохо            | 0.20–0.00   | >0.52                               | 0                                    | <0.03                               | <0.60                                | <19                                   | <25                                   |
|                        |             |                                     | >18                                  | >0.16                               | >1.40                                | >72                                   | >86                                   |
| Молога                 |             |                                     |                                      |                                     |                                      |                                       |                                       |
| Очень хорошо           | 1.00–0.80   | 0.10–0.28                           | 3–7                                  | 0.06–0.08                           | 0.79–1.13                            | 16–34                                 | 41–74                                 |
| Хорошо                 | 0.80–0.63   | 0.07–0.10                           | 2–3                                  | 0.05–0.06                           | 0.71–0.79                            | 13–16                                 | 34–41                                 |
|                        |             | 0.28–0.31                           | 7–8                                  | 0.08–0.09                           | 1.13–1.20                            | 34–38                                 | 74–82                                 |
| Удовлетворительно      | 0.63–0.37   | 0.05–0.07                           | 1–2                                  | 0.04–0.05                           | 0.59–0.71                            | 7–13                                  | 24–34                                 |
|                        |             | 0.31–0.36                           | 8–9                                  | 0.09–0.10                           | 1.20–1.30                            | 38–43                                 | 82–90                                 |
| Плохо                  | 0.37–0.20   | 0.31–0.36                           | 0–1                                  | 0.03–0.04                           | 0.52–0.59                            | 3–7                                   | 13–24                                 |
|                        |             | 0.36–0.40                           | 9–1                                  | 0.10–0.11                           | 1.30–1.42                            | 43–49                                 | 90–100                                |
| Очень плохо            | 0.20–0.00   | >0.40                               | 0                                    | <0.03                               | <0.52                                | <0.003                                | <13                                   |
|                        |             |                                     | >0.01                                | >0.11                               | >1.42                                | >0.049                                | >100                                  |
| Наволоч                |             |                                     |                                      |                                     |                                      |                                       |                                       |
| Очень хорошо           | 1.00–0.80   | 0.08–0.20                           | 2–6                                  | 0.05–0.07                           | 0.65–1.22                            | 10–20                                 | 34–55                                 |
| Хорошо                 | 0.80–0.63   | 0.05–0.08                           | 1–2                                  | 0.04–0.05                           | 0.48–0.65                            | 8–10                                  | 22–29                                 |
|                        |             | 0.20–0.22                           | 6–7                                  | 0.07–0.08                           | 1.22–1.38                            | 20–23                                 | 55–60                                 |
| Удовлетворительно      | 0.63–0.37   | 0.02–0.05                           | 0–1                                  | 0.03–0.04                           | 0.34–0.48                            | 5–8                                   | 29–34                                 |
|                        |             | 0.22–0.25                           | 7–8                                  | 0.08–0.09                           | 1.38–1.47                            | 23–26                                 | 60–68                                 |
| Плохо                  | 0.37–0.20   | <0.02                               | 8–9                                  | 0.02–0.03                           | 0.30–0.34                            | 3–5                                   | 18–29                                 |
|                        |             | 0.25–0.29                           |                                      | 0.09–0.10                           | 1.47–1.70                            | 26–28                                 | 68–72                                 |

*Продолжение таблицы 3.16*

| Лингвистическая<br>оценка | Значения<br>ФЖ | NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , мг/л | NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> ,<br>мкг/л | NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> ,<br>мг/л | N <sub>общ</sub> <sup>+</sup> , мг/л | PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> ,<br>мкг/л | P <sub>общ</sub> <sup>+</sup> ,<br>мкг/л |
|---------------------------|----------------|-------------------------------------|---|--|--------------------------------------|--|--|
| Очень плохо               | 0.20–0.00      | <0.002<br>>0.29                     | >9                                      | <0.02<br>>0.10                         | <0.30<br>>1.70                       | <3<br>>28                                | <18<br>>72                               |
| Измайлово                 |                |                                     |   |  |                                      |  |  |
| Очень хорошо              | 1.00–0.80      | 0.08–0.19                           | 2–6                                     | 0.04–0.07                              | 0.71–1.02                            | 9–18                                     | 38–58                                    |
| Хорошо                    | 0.80–0.63      | 0.06–0.08<br>0.19–0.02              | 1–2<br>6–7                              | 0.03–0.08<br>0.08–0.09                 | 0.64–0.71<br>1.02–1.18               | 6–9<br>18–20                             | 31–38<br>59–62                           |
| Удовлетвори-<br>тельно    | 0.63–0.37      | 0.03–0.06<br>0.2–0.24               | 0–1<br>7–8                              | 0.02–0.03<br>0.09–0.10                 | 0.54–0.64<br>1.18–1.25               | 4–6<br>20–22                             | 28–31<br>62–68                           |
| Плохо                     | 0.37–0.20      | 0.005–0.03<br>0.24–0.28             | 8–9                                     | 0.01–0.02<br>0.10–0.11                 | 0.45–0.54<br>1.25–1.35               | 0–4<br>22–25                             | 20–28<br>68–72                           |
| Очень плохо               | 0.20–0.00      | <0.005<br>>0.28                     | >9                                      | <0.01<br>>0.11                         | <0.45<br>>1.35                       | >25                                      | <20<br>>72                               |
| Средний Двор              |                |                                     |   |  |                                      |  |  |
| Очень хорошо              | 1.00–0.80      | 0.07–0.18                           | 2–6                                     | 0.05–0.07                              | 0.71–1.12                            | 10–18                                    | 37–61                                    |
| Хорошо                    | 0.80–0.63      | 0.05–0.07<br>0.18–0.21              | 1–2<br>6–7                              | 0.04–0.05<br>0.07–0.08                 | 0.62–0.71<br>1.12–1.20               | 8–10<br>18–21                            | 32–37<br>61–67                           |
| Удовлетвори-<br>тельно    | 0.63–0.37      | 0.02–0.05<br>0.21–0.24              | 0–1<br>7–8                              | 0.03–0.04<br>0.08–0.09                 | 0.50–0.62<br>1.20–1.32               | 5–8<br>21–23                             | 24–32<br>67–75                           |
| Плохо                     | 0.37–0.20      | 0.00–0.02<br>0.24–0.27              | 8–9                                     | 0.02–0.03<br>0.09–0.10                 | 0.38–0.50<br>1.32–1.50               | 3–5<br>23–25                             | 20–24<br>75–80                           |
| Очень плохо               | 0.20–0.00      | >0.27                               | >9                                      | <0.02<br>>0.10                         | <0.38<br>>1.50                       | <3<br>>25                                | <20<br>>24                               |
| Брейтово                  |                |                                     |   |  |                                      |  |  |
| Очень хорошо              | 1.0–0.80       | 0.06–0.17                           | 3–7                                     | 0.05–0.07                              | 0.81–1.08                            | 10–22                                    | 44–60                                    |
| Хорошо                    | 0.80–0.63      | 0.04–0.06<br>0.17–0.19              | 2–3<br>7–8                              | 0.04–0.05<br>0.07–0.08                 | 0.73–0.81<br>1.08–1.14               | 8–10<br>22–24                            | 40–44<br>60–65                           |
| Удовлетвори-<br>тельно    | 0.63–0.37      | 0.002–0.04<br>0.19–0.21             | 1–2<br>8–9                              | 0.03–0.04<br>0.08–0.09                 | 0.66–0.73<br>1.14–1.22               | 4–8<br>24–28                             | 34–40<br>65–70                           |
| Плохо                     | 0.37–0.20      | 0–0.002<br>0.21–0.26                | 0–1<br>9–10                             | 0.02–0.03<br>0.09–0.10                 | 0.58–0.66<br>1.22–1.30               | 2–4<br>28–32                             | 29–34<br>70–76                           |
| Очень плохо               | 0.20–0.00      | >0.26                               | >0.010                                  | <0.02<br>>0.10                         | <0.58<br>>1.30                       | <2<br>>32                                | <29<br>>76                               |

**Примечание.** ФЖ – функция желательности.

В указанный период в течение нескольких лет подряд впервые определяли количество гидроксилamina – важнейшего промежуточного продукта нитрификационных и денитрификационных процессов и весьма токсичного химического соединения. Полученные данные свидетельствовали об отсутствии непосредственного загрязнения водоема гидроксилaminом (Бикбулатова и др., 2007).

**Оценка качества воды водохранилища по содержанию биогенных элементов с использованием частной функции желательности Харрингтона.** Использование функции желательности с двусторонним ограничением позволяет устранить произвольность выбора количества классов качества воды в процессе анализа информации, а также математически обоснованно ограничивает их число максимум пятью классами первого уровня (Bikbulatov, Stepanova, 2011). Функция желательности Харрингтона позво-



ляет перейти от концентрации элементов к безразмерной величине, что дает возможность оценивать результаты по единой шкале с диапазоном от нуля до единицы.

По материалам 2001–2009 гг. для шести стандартных станций водохранилища составлены таблицы дифференциальных норм азота и фосфора, которые дают возможность оперативной оценки качества воды непосредственно по данным анализа содержания биогенных элементов (табл. 3.16). Выбранный с использованием функции желательности оптимальный диапазон значений параметра четко отражает качество воды конкретного участка водоема в диапазоне классов: очень хорошо, хорошо, удовлетворительно, плохо и очень плохо.

### 3.4. Кислородный режим

Содержание основных растворенных газов (азота, кислорода, углекислого газа, метана и водорода) в водоеме характеризуют его газовый режим и имеют важное значение для оценки экологического и санитарного состояния. Концентрация кислорода в водоеме должна быть достаточна для обеспечения дыхания гидробионтов и окисления ОВ, в том числе ОВ отмерших организмов. Режим кислорода в водохранилище определяется целым рядом факторов, среди которых наиболее значимы контакт воды и атмосферы, длительный подледный период, а также соотношение интенсивности аэробных процессов минерализации ОВ различного происхождения и фотосинтеза (Рыбинское водохранилище..., 1972; Драчев и др., 1974).

Многолетний мониторинг кислородного режима водохранилища проводили сотрудники Рыбинской гидрометобсерватории на постах контроля качества воды (Мышкин, Переборы, Рожновский мыс и три станции на разрезе Брейтово – Измайлово). Прочие данные по уровню растворенного кислорода в воде водоема получены до 1960-х годов и сильно различаются по срокам и положению точек отбора проб. Так, в зимний период 1949–1958 гг. Н.И. Аничкова изучала кислородный режим Моложского и Шекснинского плесов (Аничкова, 1959). В феврале–марте 1959 г. Ф.И. Безлер и Н.И. Трифонова анализировали содержание кислорода у дна и поверхности во всех плесах водохранилища и вертикальный профиль его распределения в Переборском заливе (Безлер, Трифонова, 1960). В начале 1970-х все материалы обобщил В.Л. Кожара, который пришел к выводу, что вследствие энергичной аэрации вод дефицит кислорода не характерен для водохранилища (Рыбинское водохранилище..., 1972). Там же отмечено, что в зимний период, особенно следующий за маловодьем, в Моложском плесе и глубоких участках других плесов может формироваться дефицит кислорода. Он также возникает летом при резко выраженной термической стратификации, в этом случае уровень кислорода иногда снижается до 1.6–2.3 мг/л. Следует отметить, что в Рыбинском и других крупных равнинных водохранилищах расслоение вод по температуре наблюдается довольно редко (Драчев и др., 1974).

В 1990-х годах по материалам зимних съемок Рыбинской гидрометобсерватории (1984–1985 гг.) и летним данным лаборатории гидрологии и ги-

дрохимии А.А. Былинкина впервые сравнила содержание кислорода у поверхности воды и у дна по всей акватории водохранилища (Экологические проблемы..., 2001). Согласно этим данным, зимой наименее обеспечены кислородом воды Моложского плеса, где даже у поверхности среднее его содержание очень низкое (4.4 мг/л или 30% насыщения). На отдельных участках зарегистрированы заморные явления (1.8–2.3 мг/л или <20% насыщения) во всем столбе воды. В других плесах подо льдом придонная вода насыщена кислородом >55%. В период открытой воды у дна водоема время от времени отмечен дефицит кислорода в Волжском (<40% насыщения), Шекснинском и Главном плесах водохранилища (<45%).

По данным масштабной летней съемки 1989 г. (76 станций) установлено, что в период максимального прогрева по уровню кислорода поверхностный и придонный горизонты вод водохранилища различаются слабо (в среднем на 1.2 мг/л), и только вдоль русла Волги и Шексны эта разница достигает >4 мг/л (Корнева, 1993). В целом, в этот период летний кислородный режим был благоприятен для развития гидробионтов. В последующем (2007–2014 гг.) вертикальное и горизонтальное распределение растворенного кислорода подо льдом и летом исследовано в основном электрохимическим методом, результаты представлены в главе 1.

В 2011–2015 гг. в систему мониторинга состояния водохранилища (стандартные наблюдения на шести станциях) было включено определение концентрации растворенного кислорода в поверхностном и придонном слоях воды методом Винклера.

Ранней зимой концентрация кислорода во всей толще воды составляла 11–13 мг/л, в летнее время 6–9 мг/л. Поздней осенью его содержание достигало 10–12 мг/л, к концу зимы – началу весны снижалось до 7–10 мг/л, в мае в период половодья повышалась до 9–11 мг/л. Подобные сезонные вариации содержания растворенного кислорода отмечали и ранее (Рыбинское водохранилище..., 1972).

**Таблица 3.17.** Содержание кислорода в воде Рыбинского водохранилища в безледный период (май–октябрь) 2011–2015 гг. (стандартные станции).

| Станция      | Поверхностный слой |              | Придонный слой |              |
|--------------|--------------------|--------------|----------------|--------------|
|              | мг/л               | насыщение, % | мг/л           | насыщение, % |
| Коприно      | 5.5–10.9           | 61–119       | 0.9–9.6        | 10–97        |
|              | 8.0                | 79           | 6.7            | 65           |
| Молога       | 6.1–11.2           | 68–119       | 0.6–11.4       | 7–99         |
|              | 8.4                | 86           | 6.6            | 68           |
| Наволоки     | 6.6–11.5           | 64–127       | 5.3–9.9        | 61–96        |
|              | 8.6                | 85           | 7.8            | 81           |
| Измайлово    | 6.9–11.6           | 75–127       | 4.5–10.4       | 49–94        |
|              | 8.7                | 90           | 8.1            | 82           |
| Средний Двор | 6.8–12.1           | 72–134       | 1.5–10.1       | 17–100       |
|              | 8.7                | 92           | 6.7            | 67           |
| Брейтово     | 7.6–10.8           | 72–126       | 1.0–10.3       | 10–93        |
|              | 8.8                | 91           | 6.6            | 72           |
| Среднее      | 8.5±0.1            | 87±2         | 7.1±0.3        | 73±3         |

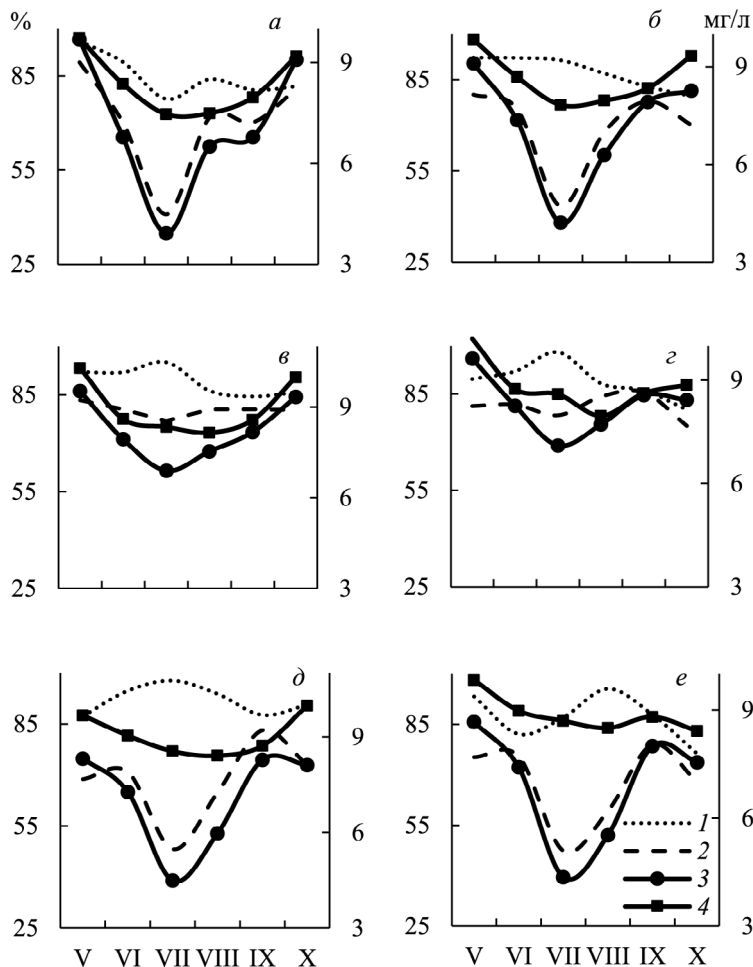
**Примечание.** Над чертой – минимум–максимум, под чертой – среднее.

В придонном слое в летнее время уровень кислорода снижался до 1–4 мг/л, тогда как в трофогенном слое в некоторых случаях происходило увеличение его содержания (до 10–11 мг/л) за счет фотосинтеза фитопланктона (табл. 3.17). Так, 20 июля 2011, 1 августа 2012 и 4 июня 2013 гг. на всех стандартных станциях наблюдалось перенасыщение кислородом (110–135% полного насыщения) в поверхностном слое воды. В первые годы после заполнения водохранилища П.П. Воронков неоднократно отмечал 200%-ное насыщение (Алекин, 1970). Однако чаще для трофогенного слоя характерна недонасыщенность кислородом на 12–20% его полного насыщения (рис. 3.9). В среднем за безледный период поверхностный горизонт был недонасыщен на 14%, придонный – на 18%. Такое сезонное распределение содержания кислорода является типичным для всех водохранилищ бассейна Верхней Волги (Драчев, 1974).

Летний минимум содержания кислорода в водохранилище обусловлен интенсивной деструкцией ОВ при высокой температуре воды, а также дыханием фито- и зоопланктона. В это время фотосинтез не компенсирует потребление кислорода. В целом, летом наименее обеспечены кислородом воды Волжского плеса (табл. 3.17), где даже у поверхности его концентрация в июле–августе опускалась <8 мг/л. Подобное наблюдалось и ранее в 1960–1980-х годах (Рыбинское водохранилище..., 1972; Гидрометеорологический режим..., 1975; Экологические проблемы..., 2001).

В течение года в открытом водохранилище максимальную концентрацию кислорода в воде (10–14 мг/л) наблюдали перед ледоставом и сразу после него, к концу зимы она снижалась до 7–10 мг/л. В вегетационный период наиболее высокое (8–10 мг/л) его содержание регистрировали в мае и октябре, летний сезонный минимум (4–9 мг/л) отмечали в июле (рис. 3.9). Наиболее сильное снижение концентрации кислорода наблюдали в придонном слое на русловых участках Волги, Мологи и Шексны, средние за пять лет значения в июле составили 3.9–4.5 мг/л (41–48% насыщения) (рис. 3.9). Напротив, на участках затопленной поймы (ст. Наволок, Измайлово) среднее содержание кислорода не опускалось ниже 6.5 мг/л (>75% насыщения). В 2011 г. у дна низкую концентрацию <4 мг/л наблюдали на четырех станциях из шести (Коприно, Молога, Средний Двор, Брейтово) в течение двух сроков подряд (5 и 19 июля). Это могло составить угрозу для жизнедеятельности придонных гидробионтов (моллюсков, ракообразных и некоторых видов рыб).

Зимой 2011–2015 гг. не наблюдали заметной разницы между содержанием кислорода у нижней кромки льда и в придонном слое, обычно только в феврале на отдельных станциях она составляла 2–3 мг/л. В немногочисленных зимних пробах дефицит кислорода у дна водохранилища не регистрировали. Ранее его наблюдали локально и не каждую зиму (Рыбинское водохранилище..., 1972). В 1948–1957 гг. в Моложском плесе концентрацию растворенного кислорода <1 мг/л отмечали в шесть из десяти лет наблюдений (Аничкова, 1959).



**Рис. 3.9.** Сезонная динамика содержания растворенного кислорода (мг/л) и насыщения (%) им вод Рыбинского водохранилища в мае–октябре 2011–2015 гг. (среднее за пять лет) Станции: *а* – Коприно, *б* – Молога, *в* – Наволок, *г* – Измайлово, *д* – Средний Двор, *е* – Брейтово; *1* – насыщение воды кислородом у поверхности, *2* – тоже у дна, *3* – концентрация кислорода у дна, *4* – то же у поверхности.

Итак, в 2011–2015 гг. отмечено высокое содержание кислорода по всей толще воды в начале зимы и осенью (10–13 мг/л), в конце зимы – начале весны оно снижалось до 7–10 мг/л, в мае в период половодья повышалась до 9–11 мг/л, а летом варьировало от 6 до 9 мг/л (Степанова, 2016). Такое сезонное распределение содержания кислорода обычно и для других водохранилищ Верхней Волги. На мелководных станциях Главного плеса в летний период реже наблюдается кислородная стратификация, и она менее выражена, чем на глубоководных. Придонные водные организмы (рыбы и некоторые моллюски) в основном обеспечены растворенным кислородом для нормальной жизнедеятельности, однако бывают случаи, когда

содержание кислорода в придонном слое снижается до минимальных значений (<40% насыщения), в результате чего может произойти угнетение жизнедеятельности и даже гибель гидробионтов. Сравнение полученных данных с материалами предыдущих лет показало, что в поверхностном слое воды водохранилища в вегетационный период концентрация растворенного кислорода и насыщение им воды остались на прежнем уровне, а в придонном слое – несколько снизились. Современные данные восполняют пробел в отслеживании динамики содержания растворенного кислорода и могут использоваться для прогнозирования состояния Рыбинского водохранилища.

## Глава 4. Фитопланктон

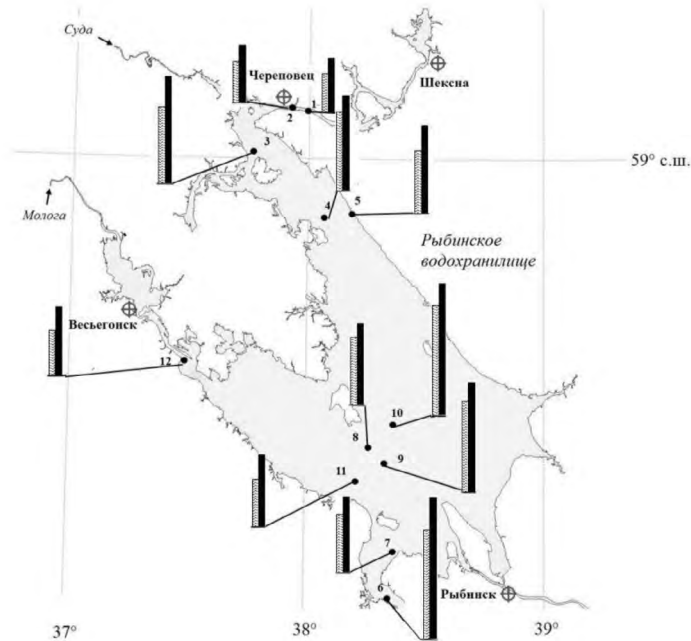
### 4.1. Автотрофный пикопланктон<sup>1</sup>

Автотрофный пикопланктон (АП) представлен одиночными цианобактериями и водорослями размером менее 2–3 мкм, он присутствует во всех типах пресноводных экосистем (Stockner, 1991). В большинстве пресных водоемов концентрация прокариотных пикоцианобактерий на порядок превышает таковую эукариотных пиководорослей, и они являются основным компонентом АП (Михеева, 1998; Burns, Stockner, 1991). Численность и биомасса АП в водоемах возрастает вдоль трофического градиента, при этом их относительное значение в общей биомассе и первичной продукции фитопланктона, как правило, снижается (Søndergaard, 1991; Stockner, 1991). Таким образом, роль АП в функционировании планктонного сообщества более значительна в олиго- и мезотрофных водоемах, где доля мельчайших фотосинтезирующих организмов в общей биомассе и продукции фитопланктона достигает 70–90% (Vörös, 1998; Agawin et al., 2000; Bell, Kalf, 2001; Callieri, Stockner, 2002). Тем не менее, АП может быть существенным компонентом планктона в эвтрофных экосистемах, поскольку служит важным источником пищи для простейших и многоклеточного зоопланктона, особенно в периоды доминирования в фитопланктоне “несъедобных” колониальных цианобактерий (Callieri, Stockner, 2002; Mann, 2003).

В августе 2007 г. при температуре воды у поверхности водохранилища в пределах 22.2–24.1°C (в среднем  $23.2 \pm 0.2^\circ\text{C}$ ) первичная продукция фитопланктона (ППФ) составила в среднем  $480 \pm 138$  мг С/(м<sup>3</sup>×сут). Содержание в воде нитратов составляло 77–217 (в среднем  $145 \pm 44$ ) мкг N/л, аммонийного азота 11–142 ( $57 \pm 42$ ) мкг N/л, минерального фосфора 6–19 ( $12 \pm 7$ ) мкг P/л и общего фосфора 14–34 ( $22 \pm 6$ ) мкг P/л (Копылов и др., 2010). Численность АП ( $N_{\text{AP}}$ ) и его биомасса ( $B_{\text{AP}}$ ) изменялись в пределах  $(83\text{--}237) \times 10^3$  (в среднем  $149 \pm 15 \times 10^3$  кл/мл) и 125–305 (в среднем  $195 \pm 17$  мг/м<sup>3</sup>), соответственно. Наибольшие значения  $N_{\text{AP}}$  и  $B_{\text{AP}}$  обнаружены в Главном и Волжском плесах водохранилища, а самые низкие – в Шекснинском плесе, испытывающем значительное антропогенное воздействие со стороны г. Череповца (рис. 4.1). Вклад АП в общую биомассу фитопланктона колебался от 3.4% вблизи г. Череповца до 29.6% в Главном плесе, составляя в среднем для водохранилища  $14.4 \pm 2.2\%$  (табл. 4.1).

Анализ этих данных показал, что для более продуктивных участков водохранилища характерны низкие значения  $B_{\text{AP}}$ . Между  $B_{\text{AP}}$  и ППФ обнаружена обратная корреляция ( $r = -0.72$ ,  $p = 0.05$ ). Подобная связь наблюдалась также между долей  $B_{\text{AP}}$  в общей биомассе фитопланктона и ППФ ( $r = -0.79$ ,  $p = 0.05$ ).  $B_{\text{AP}}$  слабо, но достоверно ( $p = 0.05$ ) положительно коррелировало с содержанием в воде общего и минерального фосфора ( $r = 0.17$  и  $0.14$ , соответственно), тогда как с минеральными соединениями азота связи не обнаружено.

<sup>1</sup> Авторы раздела А.И. Копылов, Д.Б. Косолапов, А.В. Романенко, Е.А. Заботкина и Т.С. Масленникова



**Рис. 4.1.** Распределение численности ( $N_{AP}$ , тыс.кл./мл) и биомассы ( $B_{AP}$ , мг/м<sup>3</sup>) автотрофного пикопланктона в Рыбинском водохранилище в июне 2007 г.

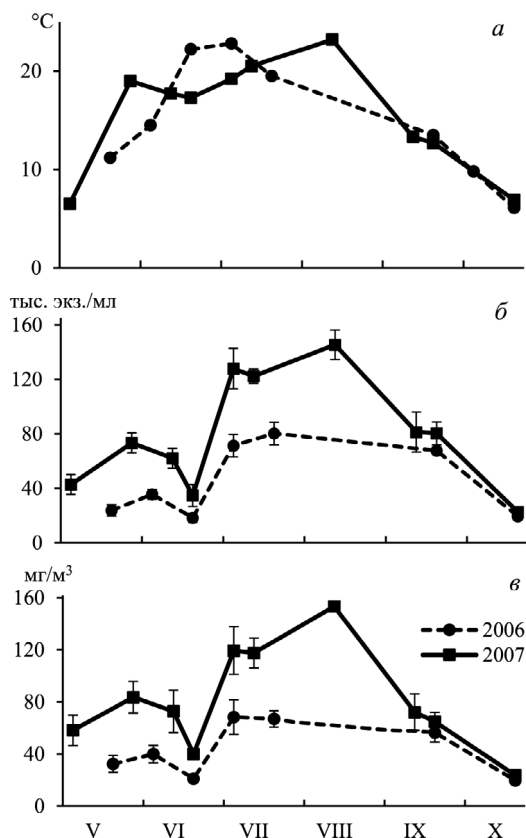
Анализ этих данных показал, что для более продуктивных участков водохранилища характерны низкие значения  $B_{AP}$ . Между  $B_{AP}$  и ППФ обнаружена обратная корреляция ( $r = -0.72$ ,  $p = 0.05$ ). Подобная связь наблюдалась также между долей  $B_{AP}$  в общей биомассе фитопланктона и ППФ ( $r = -0.79$ ,  $p = 0.05$ ).  $B_{AP}$  слабо, но достоверно ( $p = 0.05$ ) положительно коррелировало с содержанием в воде общего и минерального фосфора ( $r = 0.17$  и  $0.14$  соответственно), тогда как с минеральными соединениями азота связи не обнаружено.

**Таблица 4.1.** Биомасса ( $B_{AP}$ ) и продукция ( $P_{AP}$ ) автотрофного пикопланктона в Рыбинском водохранилище в августе 2007 г.

| Плес        | $B_{AP}$ , мгС/м <sup>3</sup> | $B_{AP}/B_{PH}$ , % | $P_{AP}$ ,<br>мг С/(м <sup>3</sup> ×сут) | $P_{AP}/P_{PH}$ , % |
|-------------|-------------------------------|---------------------|--|---------------------|
| Шекснинский | 19.3–38.2                     | 3.4–24.8            | 17.6–40.3                                | 1.9–16.7            |
|             | 28.0±4.7                      | 13.3±4.5            | 28.8±5.4                                 | 7.2±3.5             |
| Волжский    | 31.4–50.3                     | 13.6–17.3           | 24.1–45.9                                | 4.7–20.0            |
|             | 40.8                          | 15.4                | 35.0                                     | 12.4                |
| Главный     | 26.9–46.8                     | 13.1–29.6           | 20.7–39.3                                | 8.1–30.0            |
|             | 35.4±9.2                      | 19.2±7.2            | 30.5±8.5                                 | 19.0±9.7            |
| Моложский   | 24.9–25.5                     | 3.9–7.4             | 22.7–35.5                                | 2.6–4.7             |
|             | 25.2                          | 5.6                 | 29.1                                     | 3.6                 |

**Примечание.**  $B_{PH}$  – биомасса, мг С/м<sup>3</sup> и  $P_{PH}$  – продукция, мг С/(м<sup>3</sup>×сут) фитопланктона; над чертой – минимум и максимум, под чертой – среднее с его ошибкой.

В августе количество делящихся клеток пикоавтотрофов составляло 10–19%  $N_{AP}$  (в среднем  $13 \pm 0.7\%$ ), а удельная скорость роста –  $0.032–0.058 \text{ ч}^{-1}$  (в среднем  $0.040 \pm 0.002 \text{ ч}^{-1}$ ), что соответствовало времени удвоения численности АП, равному 12–22 ч (в среднем 17 ч). Как результат, суточная продукция АП ( $P_{AP}$ ) колебалась от  $17.6 \text{ мг С/м}^3$  (р. Шексна, выше г. Череповца) до  $45.9 \text{ мг С/м}^3$  (Волжский плес), составив в среднем  $30.4 \pm 2.7 \text{ мг С/м}^3$ . Доля продукции автотрофного пикопланктона в общей продукции фитопланктона изменялась от 1.9% (район г. Череповца) до 30% (Главный плес) и в среднем составляла  $11.8 \pm 2.7\%$  (табл. 4.1). Между продукцией АП и ППФ обнаружена обратная корреляция ( $r = -0.53$ ,  $p = 0.05$ ). Подобную связь наблюдали также между долей  $P_{AP}$  в общей продукции фитопланктона и ППФ ( $r = -0.86$ ,  $p = 0.05$ ). Содержание в воде общего и минерального фосфора слабо положительно коррелировало с продукцией АП ( $r = 0.32$  и  $r = 0.22$ ,  $p = 0.05$ , соответственно).



**Рис. 4.2.** Сезонные изменения температуры воды на поверхности (а), численности (б) и биомассы (в) автотрофного пикопланктона в Рыбинском водохранилище в 2006 и 2007 гг. (стандартные станции).

В мае–октябре 2006–2007 гг. в глубоководных участках Волжского и Главного плесов средние для шести стандартных станций  $N_{AP}$  и  $B_{AP}$  до-



стигали максимальных значений во второй половине лета. Минимальные значения обнаружены в начале мая и конце октября. Во второй половине июня наблюдали резкое снижение концентрации АП (рис. 4.2), возможно, это связано со значительным выеданием АП простейшими и многоклеточным зоопланктоном. В то же время в конце мая – начале июня 2007 г. при сравнительно высокой температуре воды (17.7–19.0°C) происходило более интенсивное развитие АП, чем в этот же период 2006 г. при более низкой температуре (11.2–14.5°C) (рис. 4.2). В столбе воды в указанных плесах  $N_{AP}$  варьировала в 2006 г. от 11214 до 103171 кл/мл (в среднем  $45216 \pm 11004$  кл/мл), в 2007 г. она была выше 16148–234627 кл/мл (в среднем  $79274 \pm 12100$  кл/мл).  $B_{AP}$  в 2006 г. составляла 9.2–118.4 мг/м<sup>3</sup> (в среднем  $43.5 \pm 8.4$ ) мг/м<sup>3</sup>, в 2007 г. – 14.2–281.6 мг/м<sup>3</sup> (в среднем  $80.5 \pm 12.4$  мг/м<sup>3</sup>). Между температурой воды и  $N_{AP}$  обнаружена положительная корреляция ( $r = 0.45$ ,  $p = 0.05$  в 2006 г. и  $r = 0.75$ ,  $p = 0.05$  в 2007 г.

**Таблица 4.2.** Встречаемость видимых инфицированных клеток (FVIC,  $N_{AP}$ ) и смертность пикопланктона, вызванная вирусами (FMVL) в августе 2007 г.

| Плес        | FVIC, % $N_{AP}$ | FMVL                       |            |
|-------------|------------------|----------------------------|------------|
|             |                  | мг С/(м <sup>3</sup> ·сут) | % $P_{AP}$ |
| Шекснинский | 0.5–5.3          | 0.8–11.3                   | 4.5–52.0   |
|             | 2.4±1.0          | 5.8±2.2                    | 21.3±10.5  |
| Волжский    | 1.0–1.1          | 1.8–3.9                    | 7.6–8.4    |
|             | 1.1              | 2.8                        | 8.0        |
| Главный     | 2.0–4.5          | 4.2–14.9                   | 16.0–41.9  |
|             | 3.0±1.3          | 9.1±5.8                    | 26.2±13.8  |
| Моложский   | 3.0–3.8          | 25.5–33.8                  | 7.8–9.1    |
|             | 3.4              | 29.6                       | 8.4        |

**Примечание.** Здесь и в табл. 4.3 над чертой – минимум–максимум, под чертой – среднее с его ошибкой;  $P_{AP}$  – суточная продукция пикоавтотрофов.

Численность АП в природных водах зависит от скорости размножения пикоавтотрофов и скорости их гибели (выедание гидробионтами, смертность в результате вирусного лизиса). В водохранилище обнаружен высокий уровень вирусной инфекции пикоавтотрофов. Встречаемость видимых инфицированных клеток (FVIC) варьировала от 0.6 до 5.3%  $N_{AP}$  (в среднем  $2.5 \pm 0.4\%$ ), а встречаемость всех инфицированных клеток (FIC) – от 3.0 до 26.5%  $N_{AP}$  (в среднем  $12.5 \pm 0.4\%$ ).

Наиболее высокие значения FVIC и FIC обнаружены на участках как с высокой (район г. Череповца), так и с относительно низкой (Центральный плес) ППФ, а самые низкие – в р. Шексна выше г. Череповца (табл. 4.2). Вирусиндуцированная смертность пикоавтотрофов (FMVL) в различных участках водохранилища колебалась от 4.5% до 52% суточной продукции АП, в среднем для водохранилища величина FMVL составила  $21.7 \pm 15.2\%$  (табл. 4.2). В исследованных участках водохранилища вирусу лизису за сутки, подвергалось 3424–90749 (в среднем  $34218 \pm 8088$  кл/мл) или 0.8–14.9 мг С/м<sup>3</sup> (в среднем  $6.6 \pm 1.2$  мг С/м<sup>3</sup>), что составляло 0.1–6.1 (в среднем  $2.0 \pm 0.6\%$ ) суточной ППФ.

Гетеротрофные нанофлагелляты (ГНФ) – одни из основных потребителей пикопланктона. С использованием метода флуоресцентно-меченых бактерий установлено, что скорость осветления воды ГНФ в водохранилище составляла 4.0–7.7 нл/(экз×час) (Копылов и др., 2016). При этом ГНФ потребляли пикоавтотрофов со скоростью 0.4–1.8 (в среднем  $0.8 \pm 0.1$ ) кл/(экз × час). В августе 2007 г. сообщество ГНФ за сутки выедало 18612–119533 кл/мл (в среднем  $39605 \pm 826$  кл/мл) или 4.4–25.6 мг С/м<sup>3</sup> (в среднем  $9.0 \pm 1.6$ ), что составило 16–56% (в среднем  $29.2 \pm 3.2\%$ ) суточной продукции автотрофного пикопланктона или 0.4–11.1% (в среднем  $3.3 \pm 1.0\%$ ) суточной продукции фитопланктона (табл. 4.3).

Таким образом, гибель автотрофного пикопланктона в результате вирусного лизиса и потребления ГНФ варьировала от 30% до 72% (в среднем  $51 \pm 5$ ) суточной продукции АП. В выедании АП активное участие принимают также инфузории, коловратки, кладоцеры и велигеры дрейссенид, по-видимому, в исследованный период вирусы, простейшие и многоклеточные потребители пикопланктона в значительной степени контролировали численность и продукцию АП. Полученные результаты свидетельствуют о существенной роли автотрофного пикопланктона в структуре и функционировании планктонной трофической сети Рыбинского водохранилища.

**Таблица 4.3.** Численность гетеротрофных нанофлагеллят ( $N_{\text{ГНФ}}$ ) и скорость потребления ими автотрофного пикопланктона (СПАП) в Рыбинском водохранилище в августе 2007 г.

| Плес        | $N_{\text{ГНФ}}$ , экз/м <sup>3</sup> | СПАП                       |                   |
|-------------|---------------------------------------|----------------------------|-------------------|
|             |                                       | мг С/(м <sup>3</sup> ×сут) | % $P_{\text{АП}}$ |
| Шекснинский | <u>1602–2029</u>                      | 4.4–6.6                    | <u>16.3–28.3</u>  |
|             | 1709±91                               | 5.5±0.5                    | 20.4±2.7          |
| Волжский    | <u>1845–2756</u>                      | 6.6–25.6                   | <u>31.7–55.8</u>  |
|             | 2300                                  | 16.6                       | 43.8              |
| Главный     | 1735–2563                             | 5.4–9.7                    | <u>24.8–27.0</u>  |
|             | 2036±189                              | 7.9±1.0                    | 26.1±0.5          |
| Моложский   | <u>2242–2823</u>                      | <u>10.0–11.6</u>           | <u>32.6–44.3</u>  |
|             | 2533                                  | 10.8                       | 38.4              |

## 4.2. Фитопланктон пелагиали<sup>2</sup>

**Таксономический состав.** В составе флоры водорослей планктона Рыбинского водохранилища в 2000–2011 гг. выявлено 547 таксонов рангом ниже рода, которые по отделам распределились следующим образом (табл. 4.4). Наибольшим таксономическим богатством отличался отдел зеленых водорослей, на втором месте стояли цианопрокариоты (цианобактерии) и диатомовые. Такое соотношение основных таксономических групп наблюдалось и в предыдущие годы исследования (Корнева, 2015). В 2000–2011 гг. в планктоне водохранилища впервые зарегистрированы 54 новых вида, разновидности и формы водорослей (P) и 22 – новых для альгофлоры Волги (B). А именно:

**CYANOPROKARYOTA:** Pop. Chroococcales–*Aphanocapsa planktonica* (G.M. Smith) Komárek et Anagnostidis (Syn.: *Microcystis pulvereae* f. *planc-*

*tonica* (G.M.Smith) Elenkin) (P, B); cf. *Aphanothece minutissima* (W. West) Komárkova-Legnerová et Cronberg (P, B); *Gloeocapsa atrata* Kützing (Syn.: *G. montana* Kützing) (P, B); *Gloeocapsopsis magma* (Brébisson) Komárek et Anagnostidis (Syn.: *Gloeocapsa magma* (Brébisson) Kützing) (P); *Merismopedia insignis* Škorbatov (Syn.: *Merismopedia glauca* (Ehrenberg) Kützing f. *insignis* (Škorbatov) Geitler) (P); *Microcystis flosaquae* (Wittrock) Kirchner (P, B); *Snowella litorales* (Häyrén) Komárek et Hindák (P, B); Поп. Oscillatoriales – *Oscillatoria tenuis* Agardh ex Gomont f. *uralensis* (Woronichin) Elenkin (P); *Romeria elegans* (Wołoszyńska in Koczwara) Wołoszyńska et Koczwara ex Geitler (P); *R. gracilis* (Koczwara) Koczwara ex Geitler (P).

**Таблица 4.4.** Число видов, разновидностей и форм водорослей в планктоне различных плесов Рыбинского водохранилища в 2000–2011 гг.

| Отделы водорослей                     | Годы |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      | Всего |
|---------------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|
|                                       | 2000 | 2001 | 2002 | 2003 | 2004 | 2005 | 2006 | 2007 | 2008 | 2010 | 2011 |       |
| Цианопрокариоты<br>(цианопрокарियोты) | 29   | 21   | 30   | 38   | 30   | 32   | 38   | 47   | 45   | 29   | 31   | 85    |
| Chrysophyta (золотистые)              | 6    | 9    | 12   | 7    | 17   | 10   | 16   | 22   | 17   | 6    | 4    | 33    |
| Bacillariophyta<br>(диатомовые)       | 38   | 34   | 34   | 30   | 41   | 39   | 46   | 52   | 41   | 32   | 29   | 64    |
| Xanthophyta<br>(желтозеленые)         | 3    | 1    | 0    | 0    | 2    | 2    | 4    | 6    | 4    | 1    | 2    | 13    |
| Cryptophyta<br>(криптофитовые)        | 3    | 4    | 2    | 3    | 11   | 3    | 7    | 8    | 7    | 6    | 8    | 13    |
| Dinophyta (динофитовые)               | 7    | 6    | 6    | 11   | 8    | 12   | 8    | 10   | 9    | 6    | 6    | 13    |
| Euglenophyta (эвгленовые)             | 5    | 2    | 3    | 11   | 6    | 14   | 13   | 17   | 5    | 8    | 7    | 43    |
| Chlorophyta (зеленые)                 | 106  | 96   | 93   | 105  | 115  | 122  | 126  | 143  | 120  | 91   | 113  | 283   |
| Всего                                 | 197  | 173  | 180  | 205  | 230  | 234  | 258  | 305  | 248  | 179  | 200  | 547   |

**CHRYSTOPHYTA:** Поп. Chromulinales–*Dinobryon borgei* Lemmermann (P); *D. sertularia* Ehrenberg var. *protuberans* (Lemmermann) Krieger (P); *Kephyrion planctonicum* Hilliard (P, B).

**BACILLARIOPHYTA:** Поп. Araphales–*Staurosira construens* Ehrenberg var. *exigua* (W. Sm.) H. Kobayasi (Syn.: *Fragilaria construens* (Ehrenberg) Grunow f. *exigua* (W. Smith) Hustedt) (P); Поп. Raphales – *Tryblionella victoriae* Grunow (Syn.: *Nitzschia levidensis* (W. Smith) Grunow var. *victoriae* (Grunow) Cholnoky)(P).

**XANTHOPHYTA:** Поп. Heterococcales–*Trachydiscus sexangulatus* H. Ettl (P, B).

**CRYPTOPHYTA:** Поп. Cryptomonadales–*Cryptomonas caudata* Schiller (P).

**EUGLENOPHYTA:** Поп. Euglenales–*Euglena variabilis* Klebs (P); *Lepocinclis cylindrica* (Korschikov) Conrad var. *minor* Chu (P, B); *Phacus dangeardii* Lemmermann (P); *P. orbicularis* Hübner var. *orbicularis* f. *orbicularis* (P); *P. orbicularis* f. *communis* Popova (P); *P. splendens* Pochmann (P); *Trachelomonas acanthostoma* Stokes sensu Deflandre (P); *T. globularis* (Awerinzew) Lemmermann (P); *T. granulata* Swirenko (P); *T. granulosa* Playfair (P); *T. granulosa* var. *subglobosa* Playfair (P, B); *T. intermedia* Dangeard f. *papilifera* (Popova) Popova (P); *T. cf. perfilievii* Roll (P, B).

**CHLOROPHYTA:** Поп. Dunaliellales–*Spermatozopsis exsultans* Korschikov (P); Поп. Chlamydomonadales– *Chlamydomonas quiescens* Skuja (P, B); *C. pseudopertusa* Ettl (P); *Pteromonas spinosa* Nygaard (P); Поп. Chlorococcales – *Ankyra viridis* (Massjuk) Tzarenko (P, B); *Choricystis guttula* Hindák (P, B); *Coelastrum reticulatum* (Dangeard) Senn (P); *Coenocloris sphagnicola* Hindák (P, B); *Dictyosphaerium elongatum* Hindák (P); *Palmodiction viride* Kützing (P, B); *Planktosphaeria gelatinosa* G. M. Smith (P); *Pseudotetrastrum punctatum* Hindák (P); *Scenedesmus acuminatus* (Lagerheim) Chodat var. *tortuosus* Skuja (P, B); *Schizochmydella delicatula* (G. S. West) Korschikov (P, B); *Tetraedron trigonum* (Nägeli) Hansgirg (P, B); Поп. Ulotrichales – *Chlorhormidium flaccidum* (Kützing) Fott var. *nitens* (Meneghini) Starmach (P, B); *Koliella planctonica* Hindák (P, B); *Ulothrix variabilis* Kützing (P); Поп. Desmidiales – *Closterium cornu* Ehrenberg (P); *C. paracerosum* Gay var. *elegans* G. West (P); *Raphidias-trum denticulatum* (Nägeli) Palamar–Mordvinceva (P, B); *Staurostrum cingulum* (W. et G. S. West) G.M. Smith (P, B); *S. hexacerum* (Ehrenberg) Wittrock (P, B); *S. sublongipes* G.M. Smith (P).

Наибольшее число среди впервые обнаруженных таксонов принадлежало к зеленым, эвгленовым водорослям и цианопрокариотам (табл. 4.5). Богатство флоры планктона водохранилища в 2000–2011 гг. (без учета диатомового анализа) близко к таковому, обнаруженному в предыдущие 1974–1989 гг. (Корнева, 1993), когда в составе фитопланктона насчитывалось 665 видов, разновидностей и форм водорослей.

**Таблица 4.5.** Число новых видов и внутривидовых таксонов для флоры планктона Рыбинского водохранилища и водохранилищ Волги.

| Отделы водорослей | Рыбинское водохранилище | Волга |
|-------------------|-------------------------|-------|
| Цианопрокaryota   | 10                      | 5     |
| Chrysophyta       | 3                       | 1     |
| Bacillariophyta   | 2                       | 0     |
| Xanthophyta       | 1                       | 1     |
| Cryptophyta       | 1                       | 0     |
| Euglenophyta      | 13                      | 3     |
| Chlorophyta       | 24                      | 12    |
| Всего             | 54                      | 22    |

Из общего числа таксонов 58 были обнаружены во все 11 лет наблюдений, что составляло 11%. Близкая пропорция общих видов прослеживалась между водохранилищами Верхней Волги (Корнева, 2001). Из цианопрокариот к ним относятся: *Aphanothece bachmannii* Komarková Legnerová et Cronberg, *Chroococcus limneticus* Lemm., *Merismopedia minima* G. Beck, *Microcystis aeruginosa* Kütz. (Kütz.), *Aphanocapsa holsatica* (Lemm.) Cronberg et Komárek, *A. incerta* (Lemm.) Cronberg et Komárek, *A. planctonica* (G.M. Smith) Komárek et Anagnostidis, *A. stagnalis* (Lemmermann) R. N. Beljakova, *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs ex Bornet et Flahault, *Pseudanabaena mucicola* (Huber-Pestalozzi et Naumann) Schwabe, из золотистых: *Mallomonas tonsurata* Teil-ing emend. Krieger, из диатомовых: *Actinocyclus normanii* (Gregory) Hustedt, *Skeletonema subsalsum* (CleveEuler) Bethge, *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.)

Krieger, *S. hantzschii* Grun., *S. invisitatus* Hohn et Hellerman, *S. minutulus* (Kütz.) Cleve et Möller, *S. neoastraea* (Håkansson et Hickel) emend. Casper, Scheffler et Augsten. *Aulacoseira ambigua* (Grun.) Simonsen, *A. granulata* (Ehr.) Simonsen, *A. subarctica* (O. Müller) Haworth, *Melosira varians* Agardh, *Asterionella formosa* Hassal, *Fragilaria crotonensis* Kitton, *Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compère, *Nitzschia acicularis* (Kützing) W. Smith, из криптофитовых: *Komma caudata* (L. Geitler) D. R. A. Hill, из динофитовых: *Ceratium hirundinella* (O. F. Müller) Schrank, иззеленых: *Pandorina morum* (O. Müller) Bory, *Pseudosphaerocystis lacustris* (Lemm.) Nováková, *Actinastrum hantzschii* Lagerh., *Coelastrum microporum* Näg., *C. pseudomicroporum* Korschikov, *Crucigenia tetrapedia* (Kirch.) W. et G. S. West, *Crucigeniella pulchra* (W. et G. S. West) Komárek, *Dictyosphaerium ehrenbergianum* Nägeli, *D. pulchellum* Wood, *D. subsolitarium* van Goor, *Diplochloris decussata* Korsch., *Lagerheimia balatonica* (Scherffel in Kol) Hindák, *Micractinium pusillum* Fres., *Monoraphidium contortum* (Thuret) Komárkova-Legnerová, *Pediastrum boryanum* (Turpin) Meneghini, *P. duplex* Meyen, *P. tetras* (Ehr.) Ralfs, *Scenedesmus acutus* Meyen, *Desmodesmus bicaudatus* (Dedusenko) P.M. Tsarenko, *Desmodesmus denticulatus* (Lagerheim) S. S. An, T. Friedl et E. Hegewald, *S. ecornis* (Ehr.) Chodat, *S. longispina* Chodat, *S. quadricauda* (Turpin) Bréb., *S. sempervirens* Chodat, *Desmodesmus spinosus* (Chodat) E. Hegewald, *Tetrachlorella alternans* (G. M. Smith) Korschikov, *Tetraedron caudatum* (Corda) Hansg., *Tetrastrum staurogeniaeforme* (Schröder) Lemm., *T. triangulare* (Chodat) Komárek, *Trochiscia aciculifera* (Lagerh.) Hansgirg,

Соотношения таксономических рангов альгофлоры водохранилища в 2000–2011 гг. увеличились по сравнению с предшествующим периодом 1953–1995 гг. (Корнева, 2001). Увеличение отношения числа видов к числу внутривидовых таксонов можно проследить в течение трех периодов наблюдения. В 1953–1969 гг. оно составляло 5.3, в 1974–1989 гг. – 7.4 (Корнева, 1993), в 2000–2011 гг. – 8.7 (табл. 4.6), что свидетельствует о продолжающемся постепенном упрощении структуры альгофлоры.

**Таблица 4.6.** Соотношение различных таксономических рангов альгофлоры Рыбинского водохранилища в разные годы.

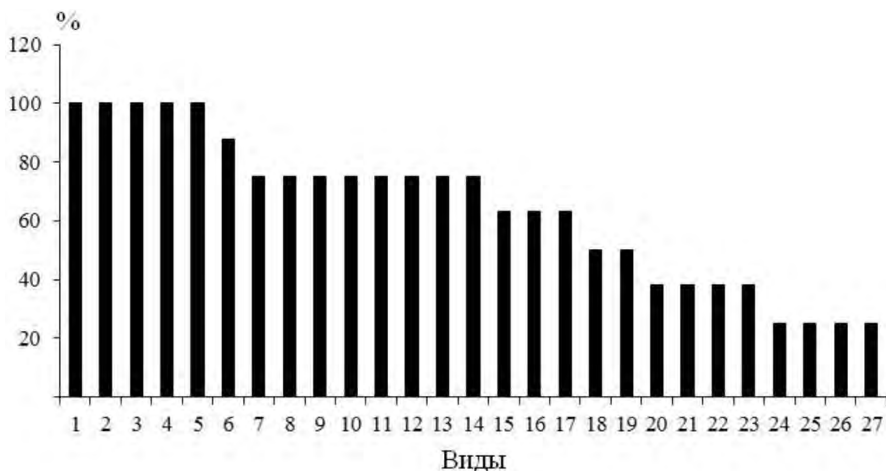
| Соотношение рангов        | Годы      |           |
|---------------------------|-----------|-----------|
|                           | 1953–1995 | 2000–2011 |
| Порядок/род               | 0.12      | 0.16      |
| Род/вид                   | 0.25      | 0.36      |
| Вид/внутривидовые таксоны | 5.3       | 8.7       |

**Доминанты.** В 2000–2014 гг. в составе доминирующих видов фитопланктона Рыбинского водохранилища насчитывалось 99 видов и разновидностей. Из них на стандартных станциях Главного и Волжского плесов в 2001–2014 гг. выявлено 73 таксона, а при исследовании фитопланктона всех плесов водохранилища в 2000–2011 гг. – 61. Максимальной частотой доминирования (100%) в первом случае отличались диатомеи *Aulacoseira granulata*, *A. islandica*, *Stephanodiscus neoastraea* и цианопрокариоты *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* (рис. 4.3). Во втором помимо перечисленных цианопрокари от диатомовые – *Aulacoseira granulata*

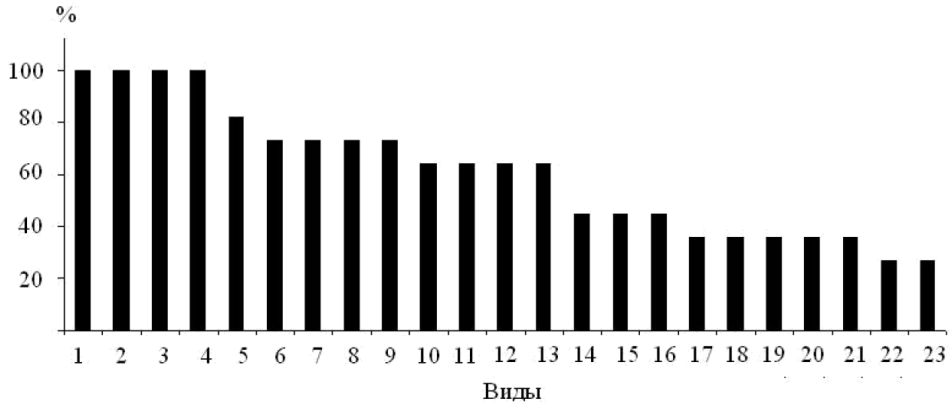
и *A. subarctica* (рис. 4.4). Последняя в 60% случаев лидировала в более северных Шекснинском и Моложском плесах.

Многолетнюю динамику числа доминирующих видов можно проследить по данным стандартных рейсов с 1954 по 2014 гг. Поскольку материалы в 1990–х гг. собраны с большими пропусками во времени, то они исключены из анализа. С 1954 по 1969 гг. число доминантов постепенно достоверно увеличивалось ( $R = 0.76$ ,  $F = 19.6$ ,  $p < 0.001$ ) и составляло в среднем за этот период 22 таксона рангом ниже рода. С 1970 по 1985 г. их число (19) постепенно снижалось ( $R = -0.61$ ,  $F = 7.28$ ,  $p < 0.02$ ), а в 2000-е годы снова увеличивалось (24) (рис. 4.5).

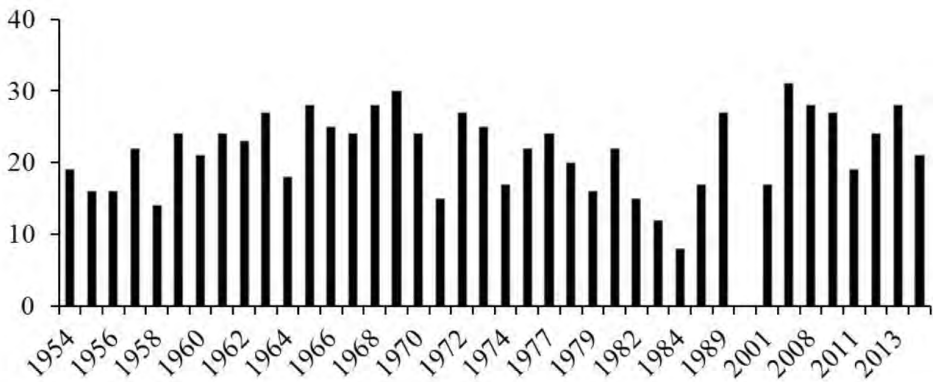
По сравнению с последними данными (Корнева, 2015), в 2001–2014 гг. в составе доминирующих комплексов фитопланктона Главного и Волжского плесов впервые обнаружено 19 таксонов: *Cuspidothrix elenkinii* (I.A. Kisselev) P. Rajanien, Komárek et al. или *C. issatschenkoi* (Ussaczew) P. Rajanien, Komárek et al., *Dinobryon sociale* Ehr., *Navicula* cf. *viridula* (Kütz.) Ehr., *Nitzschia acicularis* (Kütz.) W. Smith, *N. paleacea* (Grun.) Grun., *N. cf. sigma* (Kütz.) W. Smith, *Surirella ovalis* Breb., *Tribonema ambiguum* Skuja, *Rhodomonas lens* Pasch., *Chlamydomonas reinhardtii* Dangeard, *Gloeomonas mucosa* (Korsch.) Ettl, *Paulschulzia tenera* (Korsch.) Lund, *Tetraspora* sp., *Dityosphaerium pulchellum* Wood, *Eutetramorus planctonicus* (Korsch.) Bourr., *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh. var. *longicorne* Reinsch, *P. duplex* Meyen var. *subgranulatum* Racib., *Scenedesmus circumfusus* Hortob., *Spirogyra* sp. В 2004 г. в Шекснинском плесе – *Chlamydomonas reinhardtii*.



**Рис. 4.3.** Частота доминирования (%) отдельных видов фитопланктона на стандартных станциях в 2001–2014 гг. Виды: 1 – *Stephanodiscus usneoastraea*, 2 – *Aulacoseira granulata*, 3 – *A. islandica*, 4 – *Aphanizomenon flos-aquae*, 5 – *Microcystis aeruginosa*, 6 – *Pediastrum boryanum*, 7 – *Stephanodiscus binderanus*, 8 – *S. hantzschii*, 9 – *Aulacoseira ambigua*, 10 – *Asterionella formosa*, 11 – *Fragilaria crotonensis*, 12 – *Pediastrum duplex*, 13 – *Microcystis wesenbergii*, 14 – *Peridinium* sp., 15 – *Actinocyclus normanii*, 16 – *Scenedesmus longispina*, 17 – *Anabaena schereemetievi* Elenkin, 18 – *Melosira varians*, 19 – *Anabaena spiroides* Klebahn, 20 – *Skeletonema subsalsum*, 21 – *Nitzschia* sp., 22 – *Chlamydomonas* sp., 23 – *Rhodomonas lens* Pascher, 24 – *Tabellaria fenestrata*, 25 – *Ulnaria ulna*, 26 – *Sphaerocystis planctonica* (Korsch.) Bourrelly, 27 – *Pandorina morum*.

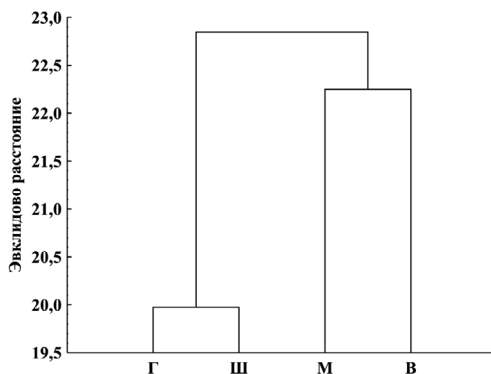


**Рис. 4.4.** Частота доминирования отдельных видов фитопланктона на расширенной сетке станций в 2000–2011 гг. Виды: 1 – *Microcystis aeruginosa*, 2 – *Aphanizomenon flos-aquae*, 3 – *Aulacoseira granulata*, 4 – *A. subarctica*, 5 – *Skeletonema subsalsum*, 6 – *Stephanodiscus binaeranus*, 7 – *Cyclostephanos invisitatus* (Hohn et Heller.) E.C. Ther., Stoermer and Håk. (sin. *Stephanodiscus invisitatus* Hohn et Heller.), 8 – *Aulacoseira islandica*, 9 – *Asterionella formosa*, 10 – *Microcystis wesenbergii*, 11 – *Stephanodiscus neoastraea*, 12 – *S. hantzschii*, 13 – *Fragilaria crotonensis*, 14 – *Microcystis viridis* (A. Braun in Rabenhorst) Lemm., 15 – *Anabaena scheremetievi*, 16 – *Melosira varians*, 17 – *Anabaena* sp., 18 – *Gloeotrichia echinulata* (J.S. Smith) P. Richter, 19 – *Dinobryon divergens* Imhof, 20 – *Actinocyclus normanii*, 21 – *Pediastrum boryanum*, 22 – *Aulacoseira ambigua*, 23 – *Glenodinium* sp.



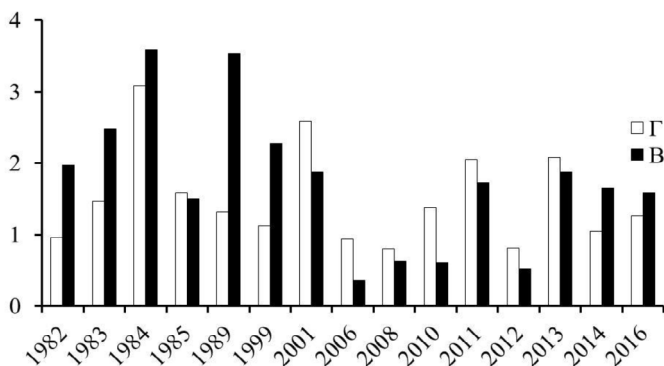
**Рис. 4.5.** Межгодовая динамика числа доминирующих видов фитопланктона Главного и Волжского плесов Рыбинского водохранилища с 1954 по 2014 гг.

2000–2011 гг. наибольшим числом специфических доминантов отличался фитопланктон Главного плеса (14). В Шекснинском плесе их число не превышало 3, в Волжском – 2. Оценка степени сходства по частоте доминирования показала, что наиболее близки между собой в этом отношении Главный с Шекснинским плесом и Моложский с Волжским (рис. 4.6).



**Рис. 4.6.** Дендрограмма сходства различных плесов по частоте доминирования видов фитопланктона. Обозначения: Г – Главный, Ш – Шекснинский, М – Моложский, В – Волжский плесы.

**Пространственное распределение.** Распределение фитопланктона по акватории водохранилища в значительной степени связано с его пространственной биотопической неоднородностью (Корнева, 1988, 1993), обусловленной, прежде всего, сложной морфометрией водоема, которая предопределяет гидрофизические и гидрохимические особенности отдельных плесов (Фортунов, 1959). Исследования, проведенные в 1954–1989 гг., показали, что наибольшей биомассой отличался фитопланктон речных плесов, которые выделялись и таксономической структурой альгоценозов (Корнева, 1993, 2015). Однако в 2006–2013 гг. средневегетационная биомасса фитопланктона центрального озерного Главного плеса стабильно превышала таковую речного Волжского (рис. 4.7). Начиная с 2014 г., это соотношение вновь изменилось в пользу Волжского.



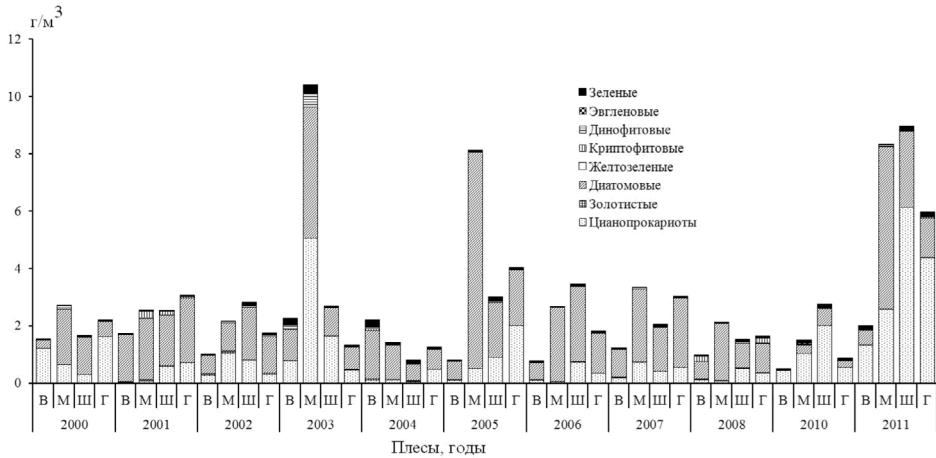
**Рис. 4.7.** Изменение средневегетационной биомассы фитопланктона (г/м³) Главного (Г) и Волжского (В) плесов Рыбинского водохранилища в разные годы.

Если учитывать другие участки водохранилища, то в 9-ти из 11-ти лет наблюдений наибольшего развития фитопланктон достигал в Моложском и Шекснинском плесах (рис. 4.8). Особенно это выражено в 2003, 2005

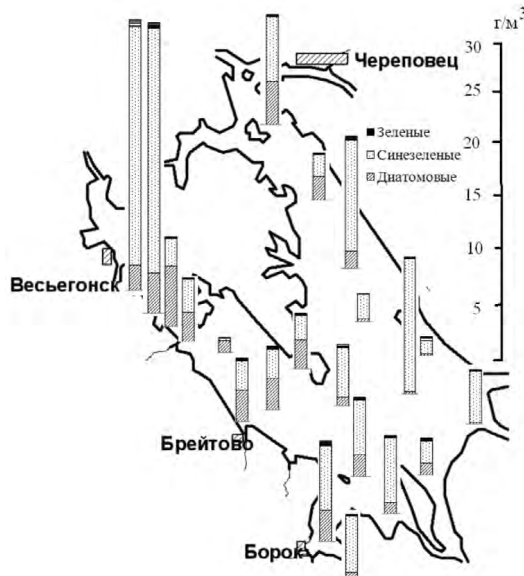


и 2011 гг. В устьевых участках рек биомасса фитопланктона может втрое превышать таковую на русловой части водохранилища. Например, в августе 2011 г. в устье рек Лама (Моложский плес) и Тереха (Главный плес) (рис. 4.9). В Волжском и Моложском плесах пропорция биомассы диатомовых была выше таковой цианопрокариот. В Шекснинском и Главном плесах соотношения диатомовых и цианопрокариот практически одинаковы (рис. 4.10).

Наибольшее ценотическое разнообразие (индекс Шеннона, рассчитанный по биомассе) и удельное богатство (число видов в пробе) фитопланктона водохранилища наблюдалось в Шекснинском плесе (табл. 4.7).



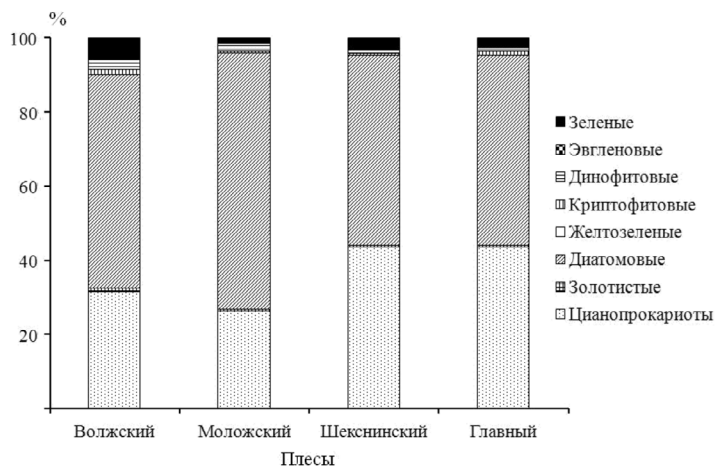
**Рис. 4.8.** Распределение биомассы фитопланктона в различных плесах Рыбинского водохранилища в разные годы. Обозначения как на рис. 4.6.



**Рис. 4.9.** Распределение биомассы фитопланктона по акватории Рыбинского водохранилища в августе 2011 г.

**Таблица 4.7.** Изменение средних и пределы варьирования ценотического разнообразия ( $H_b$ ) и удельного богатства ( $n$ ) фитопланктона в различных плесах Рыбинского водохранилища в 2000–2011 гг.

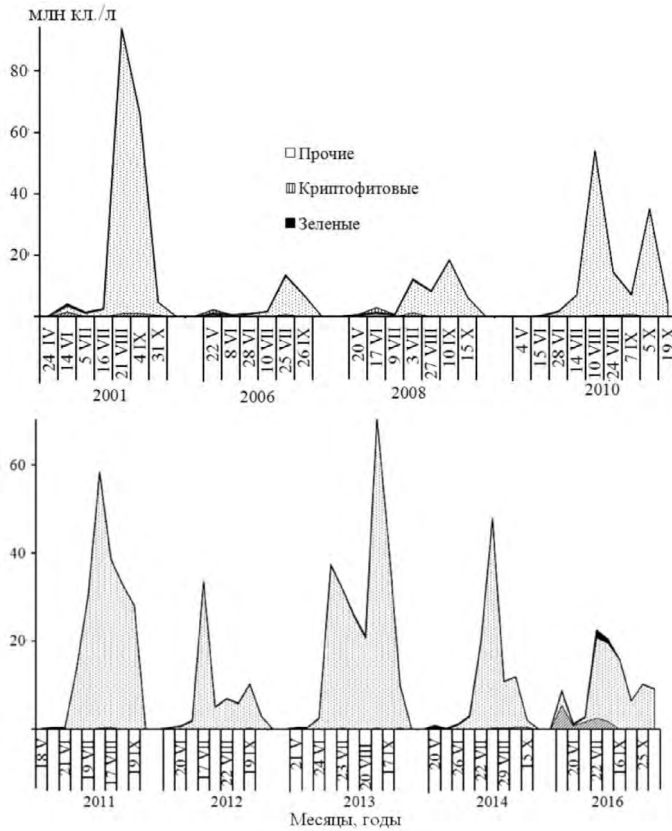
| Плес        | $H_b$     |            | $n$     |            |
|-------------|-----------|------------|---------|------------|
|             | Среднее   | Мин.–макс. | Среднее | Мин.–макс. |
| Шекснинский | 3.21±0.08 | 2.41–3.94  | 53±2    | 27–75      |
| Главный     | 2.79±0.08 | 1.77–3.65  | 45±2    | 27–67      |
| Волжский    | 2.94±0.13 | 1.24–4.10  | 42±2    | 27–66      |
| Моложский   | 2.35±0.17 | 0.53–3.80  | 42±2    | 28–61      |



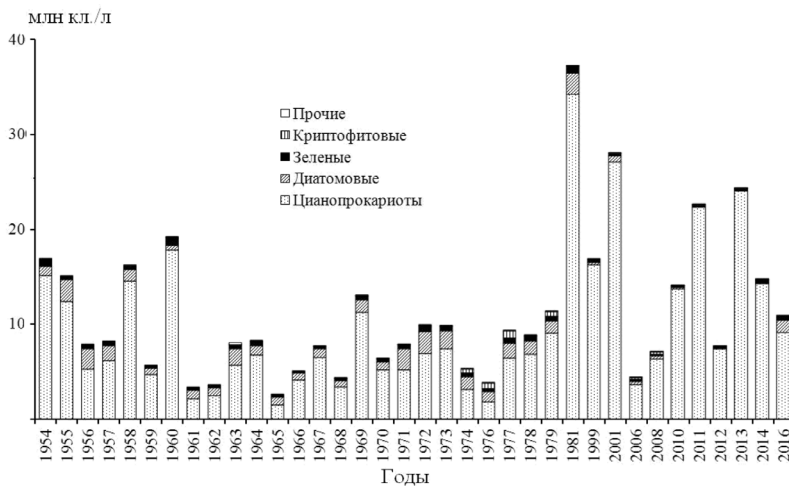
**Рис. 4.10.** Соотношение биомассы основных таксономических групп фитопланктона в различных плесах Рыбинского водохранилища в 2000–2011 гг.

**Сезонная и многолетняя динамика.** Сезонная динамика численности фитопланктона водохранилища в 2001–2016 гг. характеризовалась одним летним максимумом, обусловленным развитием цианопрокариот (рис. 4.11). Начиная с 2008 г., прослеживался второй осенний пик цианопрокариот, в сентябре или даже октябре (2010, 2016 гг.). В 2016 г. на фоне снижения численности цианопрокариот весенний пик диатомей стал более выраженным. Но, возможно, весенний подъем численности диатомовых в предыдущие годы не удалось зафиксировать из-за отсутствия более ранних выездов на водоем в начале мая. В 2000-е годы численно среди цианопрокариот помимо обычных *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa* (Корнева, 1988) лидировали *M. wesenbergii*, *Aphanocapsa holsatica* и *A. incerta*. Последние 2 вида с очень мелкими размерами клеток (около 1 мкм) могут составлять до 70% от общей численности фитопланктона.

Начиная с конца 1980-х годов, численность фитопланктона Рыбинского водохранилища стала резко возрастать (рис. 4.12). Средняя суммарная численность в 1954–1979 гг. составляла 8.5 млн кл./л, в 1981–2016 гг. – 16.5 млн кл./л, т.е. увеличилась почти в 2 раза. Увеличение численности цианопрокариот началось в период повышения приземной температуры в середине 1970-х годов (Второй..., 2014) и температуры воды в Рыбинском водохранилище (см. главу 2 наст. книги).



**Рис. 4.11.** Сезонная динамика численности фитопланктона на стандартных станциях Рыбинского водохранилища в 2001–2016 гг.



**Рис. 4.12.** Многолетняя динамика численности (млн.кл./л) фитопланктона Рыбинского водохранилища.

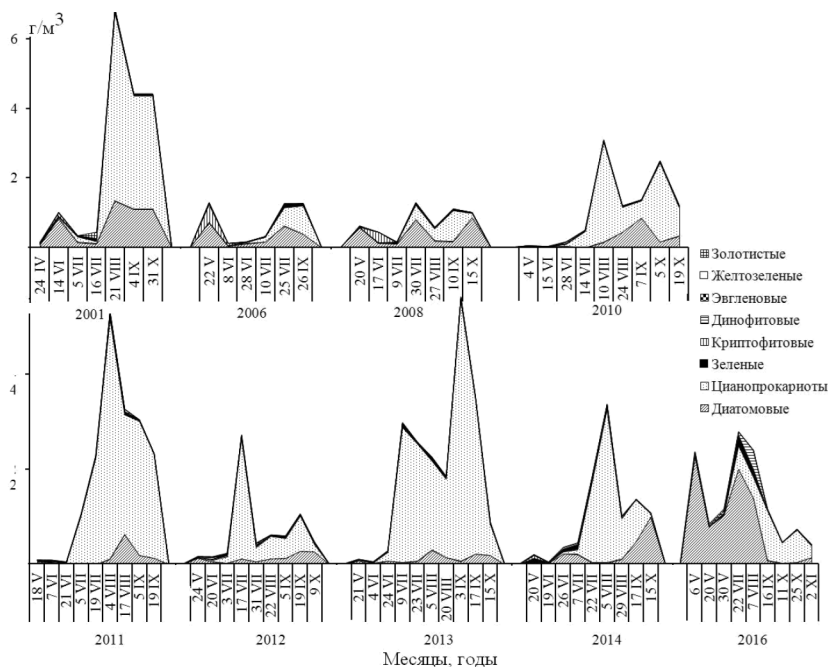


Рис. 4.13. Сезонная динамика биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища в 2001–2016 гг. (среднее для шести стандартных станций).

Для сезонной динамики биомассы фитопланктона водохранилища характерно три подъема – весенний, летний и осенний с хорошо выраженной летней депрессией – фазой “чистой воды” (Экология фитопланктона..., 1999; Корнева, 2015 и др.). Начиная с 1981 г. (Корнева, 1988, 2015), летний пик цианопрокарисов сравнялся с весенним подъемом биомассы диатомовых водорослей и с 1983 г. (Экология фитопланктона..., 1999) стал устойчиво и существенно его превышать (рис. 4.13).

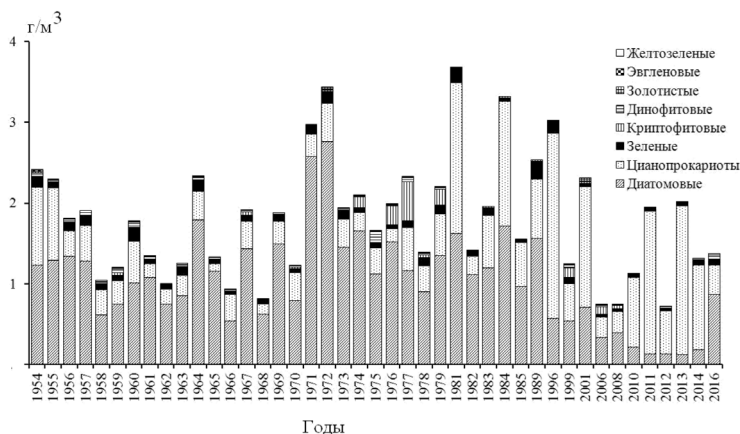


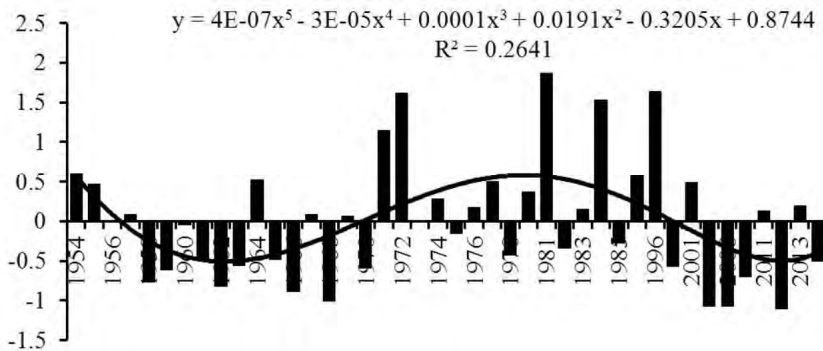
Рис. 4.14. Многолетняя динамика биомассы различных крупных таксономических групп фитопланктона Рыбинского водохранилища.

В течение первых 25 лет изучения фитопланктона водохранилища биомасса диатомовых водорослей всегда превалировала над биомассой цианопрокариот (рис. 4.14). В последующий 35-летний период соотношение биомассы диатомей и цианопрокариот сильно изменилось в пользу вторых (табл. 4.8). Помимо этого, начиная с середины 1970-х годов, в структуре фитопланктона все чаще среди доминирующих видов стали появляться криптомонады (рис. 4.14). Помимо увеличения обилия криптофитовых, установлен рост удельного богатства и обилия золотистых водорослей (Korneva, Solovyeva, 2017).

**Таблица 4.8.** Изменение биомассы ( $\text{г/м}^3$ ) диатомовых водорослей и цианопрокариот в разные периоды наблюдений.

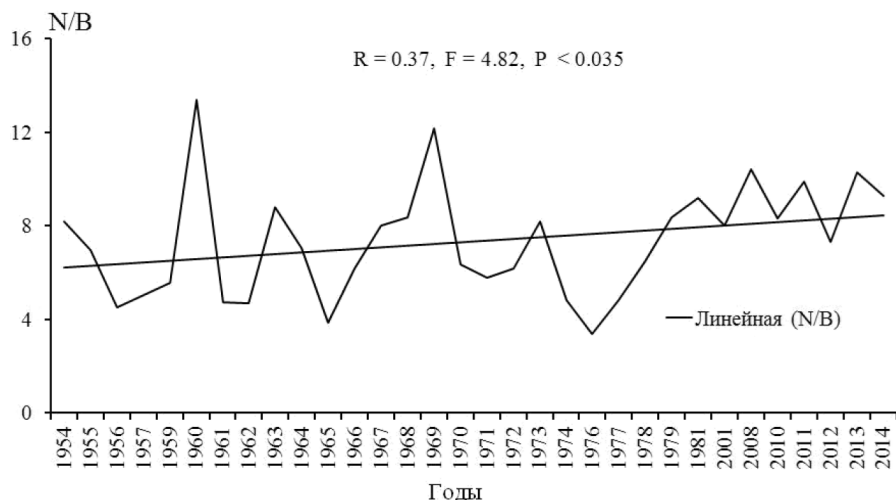
| Годы      | Диатомовые      |            | Цианопрокариоты |            |
|-----------|-----------------|------------|-----------------|------------|
|           | Среднее         | Мин.–макс. | Среднее         | Мин.–макс. |
| 1954–1979 | $1.25 \pm 0.11$ | 0.53–2.76  | $0.36 \pm 0.04$ | 0.09–0.96  |
| 1981–2016 | $0.73 \pm 0.13$ | 0.12–1.71  | $0.99 \pm 0.16$ | 0.23–2.29  |

В многолетней динамике средневегетационной биомассы фитопланктона можно выделить три периода: 1958–1970 гг., когда частота и величина отрицательных отклонений от средней многолетней биомассы была выше ее положительных, 1971–2001 гг., когда преобладали положительные отклонения, и в последние 2 десятилетия наблюдается повторение ситуации первых 15 лет наблюдений (рис. 4.15).

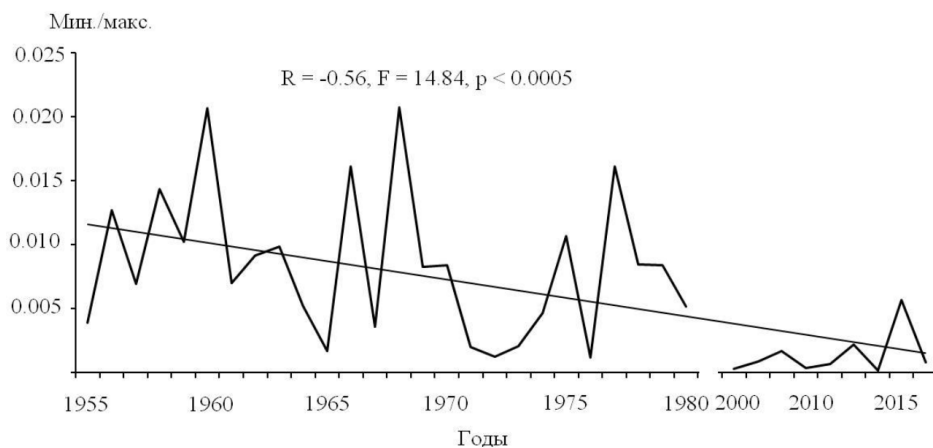


**Рис. 4.15.** Многолетняя (1954–2014 гг.) динамика отклонений биомассы фитопланктона ( $\text{г/м}^3$ ) от ее среднемноголетнего значения.

Соотношение численности и биомассы фитопланктона, как осредненного показателя размерности клеток водорослей, увеличивалось (рис. 4.16), что подтверждает многолетнее уменьшение средненотических объемов клеток (Корнева, 2015). В основном это произошло за счет увеличения численности (цианопрокариот) и снижения биомассы фитопланктона в 2000-е годы (рис. 4.12, 4.14, 4.15).



**Рис. 4.16.** Многолетнее изменение соотношения численности ( $N$ ) и биомассы ( $B$ ) фитопланктона Рыбинского водохранилища.



**Рис. 4.17.** Многолетнее изменение соотношения минимальной и максимальной биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища.

Соотношение минимальной и максимальной биомассы фитопланктона, как показатель устойчивости водной экосистемы (Алимов, 1989), постепенно снижалось (рис. 4.17), что позволяет говорить об уменьшении устойчивости экосистемы Рыбинского водохранилища. Об этом свидетельствует также снижение индекса ценотического разнообразия Шеннона (Корнева, 2015) и активное проникновение различных чужеродных видов-вселенцев (Korneva, 2014).

Таким образом, фитопланктон Рыбинского водохранилища в первые десятилетия XXI века претерпел ряд значительных изменений. Они выража-

лись в продолжающемся упрощении структуры альгофлоры, увеличении численности фитопланктона за счет цианопрокариот с повышением их доли в биомассе фитопланктона, увеличении обилия и разнообразия миксотрофных фитофлагеллят (криптофитовых и золотистых), способных к фаготрофии. Это можно рассматривать как признак начального этапа гетеротрофной фазы планктонной сукцессии водохранилища. Произошло увеличение обилия мелкоразмерных видов, в сезонной динамике биомассы стал преобладать летний пик, обусловленный развитием цианопрокариот, снизилось соотношение минимальной и максимальной биомассы, как меры устойчивости экосистемы. Биомасса фитопланктона центрального Главного плеса часто стала превышать таковую речного Волжского.

## Глава 5. Макрофиты<sup>1</sup>

Растительный покров Рыбинского водохранилища изучают со времени его создания. А.П. Белавской и Т.Н. Кутовой (1966) показано, что в 1942–1963 гг. для водохранилища был характерен процесс медленного формирования прибрежноводной растительности. Общее изменение фитоценозов шло от гидрофитного к гелофитному типу со слабым развитием высокотравных воздушноводных растений. Максимальное зарастание водохранилища (2%) отмечено в 1956 г., затем наблюдалось постепенное сокращение зарослей в связи с уменьшением закрытых местообитаний из-за размыва островов и исчезновения затопленных лесов.

Следующий цикл исследований растительного покрова на водоеме проведен в 1987–1997 гг. (Ляшенко, 1995, 1999). Материалы аэрофотосъемки 1987 и 1989 гг. показали, что водохранилище к этому времени заросло на 3.2% (Ляшенко, 1995), т.е. между 1963 и 1987 гг. не только прекратилось снижение зарастания водохранилища, но и началось его интенсивное увеличение. При этом наблюдалось господство воздушноводных растений (94.8%) над погруженными (2.7%) и имеющими плавающие листья (2.5%). Произошла замена низкотравных гелофитов на высокотравные и высокопродуктивные: тростник южный *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. манник большой *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb., камыш озерный *Scirpus lacustris* L. и двукисточник тростниковый *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch. (Ляшенко, 1995). Ежегодные наблюдения 1987–1997 гг. показали непрерывное нарастание площади тростника, двукисточника и манника, а также увеличение их доли среди сообществ воздушноводных растений (Ляшенко, 1999).

В 2001 г. обнаружено, что многие мелководья, покрытые двукисточником, манником и отчасти тростником, перестали быть частью акватории водохранилища даже в годы с высоким летним уровнем стояния воды и перешли в заболоченный берег. Заметно снизилась общая площадь зарастания акватории. Растительность заняла более глубоководные места, на которые продвинулись в первую очередь рдест пронзеннолистный *Potamogeton perfoliatus* L., рдест злаковый *P. gramineus* L. s.l. и камыш озерный; последний местами преобладал над тростником. Таким образом, в начале и середине 90-х годов прошлого века закончился один и начался другой период в процессе зарастания водоема. Для характеристики этого периода в 2003 и 2009 гг. проведено полное картирование растительного покрова.

### 5.1. Степень зарастания водохранилища

В середине лета 2003 г. (момент картирования растительного покрова) уровень воды Рыбинского водохранилища снизился с отметки 101 м БС, который был в начале лета, до отметки 100 м БС. Многие растительные сообщества оказались в обсохшем состоянии, но сохранили свои контуры, поэтому их площади учитывали при картировании. Обсчет полученных материалов

<sup>1</sup> Автор главы В.Г. Папченков



показал, что водные и прибрежноводные растения заняли 49.8 км<sup>2</sup> обводненных и обсохших мелководий водохранилища, что соответствует степени его зарастания 1.2%. При учете только сообществ макрофитов в пределах залитых водой отмелей на отметке уровня 100 м площадь зарастания составила 29.3 км<sup>2</sup>, степень зарастания – 0.8% (Папченков, Ремизов, 2005).

В Главном плесе сосредоточены основные заросли водных и прибрежноводных растений. При этом степень его зарастания была самой низкой (табл. 5.1). Здесь господствовали тростник южный (36.1%) и манник большой (32.7%). Значительно меньшую площадь занимали сообщества полевницы побегообразующей *Agrostis stolonifera* L. с лисохвостом равным *Alopecurus aequalis* Sobol. (7.3%), осоки острой *Carex acuta* L. (4.8%) и жерушника земноводного *Rorippa amphibia* (L.) Bess. (4.2%). Среди растений третьего плана выделялись рдест пронзеннолистный (2.9%), камыш озерный (2.4%), хвощ приречный *Equisetum fluviatile* L. (1.5%), частуха подорожниковая *Alisma plantago aquatica* L. и частуха злаковая *A. gramineum* Lej. (1.4%), сусак зонтичный *Butomus umbellatus* L. (1.4%), рдест злаковый (1.2%), горец земноводный *Persicaria amphibia* (L.) S. F. Gray (1.0%). Роль прочих видов в зарастании водохранилища была незначительной (табл. 5.2).

**Таблица 5.1.** Площадь и степень зарастания водохранилища в 2003 г. при разных отметках уровня воды.

| Показатель                 | Уровень,<br>м БС | Плеса |       |       |        | Всего  |
|----------------------------|------------------|-------|-------|-------|--------|--------|
|                            |                  | В     | М     | Ш     | Г      |        |
| Площадь, км <sup>2</sup> : |                  |       |       |       |        |        |
| зарослей                   | 101              | 7.0   | 5.3   | 10.9  | 26.6   | 49.8   |
| акватории                  | 101              | 468.3 | 166.3 | 560.2 | 2849.0 | 4044.0 |
| Степень зарастания, %      | 101              | 1.5   | 3.2   | 2.0   | 0.9    | 1.2    |
| Площадь, км <sup>2</sup> : |                  |       |       |       |        |        |
| зарослей                   | 100              | 4.7   | 2.7   | 6.9   | 15.0   | 29.3   |
| акватории                  | 100              | 382.0 | 122.7 | 434.3 | 2643.6 | 3582.6 |
| Степень зарастания, %      | 100              | 1.2   | 2.2   | 1.6   | 0.6    | 0.8    |
| Площадь, км <sup>2</sup> : |                  |       |       |       |        |        |
| зарослей                   | 99               | 2.0   | 0.8   | 1.5   | 2.8    | 7.1    |
| акватории                  | 99               | 304.6 | 101.5 | 328.9 | 2392.6 | 3127.6 |
| Степень зарастания, %      | 99               | 0.7   | 0.7   | 0.4   | 0.1    | 0.2    |

**Примечание.** Плеса: В – Волжский, М – Моложский, Ш – Шекснинский, Г – Главный.

В числе последних уруть мутовчатая *Myriophyllum verticillatum* L. и уруть сибирская *M. sibiricum* Kom., шелковники волосистый *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch и завитой *B. circinatum* (Sibth.) Spach, элодея канадская *Elodea canadensis* Michx., рдесты блестящий *Potamogeton lucens* L., гребенчатый *P. pectinatus* L. и плавающий *P. natans* L., кубышка желтая *Nuphar lutea* (L.) Smith, кувшинки северная *Nymphaea x borealis* E. Camus и чистобелая *N. candida* J. Presl, рогозы узколистный *Typha angustifolia* L. и широколистный *T. latifolia* L., стрелолист обыкновенный *Sagittaria sagittifolia* L., ежеголовники всплывший *Sparganium emersum* Rehm. и пря-

мой *S. erectum* L., ситняг болотный *Eleocharis palustris* (L.) R.Br., омежник водный *Oenanthe aquatilis* (L.) Poir. При малом уровне наполнения водохранилища, когда оказываются на суше площади большинства прибрежно-водных растений, степень зарастания плеса незначительна (табл. 5.2).

**Таблица 5.2.** Площадь зарастания (тыс. м<sup>2</sup>) Рыбинского водохранилища в 2003 (над чертой) и 2009 гг. (под чертой).

| Группа и вид растений   | Плеса                 |                       |                         |                         | Всего                    |
|-------------------------|-----------------------|-----------------------|-------------------------|-------------------------|--------------------------|
|                         | Волжский              | Моложский             | Шекснинский             | Главный                 |                          |
| Гидрофиты               | <u>576</u><br>8950    | <u>457</u><br>8140    | <u>972</u><br>19 940    | <u>1811</u><br>24 740   | <u>3816</u><br>61 770    |
| Горец земноводный       | <u>102</u><br>1350    | <u>145</u><br>1050    | <u>137</u><br>2830      | <u>213</u><br>900       | <u>597</u><br>6130       |
| Кубышка желтая          | <u>0</u><br>80        | <u>0</u><br>30        | <u>13</u><br>220        | <u>28</u><br>100        | <u>41</u><br>430         |
| Кувшинка чистобелая     | <u>12</u><br>490      | <u>8</u><br>310       | <u>2</u><br>1740        | <u>4</u><br>1040        | <u>26</u><br>3580        |
| Рдест злаковый          | <u>0</u><br>80        | <u>15</u><br>80       | <u>201</u><br>1130      | <u>482</u><br>1720      | <u>698</u><br>3000       |
| Рдест гребенчатый       | <u>31</u><br>610      | <u>27</u><br>380      | <u>81</u><br>730        | <u>122</u><br>780       | <u>260</u><br>2500       |
| Рдест пронзеннолистный  | <u>293</u><br>5010    | <u>220</u><br>5580    | <u>406</u><br>8130      | <u>752</u><br>17 140    | <u>1670</u><br>35 860    |
| Рдест блестящий         | <u>42</u><br>590      | <u>22</u><br>200      | <u>86</u><br>790        | <u>95</u><br>340        | <u>245</u><br>1920       |
| Урути                   | <u>40</u><br>410      | <u>18</u><br>100      | <u>46</u><br>1010       | <u>50</u><br>440        | <u>154</u><br>1950       |
| Прочие гидрофиты        | <u>56</u><br>330      | <u>2</u><br>410       | <u>0</u><br>3360        | <u>65</u><br>2280       | <u>123</u><br>6380       |
| Гелофиты                | <u>6346</u><br>24320  | <u>4291</u><br>17 170 | <u>9562</u><br>37 170   | <u>23 693</u><br>52 200 | <u>43 892</u><br>130 860 |
| Тростник южный          | <u>2580</u><br>6790   | <u>1805</u><br>4910   | <u>5092</u><br>10 670   | <u>11 243</u><br>18 000 | <u>20 720</u><br>40 370  |
| Манник большой          | <u>2280</u><br>7390   | <u>2040</u><br>5700   | <u>3656</u><br>11 310   | <u>10 768</u><br>25 080 | <u>18 744</u><br>49 480  |
| Камыш озерный           | <u>536</u><br>6640    | <u>208</u><br>4270    | <u>187</u><br>6160      | <u>423</u><br>7270      | <u>1354</u><br>24 340    |
| Хвоц приречный          | <u>12</u><br>1030     | <u>69</u><br>610      | <u>241</u><br>3160      | <u>564</u><br>120       | <u>886</u><br>4920       |
| Ежеголовники            | <u>2</u><br>220       | <u>12</u><br>70       | <u>25</u><br>1710       | <u>48</u><br>0          | <u>87</u><br>2000        |
| Стрелолист обыкновенный | <u>34</u><br>1370     | <u>16</u><br>620      | <u>197</u><br>2070      | <u>261</u><br>550       | <u>507</u><br>4610       |
| Сусак зонтичный         | <u>286</u><br>750     | <u>131</u><br>950     | <u>99</u><br>1530       | <u>266</u><br>1120      | <u>782</u><br>4350       |
| Прочие гелофиты         | <u>616</u><br>130     | <u>10</u><br>40       | <u>65</u><br>560        | <u>120</u><br>60        | <u>812</u><br>790        |
| Гигро- и гигрогелофиты  | <u>2391</u><br>6460   | <u>1866</u><br>5460   | <u>1051</u><br>5370     | <u>4358</u><br>16 340   | <u>9664</u><br>33 630    |
| Осока острая            | <u>970</u><br>2650    | <u>150</u><br>3030    | <u>408</u><br>3160      | <u>1226</u><br>7240     | <u>2754</u><br>16 080    |
| Прочие                  | <u>1421</u><br>3810   | <u>1716</u><br>2430   | <u>643</u><br>2210      | <u>3132</u><br>9100     | <u>6910</u><br>17 550    |
| Итого                   | <u>9313</u><br>39 730 | <u>6613</u><br>30 770 | <u>11 581</u><br>62 480 | <u>29 859</u><br>93 280 | <u>57 367</u><br>226 260 |
| Площадь зарослей        | <u>6962</u><br>32 950 | <u>5303</u><br>24 890 | <u>10 931</u><br>53 740 | <u>26 580</u><br>74 660 | <u>49 776</u><br>186 230 |

Наиболее зарастающим был самый маленький Моложский плес. В его растительном покрове доминировали манник, тростник и полевица с лисохвостом. Волжский плес выделялся самыми обширными на водохранилище зарослями камыша озерного и частухи, Шекснинский – существенным преобладанием тростника над манником (соответственно 44.0 и 31.6%) и их резким совместным преобладанием (75.6%) над всеми другими макрофитами (табл. 5.2).

Летом 2009 г. проведено новое полное картирование растительности Рыбинского водохранилища (Папченков, 2013). Результаты обработки полевых материалов отражены в табл. 5.2. В этот год, в отличие от 2003 г., уровень воды в водохранилище весь вегетационный сезон был близок к нормальному подпорному (101.8 м БС). Вновь оказались затопленными прибрежные низины, многие годы находившиеся летом в обсохшем состоянии. В связи с этим в структуре зарослей макрофитов водоема произошли существенные изменения. Если в маловодном 2003 г. водные и прибрежноводные растения занимали ~50 км<sup>2</sup>, то в 2009 г. площадь зарослей увеличилась до 186 км<sup>2</sup>. В 2003 г. 2/3 (~70%) всех зарослей приходилось на долю двух видов – тростника южного и манника большого, в 2009 г. близкую суммарную долю (66.3%) дали четыре вида: манник большой (21.9%), тростник южный (17.8%), рдест пронзеннолистный (15.9%) и камыш озерный (10.8%).

Тростник уступил лидерство маннику, в >5 раз большей стала доля в сложении растительности рдеста пронзеннолистного и камыша озерного. Поскольку манник в основном скрыт в малозаметных с воды береговых низинах, то камыш наряду с тростником стал наиболее заметным на мелководьях воздушноводным растением. Подтопленными оказались также большие массивы осоки и разнообразных гигрогелофитов и гигрофитов, среди которых особенно обилие двукисточник тростниковидный. Его заросли заменили многочисленными в 2003 г. поля полевицы побегообразующей, лисохвоста равного и жерушника земноводного. Почти исчезли заросли частухи подорожниковой и злаковой. Заметно больше стало сусака зонтичного и особенно горца земноводного и кувшинок северной и чистобелой.

В целом, в сложении растительного покрова мелководий поменялось соотношение разных экотипов растений. Если в 2003 г. безраздельно господствовали гелофиты, была заметна роль гигрофитов и гигрогелофитов и малозаметна – гидрофитов, то в 2009 г. резко возросла доля гидрофитов и заметно снизилось участие гелофитов (табл. 5.3). Произошли существенные изменения и в степени зарастания водохранилища. Для всей акватории водоема по сравнению с 2003 г. она возросла в ~3.5 раза. Столь же или еще более значительно изменилась и степень зарастания по плесам (табл. 5.4).

В годы с низким уровнем обсыхают обширные территории прибрежных мелководий водохранилища с зарослями двукисточника, осок, манника и большей части тростника, и существенно снижается степень зарастания водоема. Одновременно идет наступление водных и воздушноводных растений во главе с камышом озерным на прежде глубокие недоступные места прибрежий с последующим новым этапом развития растительности на ранее неосвоенных мелководьях.

При последующем подъеме уровня воды в многоводный период эти новые заросли не исчезают, растения в них адаптируются к условиям повышенной глубины, разрастаются и одновременно способствуют подъему дна за счет усиления здесь процессов осадконакопления. При повышении уровня воды вновь присоединяется к акватории часть отделившихся низин, что ведет к значительному увеличению степени зарастания водоема, величина которой при каждом следующем ее скачке выше предыдущего пика, что свидетельствует об общей тенденции к медленному сокращению акватории водоема.

**Таблица 5.3.** Доля (%), занимаемая различными экотипами и доминирующими видами растений, в общей площади зарослей в Рыбинском водохранилище в 2003 (над чертой) и 2009 гг. (под чертой).

| Экотип                       | Плеса               |                     |                     |                     | Всего               |
|------------------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|
|                              | Волжский            | Моложский           | Шекснинский         | Главный             |                     |
| Гидрофиты                    | <u>6.2</u><br>22.5  | <u>6.9</u><br>26.5  | <u>8.4</u><br>31.9  | <u>6.1</u><br>26.5  | <u>6.7</u><br>27.3  |
| Гелофиты                     | <u>68.1</u><br>61.2 | <u>64.9</u><br>55.8 | <u>82.5</u><br>59.5 | <u>79.3</u><br>56.0 | <u>76.5</u><br>57.8 |
| Гигрофиты<br>и гигрогелофиты | <u>25.7</u><br>16.3 | <u>28.2</u><br>17.7 | <u>9.1</u><br>8.6   | <u>14.6</u><br>17.5 | <u>16.8</u><br>14.9 |
| Вид                          |                     |                     |                     |                     |                     |
| Тростник южный               | <u>27.7</u><br>17.1 | <u>27.3</u><br>16.0 | <u>44.0</u><br>17.1 | <u>37.7</u><br>19.3 | <u>36.1</u><br>17.8 |
| Манник большой               | <u>24.5</u><br>18.6 | <u>30.8</u><br>18.5 | <u>31.6</u><br>18.1 | <u>36.1</u><br>26.9 | <u>32.7</u><br>21.9 |
| Рдест<br>пронзеннолистный    | <u>3.1</u><br>12.6  | <u>3.3</u><br>18.2  | <u>3.5</u><br>13.0  | <u>2.5</u><br>18.4  | <u>2.9</u><br>15.9  |
| Камыш озерный                | <u>5.8</u><br>16.7  | <u>3.1</u><br>13.9  | <u>1.6</u><br>9.9   | <u>1.4</u><br>7.8   | <u>2.4</u><br>10.8  |
| Двукисточник                 | <u>—</u><br>9.6     | <u>—</u><br>7.9     | <u>—</u><br>3.5     | <u>—</u><br>9.8     | <u>—</u><br>7.8     |
| Полевица,<br>лисохвост       | <u>11.7</u><br>—    | <u>18.8</u><br>—    | <u>2.5</u><br>—     | <u>5.3</u><br>—     | <u>7.3</u><br>—     |
| Осока острая                 | <u>10.4</u><br>6.7  | <u>2.3</u><br>9.8   | <u>3.5</u><br>5.1   | <u>4.1</u><br>7.8   | <u>4.8</u><br>7.1   |
| Всего                        | <u>83.2</u><br>81.3 | <u>85.6</u><br>84.3 | <u>86.7</u><br>66.7 | <u>87.1</u><br>90.0 | <u>86.2</u><br>81.3 |

**Таблица 5.4.** Площадь зарослей и степень зарастания акватории Рыбинского водохранилища в 2009 г.

| Показатель                             | Плеса    |           |             |         | Всего  |
|--|----------|-----------|-------------|---------|--------|
|  | Волжский | Моложский | Шекснинский | Главный |        |
| Площадь, км <sup>2</sup> :<br>зарослей | 33.0     | 24.9      | 53.7        | 74.7    | 186.2  |
| акватории                              | 550.0    | 220.0     | 696.5       | 3077.4  | 4544.0 |
| Степень зарастания, %                  | 6.0      | 11.3      | 7.7         | 2.4     | 4.1    |

## Глава 6. Растительные пигменты

### 6.1. Пространственное распределение хлорофилла<sup>2</sup>

Рыбинское водохранилище характеризуется сложной гидродинамической структурой, которая определяется присутствием разнородных водных масс. Их взаимодействие в сочетании со сложной морфометрией водоема обуславливает пространственную неоднородность и временную изменчивость в распределении не только гидрофизических и гидрохимических характеристик, но и гидробионтов (Экологические факторы..., 1993). Пространственное распределение планктона связано с горизонтальной и вертикальной неоднородностью водного столба и в значительной степени определяется физическими процессами (Harris, 1987). Гидродинамическое воздействие служит дополнительным источником внешней энергии, способствующей перераспределению организмов и питательных веществ (Одум, 1975; Margalef, 1978). Пространственную гетерогенность среды считают важным фактором функционирования экосистемы (Hino, 1981).

В распределении планктонных альгоценозов по акватории водоема выделяют зоны разного масштаба (Reynolds, 1990). Участки с различной плотностью водорослей различаются продуктивностью, определяющей кормовую базу беспозвоночных и рыб, а также трофическим статусом и качеством воды. Пятнистость, которая формируется под влиянием гидродинамических процессов, пресса зоопланктона, биогенного лимитирования, обеспечивает водоросли рядом конкурентных преимуществ (Hino, 1981). Пятнистое распределение фитопланктона, являющееся результатом сложных взаимоотношений между плавучестью водорослей и динамическими процессами, имеет большое значение для формирования биологической продуктивности водоема и качества воды.

Предыдущими исследованиями (Минеева, 2004) показано, что в водохранилищах Волги в наибольшей степени выражена крупномасштабная неоднородность фитопланктона (*largescale patchiness*: Reynolds, 1984). Ее размерность характеризуется километрами, а происходящие в пределах пятен изменения – сутками (Harris, 1987; Reynolds, 1990). Представление о крупномасштабном распределении дают материалы съемок, выполненных в возможно сжатые сроки. Для больших акваторий такие наблюдения обычно занимают несколько суток. По отношению к альгоценозам этот временной интервал соответствует экологическому отклику, затрагивающему скорости роста, а по отношению к внешним изменениям он соизмерим с синоптическими процессами (Reynolds, 1990).

Некоторые особенности пространственного распределения фитопланктона в Рыбинском водохранилище рассмотрены нами ранее (Минеева, 1993, 2004). Наиболее подробная съемка (более 70 станций, охватывавших весь водоем) была выполнена в июле 1989 г., однако ее продолжительность составила около 3 недель. Остальные сборы проводили в течение 2–3 дней по случайной сетке, включающей 28–30 станций в августе 1986 г. и 11–18

<sup>2</sup> Автор раздела Н.М. Минеева

станций в 1992–1995 гг. Материалы настоящей работы собраны в 2009–2012 гг. по единой сетке станций (см. главу 1, табл. 1.1 и рис. 1.1) в разные периоды сезонного цикла фитопланктона. Продолжительность полевых сборов составляла 3–4 дня. Маркером развития водорослей служило содержание хлорофилла.

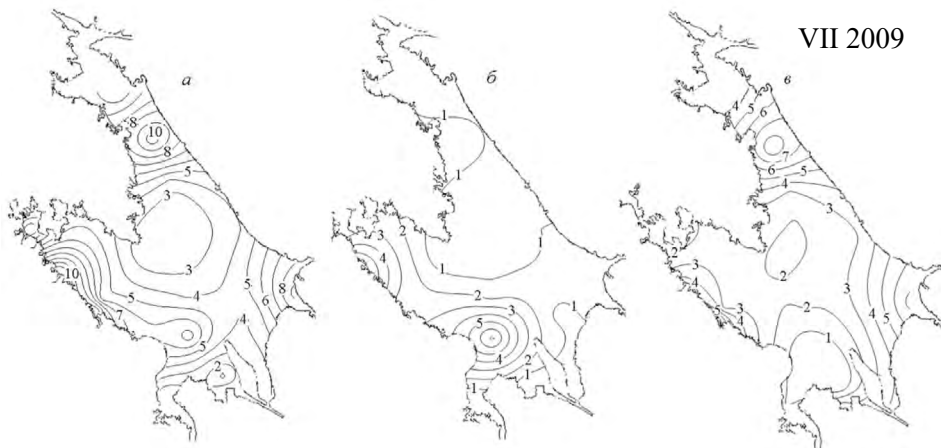
Суммарное содержание хлорофилла *a* (ΣХл) в водохранилище представлено широким диапазоном величин, которые в течение всего периода исследований различались на два порядка, от <1 до >100 мкг/л. В отдельные сроки наблюдения эти различия были не столь велики, минимальная и максимальная величины различались в <10 раз в июне 2010 г., июле 2010 и 2012 гг., августе 2009 и 2011 гг.; в 14–18 раз в июле 2009 г., мае и октябре 2010 г.; в 26–35 раз осенью 2009 г. и в августе 2010 г. Средние для водохранилища концентрации были ниже 10 мкг/л в июле, октябре 2009 г. и мае 2010 г.; составили 12–14 мкг/л в августе и сентябре 2009 г., октябре 2010 г.; увеличились до 26 мкг/л в июне 2010 г. и до 40.9–56.7 мкг/л летом 2010–2012 гг. (табл. 6.1). Содержание хлорофилла служит маркером трофического статуса водоемов (Винберг, 1960). При сложной гидрологической структуре, топическом многообразии, а также за счет сезонных изменений обилия фитопланктона, в Рыбинском водохранилище присутствуют воды разной трофии, соотношение которых меняется в течение вегетационного сезона (Минеева, 2000). При приведенных выше концентрациях хлорофилла в июле, октябре 2009 г. и мае 2010 г. трофический статус водохранилища характеризовался как мезотрофный, в августе и сентябре 2009 г., октябре 2010 г. – умеренно эвтрофный, в июне 2010 г. – эвтрофный, летом 2010–2012 гг. — высоко эвтрофный.

**Таблица 6.1.** Содержание хлорофилла (мкг/л) в Рыбинском водохранилище в период исследования (ΣХл – суммарное, Хл<sub>Вас</sub> – диатомовые, Хл<sub>Сян</sub> – синезеленые; *n* – количество станций; *Cv* – коэффициент вариации, %; ИР – индекс распределения, отн. ед.).

| Год,<br>месяц | <i>n</i> | Хл <sub>Сян</sub> |          |           | Хл <sub>Вас</sub> |          |           | ΣХл       |          |           |    |
|---------------|----------|-------------------|----------|-----------|-------------------|----------|-----------|-----------|----------|-----------|----|
|               |          | Пределы           | Среднее  | <i>Cv</i> | Пределы           | Среднее  | <i>Cv</i> | Пределы   | Среднее  | <i>Cv</i> | ИР |
| 2009, VII     | 18       | 0.1–8.9           | 3.1±0.6  | 83        | 0.1–10.9          | 2.3±0.7  | 139       | 0.7–12.8  | 5.5±1.0  | 74        | 1  |
| VIII          | 30       | 0.1–23.7          | 8.3±1.0  | 64        | 0.1–15.8          | 3.7±0.5  | 79        | 0.2–30.3  | 12.2±1.2 | 53        | 1  |
| IX            | 26       | 0.9–41.6          | 9.9±1.9  | 96        | 0.2–12.2          | 4.5±0.6  | 66        | 1.4–46.9  | 14.4±1.9 | 66        | 1  |
| X             | 22       | 0.1–20.4          | 3.0±1.0  | 159       | 0.1–18.4          | 2.1±0.8  | 186       | 0.3–21.0  | 5.1±1.2  | 111       | 2  |
| 2010, V       | 22       | 0.1–2.4           | 0.6±0.1  | 110       | 0.1–3.4           | 1.4±0.2  | 77        | 0.5–6.8   | 2.4±0.3  | 69        | 1  |
| VI            | 22       | 3.5–35.8          | 13.0±1.8 | 66        | 4.2–33.2          | 13.3±1.4 | 50        | 10.8–52.5 | 26.7±2.2 | 39        | 1  |
| VII           | 12       | 6.7–66.8          | 37.8±5.5 | 50        | 0.1–7.9           | 2.6±0.8  | 104       | 7.3–69.3  | 40.9±5.6 | 47        | 1  |
| VIII          | 24       | 0.1–110           | 35.8±5.5 | 75        | 1.5–68.8          | 20.8±4.1 | 98        | 4.4–116   | 56.7±5.6 | 48        | 1  |
| X             | 22       | 0.1–30.9          | 9.4±1.8  | 90        | 0.1–8.2           | 2.5±0.5  | 86        | 1.8–31.1  | 12.0±1.7 | 67        | 1  |
| 2011, VIII    | 22       | 10.9–102          | 40.1±5.5 | 65        | 0.1–16.1          | 6.6±1.0  | 70        | 13.8–108  | 46.8±5.9 | 59        | 1  |
| 2012, VII     | 22       | 11.0–61.3         | 28.6±3.3 | 52        | 1.3–35.9          | 12.6±2.4 | 84        | 16.5–68.6 | 41.4±3.3 | 36        | 1  |

Содержание хлорофилла диатомовых водорослей ( $X_{\text{Л}_{\text{Вас}}}$ ) в разные сроки наблюдения изменялось от минимальных значений 0.1–4.2 мкг/л до максимальных <10–68.8 мкг/л. Средние для водохранилища величины в основном варьировали от 1.4 до 6.6 мкг/л, увеличивались до 12.6 и 13.3 мкг/л в июне 2010 г. и июле 2012 г. и до 20.8 мкг/л в августе 2010 г. Минимальные концентрации хлорофилла синезеленых водорослей ( $X_{\text{Л}_{\text{Cyan}}}$ ) в разные сроки изменялись от 0.1 до 11 мкг/л, максимальные – от <10 до 100 мкг/л. Средние показатели также варьировали в широком диапазоне: в большинстве случаев составляли 3–13 мкг/л, в мае 2010 г. снижались до <1 мкг/л, в разгар лета 2010–2012 гг. увеличивались до 28–40 мкг/л (табл. 6.1). Содержание хлорофилла зеленых водорослей ( $X_{\text{Л}_{\text{Chl}}}$ ) было невысоким и менялось в узких пределах от минимального 0.1 до максимальных 1.4 мкг/л в июле 2009 г., 4.6 мкг/л в мае 2010 г. и 0.9 мкг/л летом 2011 и 2012 гг.

В летний период 2009 г. температура воды была близка к многолетним значениям (Экологические проблемы..., 2001), в июле и октябре – к средним, в августе и сентябре – к максимальным (см. главу 2, табл. 2.12). Содержание  $\Sigma X_{\text{Л}}$  в июле 2009 г. не превышало 12.8 мкг/л, составляя в среднем 5.5 мкг/л. Около 56% фонда  $\Sigma X_{\text{Л}}$  приходилось на долю  $X_{\text{Л}_{\text{Cyan}}}$ , 41% – на долю  $X_{\text{Л}_{\text{Вас}}}$  (табл. 6.1). Водоросли в основном были сконцентрированы в речных плесах, а также в восточной части водохранилища на участках, прилегающих к устьям рек Ухра и Согожа. Наиболее высокие концентрации  $\Sigma X_{\text{Л}}$  получены в Шекснинском Моложском плесах, более низкие – в Волжском плесе, минимальные – в центре водохранилища (рис. 6.1). В Волжском и Моложском плесах отмечено повышенное количество  $X_{\text{Л}_{\text{Вас}}}$ , в Шекснинском плесе и в районе впадения притоков –  $X_{\text{Л}_{\text{Cyan}}}$ .



**Рис. 6.1.** Распределение концентрации хлорофилла (мкг/л) по акватории Рыбинского водохранилища в 2009 г. (а – суммарный хлорофилл, б – хлорофилл диатомовых, в – хлорофилл синезеленых).

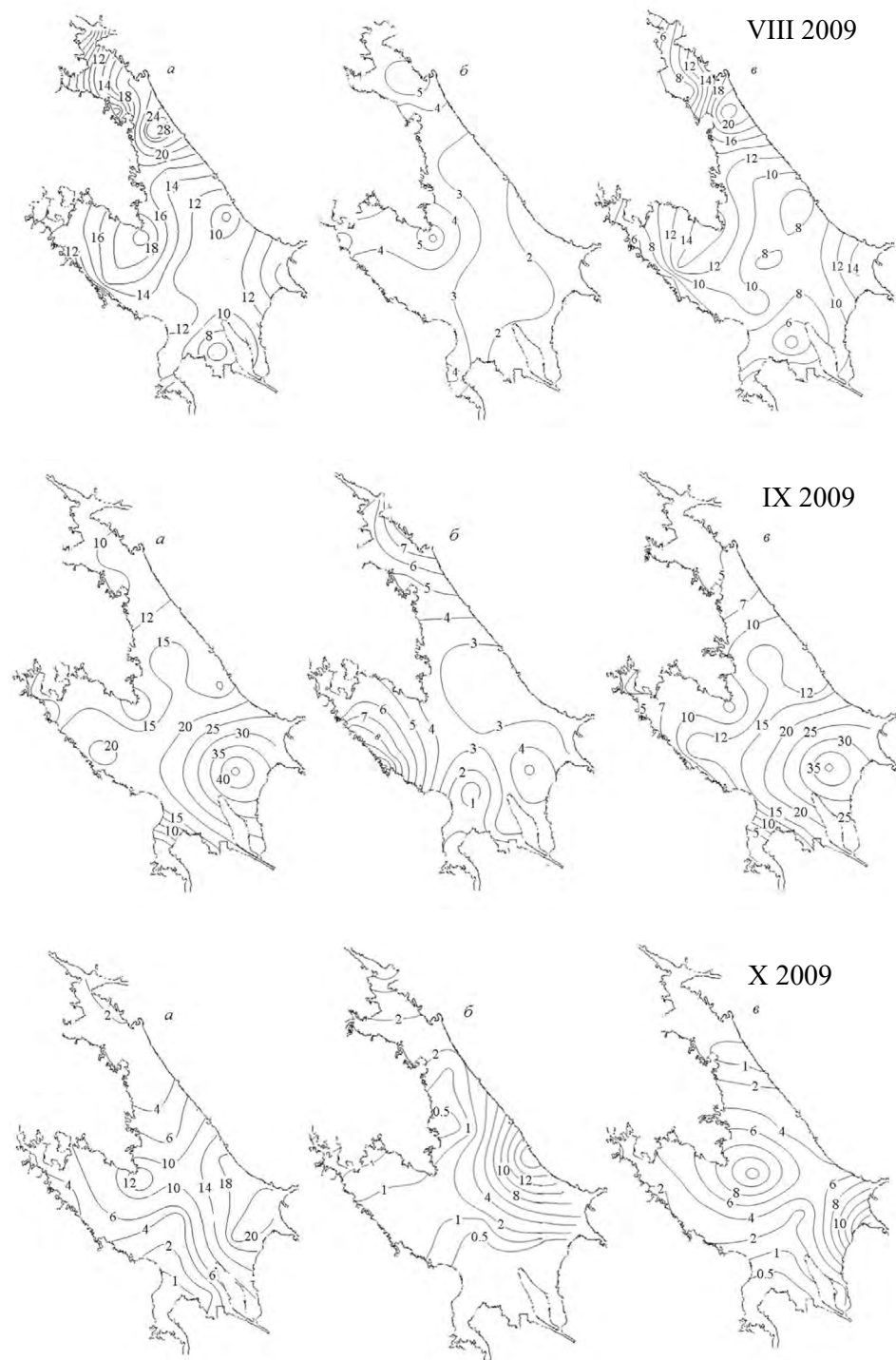


Рис. 6.1. Продолжение.



В августе 2009 г. при максимальном за сезон прогреве водной толщи среднее содержание  $\Sigma\text{Хл}$  увеличилось в 2.2 раза по сравнению с июлем. Параллельно увеличились концентрации  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  и  $\text{Хл}_{\text{Bac}}$ , но доля первого в общем фонде возросла до 68%, а доля второго снизилась до 30% (табл. 6.1). Качественная картина распределения хлорофилла по акватории не изменилась: максимальные величины  $\Sigma\text{Хл}$  и  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  отмечены в южной части Шекснинского плеса. На остальной акватории распределение  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$ , как и распределение  $\text{Хл}_{\text{Bac}}$ , было однородным (рис. 6.1).

В сентябре общий количественный фон  $\Sigma\text{Хл}$ , а также соотношение  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  и  $\text{Хл}_{\text{Bac}}$  остались неизменными, но характер их пространственного распределения поменялся радикальным образом. Максимум  $\Sigma\text{Хл}$  и  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  сместился в юго-восточную часть водохранилища к границе сбросного участка. На большей части акватории (в Шекснинском, Моложском и Волжском плесах, а также в центре) содержание хлорофилла характеризовалось близкими величинами. В верховьях Шекснинского плеса и на границе Главного с Моложским отмечено увеличение  $\text{Хл}_{\text{Bac}}$  (рис. 6.1).

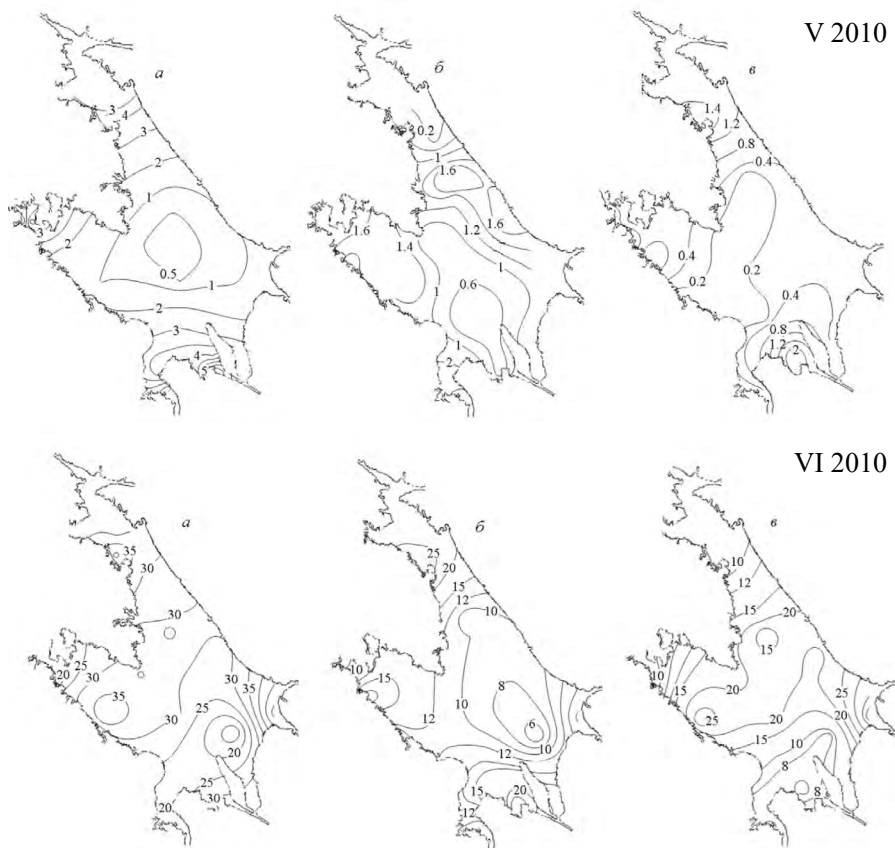
В октябре среднее содержание  $\Sigma\text{Хл}$ ,  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  и  $\text{Хл}_{\text{Bac}}$  снизилось соответственно в 2.8, 3.3 и 2.1 раза, при этом доля  $\text{Хл}_{\text{Bac}}$  стала выше, чем в сентябре, а доля  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  — ниже. Максимальные концентрации  $\Sigma\text{Хл}$  и  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  отмечены в центральной и восточной частях водохранилища,  $\text{Хл}_{\text{Bac}}$  — в восточной, минимальными все показатели были в речных плесах (рис. 6.1). Обращает на себя внимание возросшая неоднородность распределения концентрации хлорофилла по акватории водохранилища. Если в трех предыдущих съемках коэффициент вариации  $\Sigma\text{Хл}$  составлял 53–74%, то в октябре он превысил 100% (табл. 6.1).

В 2010 г. начало вегетации фитопланктона характеризовалось низким содержанием хлорофилла. В первой декаде мая при температуре воды в Главном плесе  $<5^\circ\text{C}$  максимум  $\Sigma\text{Хл}$  составил 6.8 мкг/л, а средняя величина — 2.4 мкг/л. Фонд  $\Sigma\text{Хл}$  (58%) формировал  $\text{Хл}_{\text{Bac}}$ , на долю  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  приходилось 25% (табл. 6.1). В этот период до 17% выросла доля  $\text{Хл}_{\text{Chl}}$ , что служит признаком увеличения обилия зеленых водорослей. Косвенно этот факт был установлен по данным спектрофотометрического метода, согласно которым в период низких концентраций  $\text{Хл } a$  отмечен рост  $\text{Хл } b$ , содержащегося в клетках зеленых водорослей (Минеева, 2000). Распределение концентрации хлорофилла по акватории характеризовалось минимальными показателями в центральной части водохранилища и незначительным повышением в речных плесах (рис. 6.2), откуда, вероятно, и идет распространение водорослей.

В июне при температуре воды  $20\text{--}22^\circ\text{C}$ , существенно превысившей норму, среднее содержание  $\Sigma\text{Хл}$  увеличилось на порядок, а максимальное в районе устья р. Ухра достигло 52 мкг/л. В фонде  $\Sigma\text{Хл}$  в равных пропорциях были представлены  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  и  $\text{Хл}_{\text{Bac}}$ , концентрации которых выросли по сравнению с маем соответственно в 22 и 10 раз. Распределение  $\Sigma\text{Хл}$  по акватории водохранилища было фактически равномерным, предельные концентрации различались лишь в пять раз, а коэффициент вариации (39%) был близок к минимальному для всех сроков наблюдения (табл. 6.1). Самые низкие концентрации хлорофилла отмечены в Моложском плесе и речной части Волжского (ст. Глебово), однако и они превышали 10 мкг/л — граничное значение для мезотрофных и эвтрофных вод. Локальные пятна с concentra-

цией 30–40 мкг/л зарегистрированы в центре (станции Наволок, Средний Двор) и в западной части Главного плеса (ст. Брейтово), а также на мелко-водьях. Повышенным содержанием  $Xл_{Вас}$  характеризовались речные плесы и их граничные с Главным плесом участки, высокое содержание  $Xл_{Cyan}$  отмечено на всей акватории Главного плеса (рис. 6.2).

В июле при дальнейшем прогреве водной толщи до аномально высоких значений 25–29°C содержание  $\Sigma Xл$  продолжало увеличиваться, и средняя величина в 1.5 раза превысила июньскую. Распределение  $\Sigma Xл$  по акватории водохранилища по-прежнему характеризовалось умеренной изменчивостью. Фонд  $\Sigma Xл$  фактически полностью был сформирован за счет  $Xл_{Cyan}$ , концентрации которого были высокими на всей акватории, а максимальные, как и для  $\Sigma Xл$ , отмечены на границе Волжского и Главного плесов. Концентрации  $Xл_{Вас}$  существенно снизились по сравнению с июнем и незначительно менялись на разных участках водохранилища, хотя пониженные значения отмечены в Моложском, Шекснинском и северной части Главного плеса (табл. 6.1, рис. 6.2).



**Рис. 6.2.** Распределение концентрации хлорофилла (мкг/л) по акватории Рыбинского водохранилища в 2010 г.

**Примечание.** Обозначения, как на рис. 6.1.

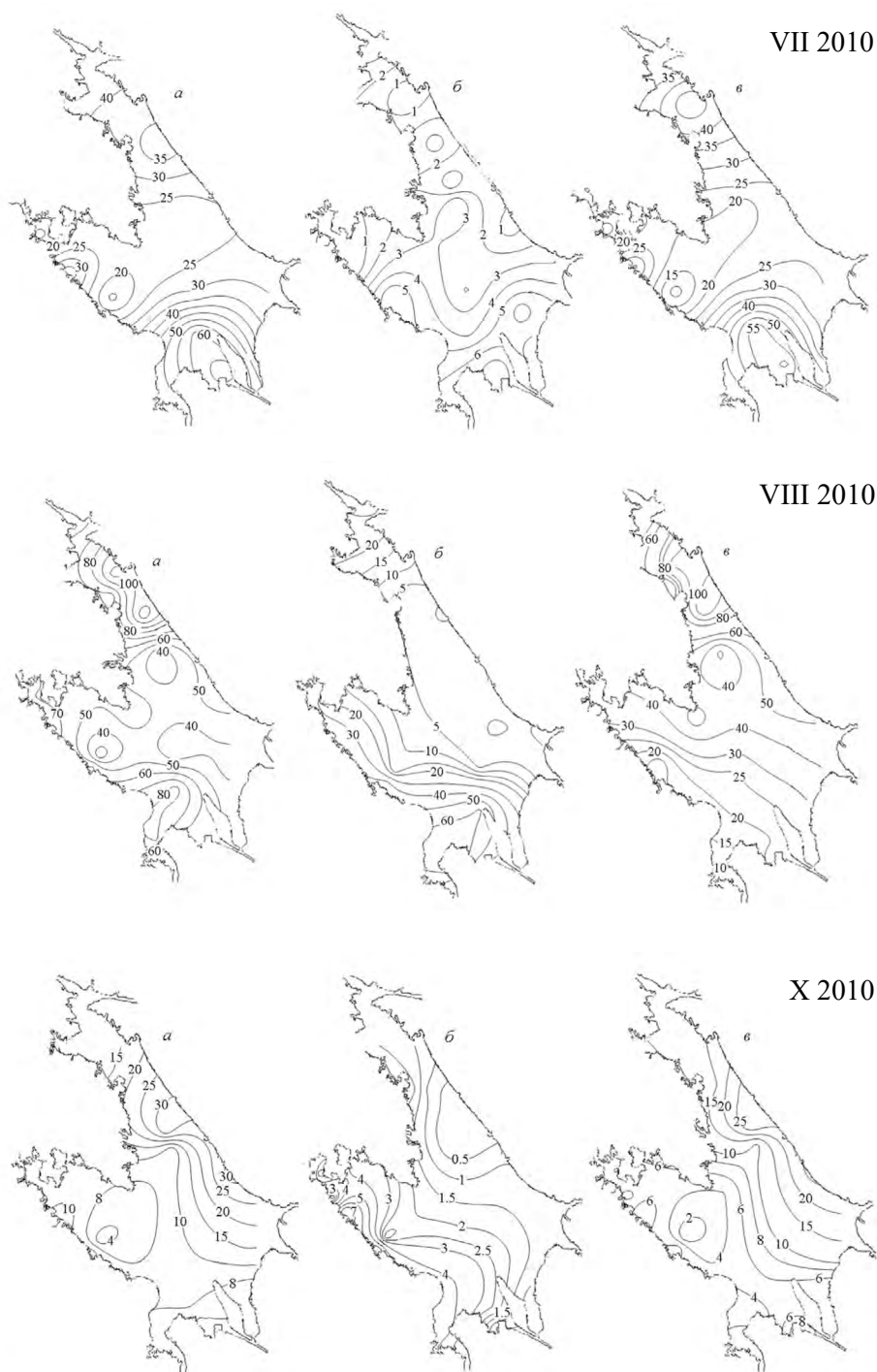


Рис. 6.2. Продолжение.

В августе, несмотря на то, что при охлаждении водной массы температура воды приблизилась к норме, нарастание  $\Sigma\text{Хл}$  продолжалось. Его средняя концентрация достигла чрезвычайно высокой, не отмечаемой ранее величины 56 мкг/л, а диапазон был очень широким: от минимума в сбросном плесе 4 мкг/л до максимума в Шекснинском >100 мкг/л. Более низкие концентрации (30–50 мкг/л) отмечены на станциях центральной части, более высокие (60–80 мкг/л) – в речных плесах и прибрежных участках. Рост  $\Sigma\text{Хл}$  был обусловлен вспышкой диатомовых, особенно сильной в Моложском плесе. Содержание  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$  здесь стало в 30 раз выше, чем в июле, в Волжском и Шекснинском плесах оно увеличилось в 5–7 раз, в Главном – втрое. Параллельно в Волжском плесе отмечено трехкратное снижение  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$ , среднее количество которого незначительно, в пределах 20–40%, стало выше в остальных плесах (табл. 6.2).

По-видимому, высокая июльская температура воды не способствовала дальнейшему нарастанию  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$ . Это подтверждает анализ температурной зависимости содержания хлорофилла в планктоне Рыбинского водохранилища, показавший, что интервал наиболее благоприятной для вегетации синезеленых водорослей температуры ограничен 20–25°C (Минеева, 2016). Таким образом, при понижении температуры водной толщи после не свойственного водоемам умеренных шир от экстремально высокого прогрева (>25°C) освобождается ниша для развития диатомей, что и проявилось в августовской вспышке  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$ .

Осенью, в октябре, сообщество вернулось к нормальному уровню развития: средняя концентрация  $\Sigma\text{Хл}$  снизилась почти в 5 раз, но была близка к максимальной для данного периода, полученной в другие годы (Минеева, 2004). Концентрации  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  и  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$  снизились в 3.8 и 8.3 раза, в общем количестве хлорофилла преобладал  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  (78%). Повышенное содержание  $\Sigma\text{Хл}$  и  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  отмечено в Шекснинском плесе и восточной части водохранилища,  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$  – в Моложском и Волжском (табл. 6.1, рис. 6.2).

В летний сезон двух последующих лет температурные показатели вернулись в пределы многолетних, хотя и были близки к максимальным многолетним (см. главу 2, табл. 2.12), однако содержание хлорофилла оставалось высоким. В августе 2011 г. верхний предел  $\Sigma\text{Хл}$  превышал 100 мкг/л при преобладании  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$ , который составлял 85%  $\Sigma\text{Хл}$ . В июле 2012 г. максимум  $\Sigma\text{Хл}$  (68 мкг/л), как и доля  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  (69%), были несколько ниже, а доля  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$ , напротив, вдвое выше, чем в 2011 г. В оба срока распределение хлорофилла по акватории было сглаженным при восьмикратных различиях между предельными величинами в 2011 г. и четырехкратных в 2012 г. (табл. 6.1).

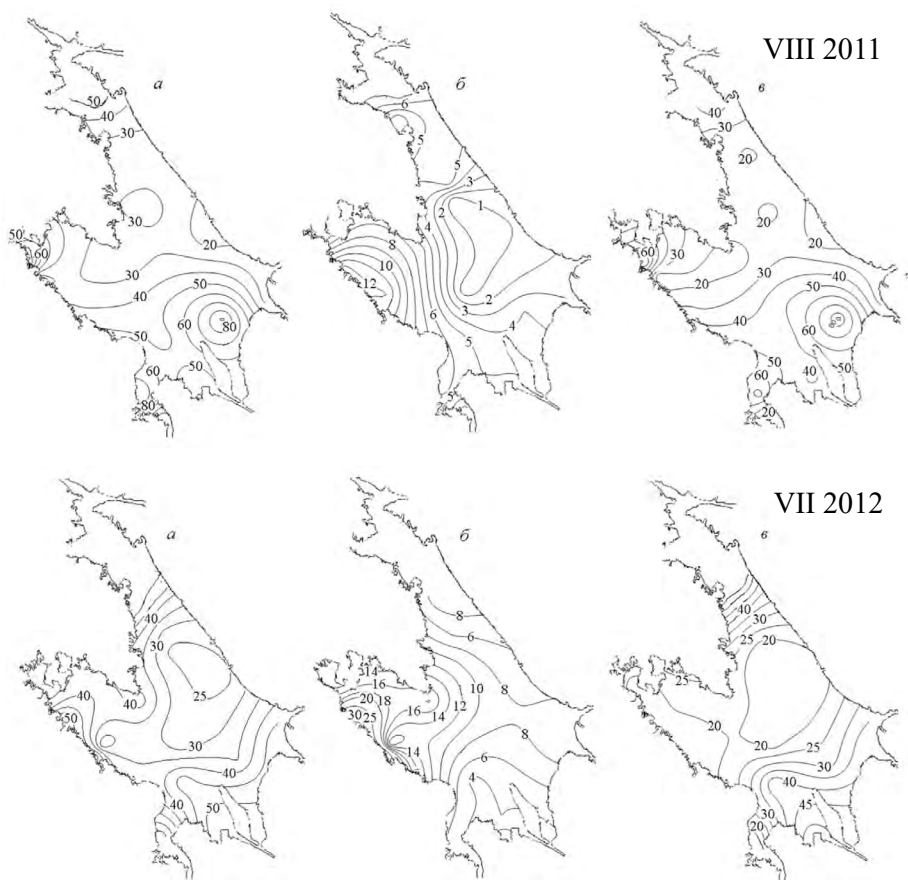
В августе 2011 г. высокими концентрациями  $\Sigma\text{Хл}$  и  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  характеризовалась вся акватория водохранилища, а максимальными – речные плесы, юго-восточная часть Главного и его границы с Волжским и Моложским плесами. Для  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$  повышенные значения отмечены в западной части водохранилища, прилегающей к Моложскому плесу. В июле 2012 г. повышенное содержание  $\Sigma\text{Хл}$  наблюдалось по периферии водохранилища: в Волжском плесе, в северной и южной частях Главного (за счет  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$ ), в Моложском плесе и его границе с Главным (за счет  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$ ). На общем высоком фоне более низкие концентрации  $\Sigma\text{Хл}$ , а также  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  и  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$  отмечены в центре водохранилища (рис. 6.3).

**Таблица 6.2.** Содержание хлорофилла (мкг/л) основных отделов водорослей в плесах Рыбинского водохранилища (среднее со стандартной ошибкой).

| Год, месяц | Отдел водорослей | Плес      |          |           |             |
|------------|------------------|-----------|----------|-----------|-------------|
|            |                  | Волжский  | Главный  | Моложский | Шекснинский |
| 1          | 2                | 3         | 4        | 5         | 6           |
| 2009, VII  | Диатомовые       | 2.0±2.1   | 1.3±0.4  | 6.4±3.8   | 0.7±0.9     |
|            | Синезеленые      | 1.1±0.9   | 3.7±0.8  | 2.0±1.5   | 4.5±4.1     |
|            | Общее            | 3.3±2.0   | 5.1±1.1  | 8.5±4.8   | 5.3±5.0     |
| VIII       | Диатомовые       | 2.1±0.7   | 2.8±0.4  | 3.6±1.0   | 4.7±0.7     |
|            | Синезеленые      | 8.3±2.1   | 10.6±1.4 | 4.6±1.0   | 8.9±2.6     |
|            | Общее            | 10.4±2.1  | 13.6±1.6 | 8.4±1.9   | 13.1±2.0    |
| IX         | Диатомовые       | 1.3±0.8   | 4.6±1.1  | 5.9±0.7   | 5.7±1.3     |
|            | Синезеленые      | 10.4±4.6  | 16.9±4.1 | 5.5±1.3   | 3.5±0.8     |
|            | Общее            | 11.7±4.9  | 21.6±4.0 | 11.4±1.8  | 9.3±1.      |
| X          | Диатомовые       | 0.3±0.1   | 3.3±2.2  | 2.2±1.1   | 1.5±0.8     |
|            | Синезеленые      | 1.0±0.4   | 5.9±2.5  | 2.3±0.4   | 0.6±0.3     |
|            | Общее            | 1.3±0.5   | 9.2±2.7  | 4.5±1.2   | 2.2±0.6     |
| 2010, V    | Диатомовые       | 1.3±0.8   | 0.9±0.3  | 1.7±0.4   | 2.3±0.7     |
|            | Синезеленые      | 1.0±0.6   | 0.2±0.1  | 0.5±0.1   | 1.4±0.2     |
|            | Общее            | 3.6±1.1   | 1.2±0.3  | 2.3±0.4   | 3.7±0.9     |
| VI         | Диатомовые       | 15.5±2.8  | 10.2±1.2 | 10.3±1.9  | 23.9±5.9    |
|            | Синезеленые      | 7.7±1.2   | 20.8±3.0 | 7.2±1.5   | 8.4±1.6     |
|            | Общее            | 23.9±3.3  | 31.1±4.1 | 17.8±3.1  | 32.7±5.3    |
| VII        | Диатомовые       | 5.9±1.6   | 3.3±0.9  | 0.6±0.7   | 2.1±0.9     |
|            | Синезеленые      | 54.5±6.4  | 23.0±2.8 | 24.5±11.2 | 47.3±10.0   |
|            | Общее            | 60.6±6.6  | 26.5±2.6 | 26.3±12.0 | 49.7±9.3    |
| VIII       | Диатомовые       | 40.6±12.7 | 9.4±5.1  | 31.0±6.9  | 10.9±4.5    |
|            | Синезеленые      | 16.6±3.6  | 28.1±7.1 | 32.3±2.4  | 65.1±14.2   |
|            | Общее            | 57.2±14.8 | 37.6±7.2 | 63.4±7.0  | 76.2±12.7   |
| X          | Диатомовые       | 2.7±0.8   | 1.8±0.7  | 3.9±1.5   | 1.6±0.6     |
|            | Синезеленые      | 5.3±2.1   | 11.5±3.9 | 5.2±0.8   | 16.8±4.3    |
|            | Общее            | 8.2±1.7   | 13.4±3.8 | 9.2±2.3   | 18.5±3.7    |
| 2011, VIII | Диатомовые       | 5.0±0.9   | 5.1±1.5  | 11.6±2.5  | 5.3±1.6     |
|            | Синезеленые      | 43.7±12.8 | 35.9±9.0 | 48.9±18.7 | 31.0±9.6    |
|            | Общее            | 48.9±13.8 | 41.3±9.3 | 61.0±18.8 | 36.4±10.6   |
| 2012, VII  | Диатомовые       | 3.6±1.0   | 12.2±3.2 | 23.7±5.1  | 4.4±2.8     |
|            | Синезеленые      | 38.7±11.0 | 21.8±2.9 | 22.9±4.1  | 53.3±11.3   |
|            | Общее            | 42.5±10.3 | 34.2±4.1 | 46.8±7.0  | 58.3±14.6   |

При анализе распределения концентраций хлорофилла по акватории водохранилища прослеживается ряд особенностей. В отдельные сроки наблюдения степень горизонтальной неоднородности фитопланктона существенно различалась. При этом вариабельность распределения суммарного хлорофилла ниже, чем вариабельность распределения хлорофилла диатомовых и синезеленых водорослей, что может свидетельствовать об их пространственной разобщенности. Коэффициенты вариации  $\Sigma\text{Хл}$ ,  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$  и  $\text{Хл}_{\text{Сян}}$

изменялись в пределах 36–111%, 50–186%, 52–159%, соответственно, составляя в среднем 61%, 94% и 83%. Степень неоднородности  $\Sigma\text{Хл}$  и  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  зависела от их концентрации и снижалась с ростом последней ( $r = -0.64$ ,  $p < 0.05$ ), для  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$  такая зависимость не значима. Величины индекса распределения ( $\text{ИР} \sim 1$ ) свидетельствуют о преимущественно случайном характере распределения  $\Sigma\text{Хл}$  (табл. 6.1).



**Рис. 6.3.** Распределение концентрации хлорофилла (мкг/л) по акватории Рыбинского водохранилища летом 2011 и 2012 гг.

**Примечание.** Обозначения как на рис. 6.1.

Зоны с повышенными концентрациями пигмента в 6 из 11 случаев приурочены к речным плесам и периферийным участкам, а осенью 2009 г. фитопланктон в основном сконцентрирован в центральной части водохранилища. В летний период 2010 и 2011 гг. хлорофилл равномерно распределен по всей акватории водоема, при этом в июле и августе при высокой концентрации  $\Sigma\text{Хл}$  основную его долю составлял  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$ .

Сравнение различных участков водохранилища показывает, что при общем росте содержания хлорофилла в наибольшей степени оно увеличи-

лось в речных плесах. В летний период 2010–2012 гг. средние показатели  $\Sigma\text{Хл}$  в Волжском и Моложском плесах стали в 5–7 раз выше по сравнению с 2009 г., в Шекснинском – в 2.5–4.7 раз, а в Главном – вдвое. В близкой пропорции произошло соответствующее увеличение  $\text{Хл}_{\text{Цян}}$  в Волжском, Главном и Моложском плесах, тогда как в Шекснинском плесе оно выросло более существенно, в 7–9 раз. Содержание  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$  увеличилось в меньшей степени и стало в 1.3–3.3 раза выше на всей акватории водохранилища. Лишь для Волжского плеса в 2010 г. зафиксирована мощная вспышка  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$  (табл. 6.2).

Содержание хлорофилла на мелководных станциях и в устьевых участках рек в 2009 г. лишь незначительно отличалось от величин, полученных в близлежащих глубоких участках водохранилища (рис. 6.1–6.3). В мае 2010 г. в устьях рек в зоне подпора и открытом мелководье (в Шекснинском плесе) оно было сопоставимо с таковым в глубоководной части, а в наиболее прогретом заливе Волжского плеса было существенно выше. Уже в конце июня наметилась тенденция к значительному увеличению обилия фитопланктона в устьях рек и на мелководьях. Максимум хлорофилла был отмечен в литорали Шекснинского плеса. В конце августа при большой пятнистости  $\text{Хл}_{\text{Цян}}$  и  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$  высокие концентрации  $\Sigma\text{Хл}$  получены в устьевых участках рек западного берега (Себла, Сить), а также на мелководьях Волжского плеса – в Югском заливе, который сохранил свое лидирующее положение и в октябре. Летом 2011 г. в устьях рек Сить, Ламь, Тереха, а также в Югском заливе содержание хлорофилла было в 2–3 раза выше, чем на сопредельной основной акватории. Летом 2012 г. это превышение сохранялось и было наиболее существенным для мелководий Шекснинского и Волжского плесов. Повышенная продуктивность фитопланктона мелководий отмечалась нами ранее (Минеева, 1993, 2004) и была обусловлена более интенсивным их прогревом, более высоким содержанием биогенных веществ, а в открытом прибрежье – нагонными явлениями.

Результатами наших предыдущих работ показано, что наибольшей неоднородностью распределение фитопланктона по акватории водохранилища характеризовалось в периоды сезонных максимумов (Минеева, 2004). Концентрации хлорофилла, полученные в годы исследований при аномально высоком прогреве водной толщи и два последующих года, значительно превосходили величины, отмеченные ранее. При этом в летние месяцы 2010 г. различия между минимальными и максимальными величинами были значительно выше, чем в два последующих года, когда общий фон хлорофилла оставался высоким на всей акватории водохранилища.

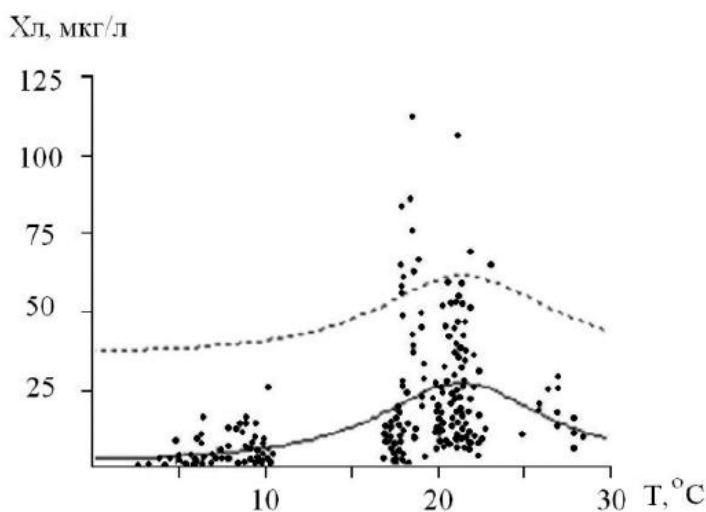
Одним из основных факторов развития, географического распространения водорослей, их временной и пространственной динамики, а также формирования первичной продукции водоемов считают температуру воды (Harris, 1986; Seip, Reynolds, 1995; Butterwick et al., 2005; Tan, 2011). При наличии погодных аномалий анализ этой зависимости заслуживает пристального внимания, тем более что в условиях глобального потепления причинно-следственные связи между развитием фитопланктона и факторами среды меняются и становятся более сложными (Jeppesen et al., 2005). В период наших исследований температура оказывала умеренное влияние

на динамику фитопланктона водохранилища (табл. 6.3). При этом содержание хлорофилла увеличивалось в интервале низких температур, а также на фоне прогрева водной толщи. При экстремально высокой (более 25°C) температуре, не свойственной водоемам умеренных широт, содержание хлорофилла снижалось (рис. 6.4). Это соответствует границам температурного интервала, благоприятного для вегетации диатомовых и синезеленых водорослей (Минеева, 2016). Полученные данные еще раз демонстрируют пример отклика экосистемы на аномалию термического режима, которая осложняет интерпретацию связей экосистемных показателей с факторами среды.

**Таблица 6.3.** Характеристика связи содержания хлорофилла с факторами среды в Рыбинском водохранилище в 2010 г.

| Фактор                          | $r$   | Фактор  | $R^2$ |
|---------------------------------|-------|---|-------|
| Температура воды                | 0.52  | Температура, прозрачность                               | 0.27  |
| Прозрачность                    | -0.33 | Температура, прозрачность, цветность                    | 0.65  |
| Цветность                       | 0.26  |   |       |
| Электропроводность              | 0.53  | Температура, прозрачность цветность, электропроводность | 0.61  |
| N-NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>  | -0.63 | Все формы азота   | 0.46  |
| N-NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>  | 0.18  | Все формы фосфора                                       | 0.75  |
| N <sub>общ</sub>                | 0.25  | N <sub>общ</sub> , P <sub>общ</sub>                     | 0.72  |
| P-PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> | -0.18 | Все формы азота и фосфора                               | 0.88  |
| P <sub>общ</sub>                | 0.90  |   |       |

**Примечание.** Данные приведены (по: Бикбулатов и др., 2011);  $R^2$  – коэффициент детерминации,  $r$  – коэффициент корреляции



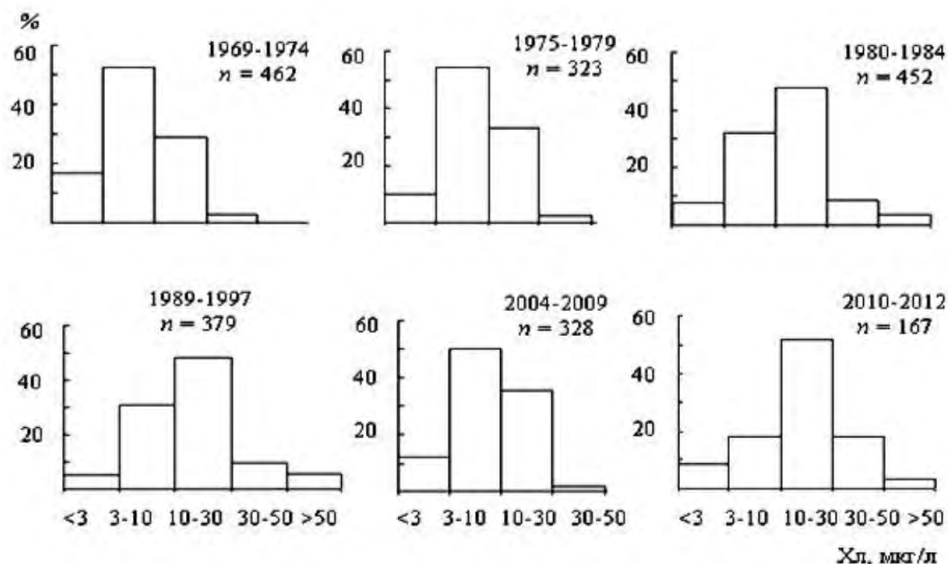
**Рис. 6.4.** Связь содержания хлорофилла с температурой воды в Рыбинском водохранилище (пунктир – 95% доверительный интервал).



Аналогичные изменения продуктивности фитопланктона в условиях необычно жаркого лета выявлены и для водохранилищ Средней Волги (Копылов и др., 2012). По-видимому, само повышение температуры служит эвтрофирующим фактором, способствуя повышению внутренней фосфорной нагрузки, а также более обильной и продолжительной вегетации синезеленых водорослей (Jeppesen et al., 2005). Последнее подтверждают как приведенные выше и ранее опубликованные (Минеева, 2016) данные по динамике  $Хл_{\text{Син}}$ , так и данные по многолетней динамике развития синезеленых водорослей в Рыбинском водохранилище (Корнева и др., 2016).

Анализ связи содержания хлорофилла с другими факторами среды, выполненный для осредненных по плесам данных, показывает, что в наибольшей степени развитие фитопланктона зависело от содержания фосфора (табл. 6.3). Умеренное воздействие оказывали температура воды, электропроводность, отражающая общую минерализацию, и содержание нитратного азота. Последний потребляется водорослями, о чем свидетельствует отрицательный характер связи. Отрицательная связь между содержанием хлорофилла и прозрачностью воды отражает ухудшение подводных световых условий при высоком обилии водорослей, создающем эффект самозатенения, который отрицательно влияет на их развитие и состояние. Гидрохимические факторы оказывают более существенное влияние на фитопланктон, чем гидрологические. Обеспеченность минеральным питанием объясняла около 88% изменчивости хлорофилла. Можно предположить, что наличный запас и поступление биогенов не удовлетворяли потребности водорослей при их высоком обилии. Температурные и световые условия обуславливали 65% изменчивости хлорофилла (табл. 6.3).

Межгодовые изменения в содержании хлорофилла хорошо дополняют картину его многолетней динамики в Рыбинском водохранилище, которая носит циклический характер, связанный с гидроклиматическими особенностями лет наблюдения и условиями водности (Минеева, 2004; Пырина и др., 2006; Mineeva, Litvinov, 1998). Хлорофилл как физиологический показатель является наиболее чувствительным к изменениям внешней среды, реагируя на них быстрее, чем биомасса или видовой состав фитопланктона. За весь многолетний период наблюдений с 1960-х годов в разные фазы водности отмечались годы с преобладанием антициклонального типа погоды. Наиболее типичными были 1972 и 1981 гг., характеризовавшиеся преобладанием штилей, низким уровнем водохранилища, повышенной температурой водной толщи. Условия этих лет давали толчок для интенсивного развития фитопланктона. В эти годы содержание хлорофилла резко возрастало, однако величины столь высокие, как в 2010 г., ранее не фиксировали. В последующие годы после скачка содержание пигмента постепенно снижалось, но оставалось в целом на более высоком уровне, чем в предыдущий период, отражая повышение трофии водоема. Эти изменения наглядно прослеживаются по многолетней динамике наиболее часто встречаемых концентраций хлорофилла (рис. 6.5).



**Рис. 6.5.** Многолетние изменения встречаемости (% общего числа наблюдений (*n*)) различных значений концентрации хлорофилла в Рыбинском водохранилище.

В первые 10 лет наблюдений (1969–1979 гг.) в водохранилище преобладали мезотрофные воды с содержанием хлорофилла менее 10 мкг/л. В 1980–1990-е годы существенно (в 1.3–1.6 раза) возросла доля эвтрофных вод с концентрацией пигмента 10–30 мкг/л. Одновременно верхний предел величин вырос до мкг/л и выше. В начале 2000-х гг. наметилась тенденция к снижению уровня трофии, и гистограмма частотного распределения концентраций хлорофилла повторила таковую конца 1970-х гг. И, наконец, данные 2010–2012 гг. продемонстрировали резкий подъем содержания хлорофилла с абсолютным (более 70% общего числа наблюдений) преобладанием величин, характерных для эвтрофных и высоко эвтрофных вод.

## 6.2. Многолетние (2001–2016 гг.) исследования содержания хлорофилла<sup>3</sup>

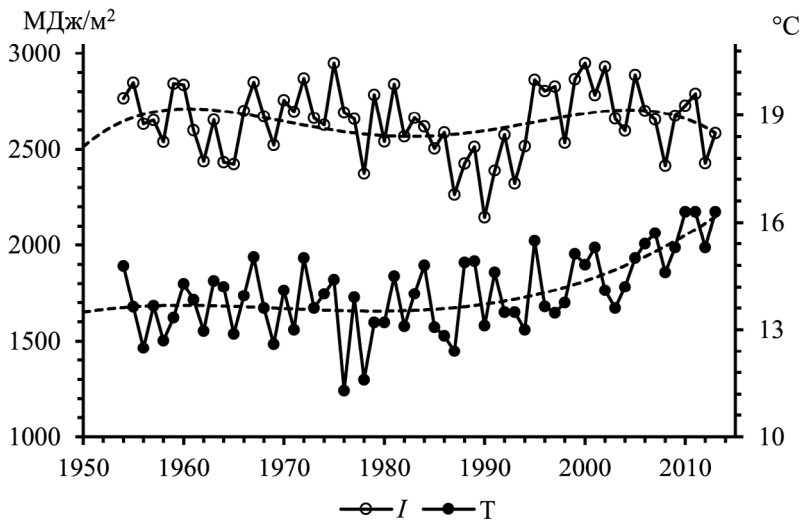
Рыбинское водохранилище – один из немногих крупных водоемов мира, где систематические наблюдения над содержанием хлорофилла проводятся уже более 50 лет. Они были начаты в 1958 г. с ежемесячных измерений суммарного хлорофилла на стандартных станциях в пелагиали водохранилища (Пырина, 1966), использовали фотометрический метод (Винберг, Сивко, 1953). В 1962 г. работы продолжены с применением спектрофотометрического метода (Richards, Thompson, 1952; Пырина, 1963), использованного впервые в России одновременно с первыми зарубежными работами такого

<sup>3</sup> Авторы раздела И.Л. Пырина, Т.П. Зайкина и Е.Н. Соколова

плана на пресноводных водоемах (Talling, Driver, 1963). Результаты, к сожалению, остались не опубликованы.

В 1969 г. на основе стандартизированной модификации спектрофотометрического метода (SCOR–UNESCO, 1966; Lorenzen, Jeffrey, 1980), дополненной анализом продуктов деградации хлорофилла (Lorenzen, 1967), исследования динамики пигментов проводятся на тех же станциях ежегодно до настоящего времени (Елизарова, 1971, 1973, 1978; Пырина, Сигарева, 1986; Минеева, Пырина, 1986; Пырина, Минеева, 1990; Пырина, 1991, 2000, 2001 *а, б*; Пырина, Сигарева, 2005; Литвинов и др. 2005; Пырина и др. 2006; Литвинов и др. 2012; 2014). Заметим, что разработанный под эгидой ЮНЕСКО спектрофотометрический метод определения пигментов фитопланктона (UNESCO, 1966; Lorenzen, Jeffrey, 1980; Jeffrey et al. 1997), принятый и в нашей стране (ГОСТ, 1990), до сих пор признается незаменимым при проведении массовых анализов хлорофилла в гидробиологических исследованиях.

2001–2016 гг. характеризовались наиболее интенсивным за все время исследования водохранилища повышением температуры воздуха на побережье и в поверхностном слое воды (см. главу 2). Солнечная радиация достигала больших значений по сравнению с полученными ранее, однако оставалась в пределах многолетних вариаций, а в наиболее теплые 2010, 2011 и 2013 гг. была сравнительно невысока. Вместе с тем, заметное понижение температуры в 2004, 2008 и 2012 гг. совпало с уменьшением прихода солнечной радиации (рис. 6.6).



**Рис. 6.6.** Многолетние изменения суммарной солнечной радиации интегрального спектра ( $I$ , МДж/м<sup>2</sup>, сумма май–октябрь) и средней за май–октябрь температуры ( $T$ , °C) поверхностного слоя воды Рыбинского водохранилища. Пунктир – сглаживание полиномом четвертой степени,  $I$  – по данным мст. Рыбинск и Кострома (с 1988 г.),  $T$  – по данным Рыбинской гидрометеобсерватории.

**Таблица 6.4.** Среднее по глубине содержание (мкг/л) общего хлорофилла *a* (Хл) и фео-пигментов (Фео) на стандартных станциях Рыбинского водохранилища в 2001–2016 гг. (0 м–дно).

| Дата    | Волжский плес |      |        |      | Главный плес                                |          |
|---------|---------------|------|--------|------|---|----------|
|         | Коприно       |      | Молога |      | Наволоки, Измайлово, Средний Двор, Брейтово |          |
|         | Хл            | Фео  | Хл     | Фео  | Хл  | Фео      |
| 2001 г. |               |      |        |      |   |          |
| 14.06   | 3.3           | 0.9  | 17.3   | 6.3  | 10.3±1.0                                    | 7.5±1.3  |
| 05.07   | 4.9           | 1.7  | 3.5    | 2.1  | 3.2±0.5                                     | 1.4±0.3  |
| 16.07   | 3.8           | 0.3  | 3.5    | 2.0  | 4.7±0.2                                     | 2.1±0.3  |
| 21.08   | 3.8           | 2.3  | 16.9   | 8.9  | 31.7±6.4                                    | 7.5±1.7  |
| 04.09   | 7.2           | 2.6  | 122    | 29.9 | 18.2±4.7                                    | 6.7±1.9  |
| 31.10   | 1.0           | —    | 3.3    | 1.4  | 6.9±1.0                                     | 4.0±0.5  |
| 2002 г. |               |      |        |      |   |          |
| 08.07   | 7.2           | 1.0  | 5.3    | 1.9  | 6.1±1.7                                     | 2.1±0.5  |
| 26.08   | 3.8           | 1.3  | 10.3   | 3.4  | 13.5±2.0                                    | 13.5±2.0 |
| 26.09   | 2.2           | —    | 6.0    | 2.2  | 6.5±0.9                                     | 2.0±0.5  |
| 2003 г. |               |      |        |      |   |          |
| 13.08   | 8.8           | 2.8  | 20     | 7.7  | 17.3±3.7                                    | 6.4±0.7  |
| 03.09   | 1.0           | 1.3  | 7.2    | 2.3  | 18.0±4.5                                    | 6.1±0.9  |
| 18.09   | 1.2           | 0.6  | 14.3   | 5.2  | 10.2±1.3                                    | 2.2±0.3  |
| 2004 г. |               |      |        |      |   |          |
| 07.05   | 1.3           | 0.0  | 2.2    | 0.5  | 4.6±2.0                                     | 3.0±2.0  |
| 19.05   | 1.3           | 0.6  | 8.6    | 2.7  | 5.2±0.9                                     | 2.1±0.5  |
| 08.06   | 3.4           | 2.1  | 9.7    | 8.2  | 5.1±0.1                                     | 5.1±0.6  |
| 22.06   | 4.0           | 3.0  | 3.8    | 3.6  | 4.1±0.3                                     | 2.2±0.3  |
| 08.07   | 2.9           | 1.4  | 13.7   | 4.6  | 3.6±0.5                                     | 2.7±0.7  |
| 21.07   | 1.7           | 1.5  | 8.1    | 2.9  | 7.4±0.9                                     | 2.2±0.1  |
| 04.08   | 30.6          | 12.2 | 6      | 3.3  | 7.7±1.3                                     | 3.5±0.4  |
| 17.08   | 5.0           | 2.4  | 7.9    | 3.7  | 5.8±1.1                                     | 2.3±0.4  |
| 07.09   | 4.9           | 2.8  | 6.3    | 2.9  | 12.3±2.9                                    | 3.3±0.7  |
| 30.09   | 0.8           | 0.4  | 2.0    | 1.2  | 16.0±11                                     | 3.3±0.7  |
| 2005 г. |               |      |        |      |   |          |
| 31.05   | 1.6           | 0.8  | 11.8   | 5.1  | 6.2±1.5                                     | 3.8±0.9  |
| 23.06   | 1.8           | 1.2  | 6.8    | 5.4  | 5.8±1.0                                     | 3.9±1.2  |
| 20.07   | 7.0           | 4.2  | 18.5   | 7.0  | 4.7±0.5                                     | 2.2±0.7  |
| 18.08   | 2.1           | 2.0  | 17.3   | 7.0  | 20.2±1.0                                    | 8.0±0.4  |
| 22.09   | 1.4           | 1.0  | 4.1    | 0.1  | 9.7±2.1                                     | 1.3±1.4  |
| 13.10   | 1.5           | 0.8  | 3.0    | 2.2  | 6.1±0.7                                     | 2.9±0.2  |
| 2006 г. |               |      |        |      |   |          |
| 22.05   | 1.8           | 1.1  | 4.1    | 3.1  | 8.7±0.6                                     | 5.4±0.4  |
| 25.05   | 1.8           | 1.1  | 7.9    | 5.7  | 7.8±1.7                                     | 4.2±0.7  |
| 08.06   | 1.5           | 0.6  | 5.8    | 3.7  | 6.5±0.8                                     | 4.0±0.6  |
| 28.06   | 5             | 3.3  | 3.1    | 1.4  | 2.7±0.5                                     | 1.2±0.3  |
| 10.07   | 5.3           | 4.0  | 6.2    | 5.1  | 5.2±0.3                                     | 2.8±0.1  |
| 25.07   | 3.4           | 2.5  | 13.2   | 5.1  | 11.7±1.7                                    | 3.9±0.6  |
| 02.08   | 7.2           | 3.9  | 13.3   | 6.3  | 11.0±0.5                                    | 5.2±0.5  |
| 26.09   | 1.1           | 0.9  | 5.6    | 4.9  | 11.1±1.1                                    | 3.5±0.5  |
| 10.10   | 0.9           | 0.5  | 1.9    | 0.9  | 5.4±0.8                                     | 2.5±0.4  |
| 25.10   | 0.7           | 0.4  | 1.5    | 0.7  | 6.3±2.1                                     | 3.3±0.5  |
| 2007 г. |               |      |        |      |   |          |
| 07.05   | 1.2           | 0.5  | 8.5    | 6.0  | 9.5±3.2                                     | 5.9±2.3  |
| 31.05   | 6.9           | 5.8  | 7.8    | 5.9  | 4.8±0.9                                     | 2.3±0.4  |
| 07.06   | 3.0           | 2.0  | 8.1    | 4.9  | 4.7±1.4                                     | 3.8±0.7  |

Продолжение таблицы 6.4

| Дата    | Волжский плес |      |        |      | Главный плес                                |          |
|---------|---------------|------|--------|------|---|----------|
|         | Коприно       |      | Молога |      | Наволоок, Измайлово, Средний Двор, Брейтово |          |
|         | Хл            | Фео  | Хл     | Фео  | Хл  | Фео      |
| 14.06   | 3.1           | 1.8  | 7.7    | 6.0  | 4.7±0.7                                     | 2.6±0.5  |
| 26.06   | 2.9           | 1.7  | 6.1    | 3.9  | 4.2±0.5                                     | 2.5±0.4  |
| 10.07   | 2.6           | 1.8  | 18.1   | 7.4  | 11.2±4.3                                    | 4.8±1.4  |
| 19.07   | 4.1           | 1.9  | 15.8   | 5.7  | 15.0±2.4                                    | 4.9±1.0  |
| 26.07   | 5.2           | 3.8  | 17.9   | 8.5  | 17.5±0.7                                    | 6.8±1.1  |
| 21.08   | 6.0           | 2.5  | 8.8    | 3.1  | 7.2±1.8                                     | 1.8±0.3  |
| 12.09   | 1.6           | 0.8  | 11.0   | 2.9  | 16.2±2.3                                    | 3.4±0.3  |
| 25.09   | 1.5           | 0.6  | 4.7    | 2.5  | 14.7±1.9                                    | 3.7±0.5  |
| 06.10   | 1.4           | 0.7  | 5      | 2.8  | 12.6±1.7                                    | 4.1±0.4  |
| 25.10   | 0.9           | 0.9  | 1.2    | 0.6  | 16.3±3.2                                    | 5.0±1.4  |
| 2008 г. |               |      |        |      |   |          |
| 20.05   | 1.8           | 0.2  | 7.3    | 3.8  | 7.7±1.4                                     | 4.4±0.6  |
| 17.06   | 7.0           | 3.5  | 5.3    | 3.4  | 4.9±0.5                                     | 2.2±0.4  |
| 09.07   | 3.5           | 2.6  | 3.5    | 3.3  | 3.6±0.3                                     | 3.2±0.6  |
| 30.07   | 8.7           | 4.3  | 16.4   | 7.0  | 12.1±0.7                                    | 3.9±0.5  |
| 27.08   | 1.5           | 0.3  | 4.6    | 0.5  | 11.8±0.5                                    | 1.7±0.3  |
| 10.09   | 2.4           | -0.2 | 5.8    | 0.0  | 9.9±2.2                                     | —        |
| 15.10   | 0.6           | -0.2 | 2.5    | 0.2  | 4.8±0.5                                     | 3.1±0.7  |
| 2009 г. |               |      |        |      |   |          |
| 01.06   | 3.6           | 1.5  | 7.5    | 4.4  | 6.6±0.6                                     | 3.6±0.5  |
| 22.06   | 2.6           | 1.2  | 5.7    | 3.7  | 4.3±0.2                                     | 2.2±0.2  |
| 09.07   | 2.4           | 2.1  | 3.9    | 2.2  | 4.6±0.3                                     | 3.1±0.3  |
| 22.07   | 9.0           | 5.1  | 13.7   | 4.0  | 15.3±1.7                                    | 5.4±0.7  |
| 04.08   | 6.2           | 2.3  | 12.9   | 6.3  | 8.5±1.2                                     | 3.9±0.6  |
| 19.08   | 9.1           | 3.9  | 33.2   | 9.5  | 16.8±3.1                                    | 26.8±16  |
| 02.09   | 2.2           | 1.5  | 14.0   | 3.4  | 10.5±1.9                                    | 3.4±0.7  |
| 28.09   | 1.3           | 0.4  | 10.3   | 2.9  | 15.0±4.3                                    | 5.2±0.8  |
| 19.10   | 0.4           | 0.2  | 1.1    | 0.4  | 18.0±15.0                                   | 3.5±1.1  |
| 02.12   | 0.2           | —    | 0.4    | —    | —   | —        |
| 2010 г. |               |      |        |      |   |          |
| 04.05   | 1.4           | 0.1  | 2.7    | 0.7  | 1.1±0.2                                     | 0.1±0.0  |
| 15.06   | 1.8           | 1.1  | 3.1    | 3.0  | 2.2±0.2                                     | 1.3±0.7  |
| 28.06   | 8.4           | 3.3  | 11.3   | 4.6  | 11.7±0.9                                    | 6.4±0.6  |
| 11.07   | 7.9           | 2.8  | 5.8    | 1.6  | 5.7±0.6                                     | 3.2±1.1  |
| 14.07   | 7.4           | 3.2  | 7.2    | 5.1  | 7.9±0.7                                     | 3.6±0.3  |
| 10.08   | 19.6          | 8.5  | 21.4   | 8.8  | 6.8±1.1                                     | -0.5±1.1 |
| 24.08   | 53.7          | 11.1 | 46.1   | 14.5 | 20.5±3.3                                    | 7.4±1.3  |
| 07.09   | 14.9          | 4.4  | 19.1   | 5.0  | 27.4±7.2                                    | 6.8±0.9  |
| 05.10   | 2.6           | 0.4  | 8.1    | 3.9  | 12.2±5.0                                    | 3.1±0.5  |
| 19.10   | 2.6           | 1.7  | 6.8    | 3.2  | 14.4±3.6                                    | 10.9±3.6 |
| 2011 г. |               |      |        |      |   |          |
| 18.05   | 3.6           | 0.3  | 11.2   | —    | 13.7±2.5                                    | 5.4±1.1  |
| 07.06   | 25.3          | 7.1  | 27.6   | 10.4 | 9.2±1.7                                     | 5.3±0.6  |
| 21.06   | 5.3           | 3.0  | 8.1    | 5.1  | 5.6±0.6                                     | 4.4±0.6  |
| 05.07   | 11.5          | 4.5  | 12.7   | 8.7  | 8.4±1.4                                     | 4.3±0.9  |
| 19.07   | 22.5          | 6.7  | 17.5   | 10.8 | 15.9±4.0                                    | 3.6±1.0  |
| 04.08   | 43.9          | 7.9  | 27.4   | 6.8  | 23.9±6.5                                    | 5.1±1.5  |
| 17.08   | 29.7          | 8.4  | 37.8   | 8.9  | 32.4±2.2                                    | 6.9±0.7  |
| 05.09   | 10.1          | 4.0  | 45.7   | 10.0 | 31.9±3.6                                    | 8.7±1.6  |
| 19.09   | 5.9           | 3.4  | 19.8   | 7.0  | 29.8±3.2                                    | 5.6±1.1  |

**Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища  
в начале XXI века**

*Продолжение таблицы 6.4*

| Дата    | Волжский плес |      |        |      | Главный плес                               |          |
|---------|---------------|------|--------|------|--|----------|
|         | Коприно       |      | Молога |      | Наволоч, Измайлово, Средний Двор, Брейтово |          |
|         | Хл            | Фео  | Хл     | Фео  | Хл   | Фео      |
| 2012 г. |               |      |        |      |  |          |
| 24.05   | 37.1          | 11.3 | 27.4   | 11.4 | 16.2±1.9                                   | 7.1±1.6  |
| 20.06   | 10.9          | 5.1  | 12.3   | 7.8  | 9.1±1.1                                    | 5.2±0.7  |
| 03.07   | 15.4          | 5.6  | 20.1   | 11.0 | 11.9±4.0                                   | 5.1±1.3  |
| 17.07   | 6.1           | 4.6  | 18.1   | 7.5  | 11.0±1.4                                   | 5.0±0.5  |
| 31.07   | 15.9          | 6.6  | 15.7   | 5.2  | 13.0±1.4                                   | 5.1±0.5  |
| 22.08   | 13.7          | 3.5  | 30.4   | 5.2  | 17.6±2.4                                   | 5.0±1.1  |
| 05.09   | 7.9           | 4.4  | 25.1   | 7.1  | 17.2±1.9                                   | 4.5±0.3  |
| 19.09   | 7.2           | 3.3  | 20.0   | 6.2  | 16.4±2.6                                   | 4.4±0.2  |
| 09.10   | 1.7           | 1.1  | 8.0    | 4.7  | 7.8±0.2                                    | 4.4±0.5  |
| 2013 г. |               |      |        |      |  |          |
| 21.05   | 15.1          | 7.9  | 13.1   | 7.9  | 8.0±3.1                                    | 5.1±1.2  |
| 04.06   | 14.9          | 7.0  | 23.6   | 10.0 | 8.5±1.4                                    | 7.8±0.9  |
| 24.06   | 24.8          | 12.6 | 18.8   | 9.7  | 9.1±5.2                                    | 6.3±2.4  |
| 09.07   | 23.1          | 8.7  | 31.4   | 12.3 | 22.1±9.4                                   | 8.4±2.1  |
| 23.07   | 29.1          | 7.5  | 51.2   | 7.0  | 17.1±8.0                                   | 4.7±1.8  |
| 05.08   | 27.3          | 8.8  | 54.7   | 17.3 | 21.1±5.5                                   | 9.0±1.9  |
| 20.08   | 18.2          | 10.3 | 30.8   | 13.1 | 24.0±6.6                                   | 7.3±0.9  |
| 03.09   | 15.2          | 6.2  | 44.2   | 11.1 | 45.9±7.2                                   | 8.7±0.6  |
| 17.09   | 12.0          | 4.8  | 31.3   | 8.3  | 38.0±5.4                                   | 11.1±2.1 |
| 15.10   | 4.6           | 3.9  | 13.1   | 7.0  | 18.7±2.6                                   | 12.9±2.0 |
| 2014 г. |               |      |        |      |  |          |
| 20.05   | 16.6          | 1.1  | –      | –    | –  | –        |
| 19.06   | 10.0          | 7.9  | –      | –    | –  | –        |
| 26.06   | 8.7           | 6.0  | 26.2   | 11.3 | 9.2±1.5                                    | 7.4±1.4  |
| 07.07   | 16.8          | 7.8  | 15.9   | 8.4  | 15.4±1.7                                   | 4.4±0.5  |
| 22.07   | 45.4          | 12.1 | 9.0    | 7.4  | 7.8±0.9                                    | 3.4±0.9  |
| 05.08   | 40.4          | 11.7 | 26.2   | 10.4 | 19.4±5.9                                   | 5.3±1.0  |
| 29.08   | 12.6          | 5.8  | 26.4   | 9.0  | 14.4±1.6                                   | 6.9±0.3  |
| 17.09   | 15.9          | 6.2  | 60.0   | 12.0 | –  | –        |
| 15.10   | 19.7          | 6.2  | 32.8   | 9.7  | –  | –        |
| 2015 г. |               |      |        |      |  |          |
| 17.05   | 16.5          | 10.4 | 14.4   | 8.1  | 9.1±2.3                                    | 5.1±1.1  |
| 17.06   | 9.1           | 5.6  | 19.6   | 10.0 | –  | –        |
| 02.07   | 13.7          | 4.4  | 26.9   | 17.0 | –  | –        |
| 18.08   | 39.2          | 11.4 | 27.6   | 12.4 | 24.5±5.2                                   | 10.7±0.5 |
| 17.09   | 9.5           | 4.3  | 19.8   | 7.5  | 18.3±2.8                                   | 7.5±1.4  |
| 2016 г. |               |      |        |      |  |          |
| 06.05   | 20.3          | 13.5 | 49.5   | 22.8 | 14.4±6.5                                   | 4.7±1.6  |
| 20.05   | 11.0          | 5.9  | 12.3   | 7.3  | 7.2±1.0                                    | 3.6±1.3  |
| 30.05   | 15.5          | 7.9  | 12.9   | 8.0  | 7.1±0.9                                    | 4.7±0.9  |
| 22.07   | 16.1          | 5.4  | 17.3   | 4.5  | 14.2±2.3                                   | 1.2±1.9  |
| 07.08   | 13.0          | 4.9  | 18.3   | 7.2  | 12.3±1.5                                   | 3.3±0.9  |
| 16.09   | 2.3           | 1.7  | 17.0   | 4.1  | 15.0±4.7                                   | 5.0±0.9  |
| 11.10   | 1.6           | 1.1  | 4.9    | 1.7  | 6.3±0.7                                    | 2.9±0.5  |
| 25.10   | 0.8           | 0.5  | 3.9    | 1.0  | 6.2±0.9                                    | 3.7±0.8  |
| 02.11   | 0.8           | 0.7  | 1.5    | 0.8  | 3.5±1.1                                    | 1.9±1.0  |

**Примечание.** Приведены данные измерений по отдельным станциям Волжского плеса и арифметические средние со стандартной ошибкой по четырем станциям Главного плеса. Прочерк – отсутствие данных.

Анализ динамики хлорофилла в течение этого периода по данным, полученным для всей водной толщи от поверхности до дна, показывает сравнительно невысокий уровень содержания этого пигмента в первые годы исследований, особенно в 2004–2006 гг. (табл. 6.4). Некоторое возрастание его концентрации наметилось с 2009 г. в Главном плесе, а в 2010 г. эта тенденция распространилась и на Волжский плес. В 2013 г. средние по глубине концентрации хлорофилла превышали максимальные за все предыдущие годы наблюдений. Наиболее заметное увеличение содержания хлорофилла наблюдали во второй половине вегетационного периода (август–сентябрь). В эти годы фактически не проявлялся весенний пик хлорофилла, характерный для Рыбинского водохранилища в 1970–1980-х годах (Экологические проблемы..., 2001).

Содержание феопигментов, регистрируемых вместе с общим хлорофиллом *a* продуктов его деградации, в среднем по глубине было сравнительно невелико. Только в первой половине лета и поздней осенью в отдельные годы их концентрация поднималась до значений, соизмеримых с общим хлорофиллом *a*, который в таких случаях оказывался наполовину и более представлен феопроизводными.

**Таблица 6.5.** Среднее за период наблюдения 2004–2013 гг. содержание общего хлорофилла *a* (мкг/л) на стандартных станциях Рыбинского водохранилища (0 м – дно).

| Период<br>наблюдения | Станции  |                 |                 |                 |                 |                 |
|----------------------|----------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
|                      | К        | М               | Н               | И               | СД              | Б               |
| 07.05–30.09 2004     | 5.6±3.0  | <b>6.8±1.2</b>  | 6.5±1.5         | 6.1±0.6         | <b>9.0±4.3</b>  | 7.3±1.1         |
| 31.05–13.10 2005     | 2.5±1.0  | <b>10.3±3.0</b> | 8.3±2.8         | 7.8±2.5         | 8.6±2.7         | <b>10.4±2.9</b> |
| 22.05–25.10 2006     | 2.9±0.7  | <b>6.3±1.4</b>  | 6.7±1.1         | 8.0±1.1         | 7.0±1.0         | <b>9.0±1.3</b>  |
| 07.05–25.10 2007     | 3.1±0.6  | <b>9.3±1.5</b>  | 10.4±1.7        | 11.7±2.0        | 8.9±1.4         | <b>12.3±1.9</b> |
| 20.05–15.10 2008     | 3.7±1.3  | <b>6.5±1.9</b>  | 7.7±1.5         | <b>9.4±1.9</b>  | 6.9±1.4         | 7.3±1.3         |
| 01.06–19.10 2009     | 4.1±1.2  | <b>11.4±3.3</b> | 8.9±2.5         | <b>15.7±5.8</b> | 9.5±1.7         | 10.1±2.2        |
| 04.05–19.10 2010     | 12.0±5.3 | <b>13.2±4.4</b> | 9.9±2.5         | 11.3±2.6        | <b>13.0±4.4</b> | 9.3±3.1         |
| 18.05–19.09 2011     | 17.5±4.8 | <b>23.1±4.5</b> | <b>21.5±4.7</b> | 17.6±3.9        | 15.7±3.9        | 21.0±4.0        |
| 24.05–09.10 2012     | 12.9±3.6 | <b>19.7±2.5</b> | 12.5±1.4        | 15.2±1.6        | 12.0±1.5        | <b>13.7±2.2</b> |
| 21.05–15.10 2013     | 18.4±2.5 | <b>31.2±5.0</b> | 24.7±5.7        | 19.2±5.2        | 14.6±4.0        | 26.6±4.7        |

**Примечание.** Приведено среднее арифметическое со стандартной ошибкой. Здесь и в табл. 6.6: К – Коприно, М – Молога, Н – Наволок, И – Измайлово, СД – Средний Двор, Б – Брейтово. Полужирным шрифтом выделены максимальные для плеса значения.

Пространственные различия содержания хлорофилла в пределах обследованной акватории выражены слабо. В Главном плесе повышенные концентрации пигмента чаще наблюдались в северном (ст. Средний Двор) и западном (ст. Брейтово) районах. Однако по результатам сравнения характерных для этих районов средних значений за весь период наблюдений первенство осталось за ст. Брейтово (табл. 6.5). В Волжском плесе концентрации хлорофилла несколько выше, особенно в зоне контакта с Главным плесом (ст. Молога). При этом отмечены большие различия между станциями как в конкретные сроки (табл. 6.4), так и среднем по годам (табл. 6.5).

Сравнительно однородное распределение хлорофилла на акватории Главного плеса может быть связано с особенностями динамики его вод, которые вовлечены в крупные циркуляционные потоки (Буторин и др., 1982; Поддубный, 1987, 1988). Циркуляцией вод в значительной степени определяется также формирование и перенос скоплений фитопланктона (Поддубный и др., 1990).

**Таблица 6.6.** Среднее за период наблюдений содержание общего азота ( $N_{\text{общ}}$ , мг N/л) и фосфора ( $P_{\text{общ}}$ , мкг P/л) в поверхностном (0.5 м) горизонте вод Рыбинского водохранилища в 2008–2013 гг. (стандартные станции).

| Показатель           | Станции   |           |           |           |           |           |
|----------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
|                      | К         | М         | Н         | И         | СД        | Б         |
| 20.05–15.10. 2008 г. |           |           |           |           |           |           |
| Но <sub>бц</sub>     | 0.89±0.07 | 0.83±0.04 | 0.71±0.11 | 0.65±0.06 | 0.71±0.04 | 0.68±0.04 |
| Ро <sub>бц</sub>     | 66±7      | 44±6      | 43±2      | 35±5      | 37±5      | 53±5      |
| N/P                  | 13±1      | 20±3      | 21±3      | 20±1      | 22±2      | 15±1      |
| 4.05–19.10. 2009 г.  |           |           |           |           |           |           |
| Но <sub>бц</sub>     | 0.81±0.06 | 0.59±0.03 | 0.46±0.06 | 0.58±0.04 | 0.60±0.02 | 0.55±0.02 |
| Ро <sub>бц</sub>     | 106±8     | 56±7      | 47±3      | 54±6      | 66±13     | 50±5      |
| N/P                  | 9±1       | 10±1      | 10±1      | 14±2      | 17±7      | 12±1      |
| 4.05–19.10. 2010 г.  |           |           |           |           |           |           |
| Но <sub>бц</sub>     | 1.06±0.11 | 0.95±0.12 | 0.75±0.08 | 1.16±0.16 | 1.45±0.04 | 0.73±0.10 |
| Ро <sub>бц</sub>     | 109±9     | 70±6      | 59±6      | 84±23     | 101±11    | 63±5      |
| N/P                  | 10±1      | 14±2      | 13±2      | 15±2      | 15±1      | 12±1      |
| 18.05–19.09. 2011 г. |           |           |           |           |           |           |
| Но <sub>бц</sub>     | 1.29±0.17 | 1.47±0.19 | 1.07±0.22 | 1.12±0.05 | 1.37±0.08 | 1.21±0.13 |
| Ро <sub>бц</sub>     | 124±10    | 71±7      | 45±4      | 43±1      | 47±3      | 58±6      |
| N/P                  | 11±2      | 24±6      | 25±6      | 26±2      | 36±4      | 20±2      |
| 24.05–9.10. 2012 г.  |           |           |           |           |           |           |
| Но <sub>бц</sub>     | 0.76±0.08 | 1.02±0.09 | 0.79±0.12 | 0.72±0.02 | 1.25±0.10 | 0.93±0.12 |
| Ро <sub>бц</sub>     | 83±5      | 62±9      | 40±4      | 44±4      | 42±4      | 50±6      |
| N/P                  | 9±1       | 18±3      | 20±3      | 17±2      | 28±3      | 21±3      |
| 21.05–15.10. 2013 г. |           |           |           |           |           |           |
| Но <sub>бц</sub>     | 0.86±0.16 | 1.03±0.14 | 0.77±0.11 | 0.52±0.02 | 1.11±0.06 | 0.85±0.08 |
| Ро <sub>бц</sub>     | 80±4      | 66±6      | 68±14     | 65±10     | 69±4      | 85±8      |
| N/P                  | 10±3      | 16±3      | 16±3      | 15±2      | 20±2      | 14±2      |

**Примечание.** Приведено среднее арифметическое со стандартной ошибкой, N/P – отношение азот/фосфор, данные И.Э. Степановой.

Сходство исследованных станций прослеживается во все годы и по содержанию основных биогенных элементов, определявшихся одновременно с хлорофиллом. Повышенными концентрациями азота и фосфора выделялись только станции Коприно и Средний Двор, которые принимают воды из верховья соответственно Волжского и Шекснинского плесов (табл. 6.6).

В распределении по вертикали наблюдалось последовательное убывание содержания хлорофилла от верхнего 2-метрового слоя к среднему (2–6 м) и нижнему (6 м – дно), сравнительно слабо выраженное в прохладные 2004,



2005 и 2008 гг. и отчетливо – в теплые 2001, 2007, 2010, 2011 гг., а особенно – в 2013 г. (табл. 6.7). Иногда наибольшие концентрации пигмента наблюдались в слое 2–6 м или, единично, в придонном слое. Частые случаи повышения содержания хлорофилла в верхнем 2-метровом слое независимо от термического состояния водной толщи указывают на связь этого явления с возникновением в водохранилище под действием ветра двухслойного противоположно направленного течения, смена вектора которого происходит на глубине 2–4 м (Буторин и др., 1982; Поддубный, 1985).

Для иллюстрации особенностей вертикального распределения хлорофилла в различные сезоны проанализированы данные календарно близких лет, наиболее различающихся по общему содержанию хлорофилла (табл. 6.4) и климатическим особенностям. Это 2008 г. – умеренно прохладный, с пониженным поступлением солнечной радиации в вегетационный период; 2010 г. – теплый с продолжительной антициклональной погодой и экстремально высокой температурой во второй половине лета; 2013 – теплый с очень теплым летом и осенью, с большим количеством осадков (Доклад..., 2009, 2011, 2014, рис. 6.7).

**Таблица 6.7.** Распределение хлорофилла *a* и феопигментов (Хл, Фео, мкг/л) по глубине в слоях 0–2 м, 2–4 м, 6 м–дно (1–3, соответственно) в Волжском (ст. Коприно) и Главном (ст. Наволок) плесах Рыбинского водохранилища в летний период 2004–2013 гг.

| Дата    | Показатель | Коприно |      |      |      | Наволоч |      |      |      |
|---------|------------|---------|------|------|------|---------|------|------|------|
|         |            | h       | 1    | 2    | 3    | h       | 1    | 2    | 3    |
| 2004 г. |            |         |      |      |      |         |      |      |      |
| 08.06   | Хл         | 13      | 4.7  | 2.2  | 2.1  | 8       | 6.6  | 4.4  | 4.5  |
|         | Фео        |         | 2.2  | 2.6  | 1.8  |         | 4.8  | 4.8  | 4.0  |
| 22.06   | Хл         | 12      | 8.8  | 4.8  | 1.7  | 10      | 6.1  | 4.8  | 2.6  |
|         | Фео        |         | 4.8  | 4.4  | 1.4  |         | 3.8  | 3.8  | 2.0  |
| 08.07   | Хл         | 12      | 3.0  | 2.2  | 2.9  | 10      | 4.4  | 4.8  | 4.9  |
|         | Фео        |         | 2.2  | 2.6  | 1.8  |         | 4.8  | 4.8  | 1.8  |
| 21.07   | Хл         | 12      | 1.6  | 1.2  | 1.7  | 8       | 6.2  | 5.7  | 6.2  |
|         | Фео        |         | 1.2  | 1.4  | 1.7  |         | 2.9  | 2.9  | 1.5  |
| 04.08   | Хл         | 12      | 65.8 | 20.0 | 14.4 | 10      | 5.7  | 5.6  | 4.9  |
|         | Фео        |         | 20.0 | 14.8 | 8.0  |         | 1.9  | 1.9  | 3.4  |
| 17.08   | Хл         | 12      | 5.3  | 2.0  | 5.2  | 8       | 15.7 | 5.7  | 5.3  |
|         | Фео        |         | 2.0  | 1.0  | 3.5  |         | 3.3  | 3.3  | 2.9  |
| 07.09   | Хл         | 13      | 4.8  | 0.7  | 5.1  | 11      | 19.3 | 19.2 | 16.8 |
|         | Фео        |         | 0.7  | 1.5  | 4.1  |         | 4.9  | 4.9  | 1.1  |
| 2005 г. |            |         |      |      |      |         |      |      |      |
| 31.05   | Хл         | 12      | 2.4  | 1.6  | 1.3  | 10      | 5.0  | 5.4  | 5.2  |
|         | Фео        |         | 1.1. | 0.9  | 0.6  |         | 3.8  | 3.8  | 3.8  |
| 23.06   | Хл         | 12      | 1.6  | 1.7  | 1.9  | 9       | 6.9  | 7.6  | 7.7  |
|         | Фео        |         | 1.0  | 1.2  | 1.2  |         | 5.8  | 5.9  | 5.5  |
| 20.07   | Хл         | 12      | 7.7  | 8.2  | 5.9  | 9       | 8.3  | 3.7  | 3.1  |
|         | Фео        |         | 4.1  | 4.4  | 4.1  |         | 4.8  | 3.2  | 3.3  |
| 18.08   | Хл         | 12      | 2.3  | 1.8  | 2.2  | 8       | 26.2 | 19.7 | 17.5 |
|         | Фео        |         | 2.3  | 2.2  | 1.9  |         | 8.4  | 9.1  | 5.9  |

**Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища  
в начале XXI века**

*Продолжение таблицы 6.7*

| Дата    | Показатель | Коприно |      |     |     | Наволоч |      |            |      |
|---------|------------|---------|------|-----|-----|---------|------|------------|------|
|         |            | h       | 1    | 2   | 3   | h       | 1    | 2          | 3    |
| 2006 г. |            |         |      |     |     |         |      |            |      |
| 08.06   | Хл         | 12      | 1.8  | 1.6 | 1.4 | 8       | 7.3  | 7.3        | 4.4  |
|         | Фео        |         | 0.8  | 0.9 | 0.4 |         | 3.7  | 3.2        | 3.9  |
| 28.06   | Хл         | 12      | 8.2  | 6.8 | 2.7 | 8       | 2.5  | 2.1        | 1.3  |
|         | Фео        |         | 4.1  | 4.1 | 2.6 |         | 0.7  | 0.3        | 0.8  |
| 10.07   | Хл         | 10      | 13.8 | 5.0 | 1.4 | 8       | 9.8  | 3.5        | 1.6  |
|         | Фео        |         | 10.3 | 3.5 | 1.4 |         | 3.9  | <b>2.5</b> | 1.5  |
| 25.07   | Хл         | 12      | 7.9  | 4.0 | 1.6 | 8       | 12.4 | 8.3        | 4.3  |
|         | Фео        |         | 2.1  | 4.1 | 1.6 |         | 7.9  | 3.2        | 2.7  |
| 2.08    | Хл         | 10      | 8.4  | 8.0 | 5.8 | 8       | 12.8 | 10.8       | 8.9  |
|         | Фео        |         | 4.3  | 4.3 | 3.2 |         | 5.7  | 5.2        | 4.8  |
| 2007 г. |            |         |      |     |     |         |      |            |      |
| 31.05   | Хл         | 11      | 13.9 | 8.0 | 3.2 | 8       | 5.4  | 6.6        | 1.5  |
|         | Фео        |         | 8.4  | 6.4 | 4.2 |         | 2.1  | 2.2        | 0.6  |
| 07.06   | Хл         | 12      | 3.3  | 3.8 | 2.4 | 8       | 4.5  | 3.4        | 3.9  |
|         | Фео        |         | 2.0  | 2.2 | 1.9 |         | 2.8  | 2.3        | 3.4  |
| 14.06   | Хл         | 12      | 3.7  | 4.2 | 2.2 | 8       | 3.6  | 3.3        | 2.2  |
|         | Фео        |         | 2.2  | 1.8 | 1.7 |         | 1.7  | 2.1        | 1.9  |
| 26.06   | Хл         | 12      | 2.7  | 3.2 | 2.8 | 7       | 3.3  | 3.1        | 2.0  |
|         | Фео        |         | 1.1  | 1.7 | 1.8 |         | 1.9  | 1.9        | 1.7  |
| 10.07   | Хл         | 11      | 2.7  | 2.5 | 2.6 | 7       | 12.8 | 13.1       | 11.5 |
|         | Фео        |         | 1.8  | 1.6 | 2.0 |         | 5.1  | 5.8        | 4.7  |
| 19.07   | Хл         | 12      | 4.5  | 4.6 | 3.6 | 8       | 17.6 | 17.2       | 18.4 |
|         | Фео        |         | 1.9  | 2.0 | 1.9 |         | 5.5  | 5.2        | 5.6  |
| 26.07   | Хл         | 12      | 4.2  | 5.1 | 5.7 | 6       | 19.6 | 16.0       | —    |
|         | Фео        |         | 4.1  | 3.7 | 3.7 |         | 7.7  | 7.1        | —    |
| 21.08   | Хл         | 11      | 6.7  | 6.4 | 5.5 | 6       | 11.7 | 11.0       | —    |
|         | Фео        |         | 2.6  | 2.4 | 2.5 |         | 2.4  | 2.5        | —    |
| 12.09   | Хл         | 10      | 1.5  | 1.3 | 1.9 | 6       | 15.3 | 13.3       | —    |
|         | Фео        |         | 0.7  | 0.7 | 1.0 |         | 3.9  | 3.4        | —    |
| 2008 г. |            |         |      |     |     |         |      |            |      |
| 17.06   | Хл         | 12      | 10.7 | 8.8 | 4.6 | 9       | 8.0  | <b>5.0</b> | 4.9  |
|         | Фео        |         | 4.8  | 4.1 | 2.6 |         | 2.3  | 2.0        | 2.6  |
| 09.07   | Хл         | 13      | 3.6  | 3.9 | 3.3 | 6       | 3.4  | 3.4        | —    |
|         | Фео        |         | 2.6  | 2.7 | 2.6 |         | 2.8  | 3.8        | —    |
| 30.07   | Хл         | 11      | 8.2  | 7.6 | 9.8 | 6       | 13.0 | <b>9.8</b> | —    |
|         | Фео        |         | 4.1  | 3.8 | 4.9 |         | 4.2  | 3.1        | —    |
| 27.08   | Хл         | 12      | 1.4  | 1.4 | 1.7 | 6       | 12.9 | 13.0       | —    |
|         | Фео        |         | 0.5  | 0.4 | 0.2 |         | 1.8  | 0.9        | —    |
| 10.09   | Хл         | 11      | 2.1  | 2.5 | 2.4 | 7       | 10.1 | 10.8       | —    |
|         | Фео        |         | -0.1 | —   | 0.0 |         | 0.2  | 0.8        | —    |
| 2009 г. |            |         |      |     |     |         |      |            |      |
| 01.06   | Хл         | 12      | 9.4  | 4.8 | 0.9 | 11      | 8.3  | 5.4        | 3.8  |
|         | Фео        |         | 3.4  | 2.0 | 0.4 |         | 3.3  | 3.0        | 3.4  |
| 22.06   | Хл         | 11      | 4.3  | 3.0 | 1.7 | 8       | 6.9  | 5.0        | 2.7  |
|         | Фео        |         | 1.3  | 0.8 | 1.4 |         | 3.1  | 2.0        | 2.0  |

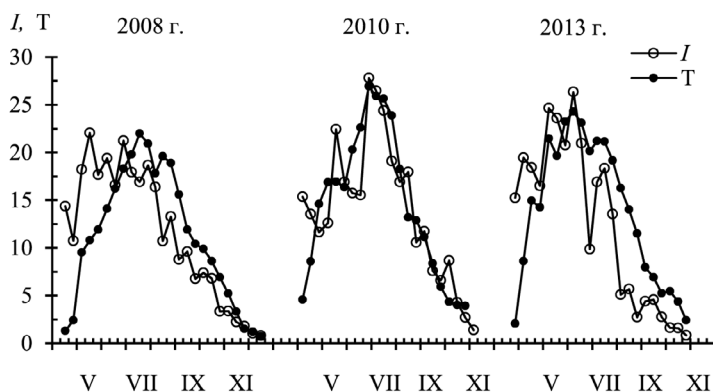
Продолжение таблицы 6.7

| Дата    | Показатель | Коприно |      |            |      | Наволок |      |             |      |
|---------|------------|---------|------|------------|------|---------|------|-------------|------|
|         |            | h       | 1    | 2          | 3    | h       | 1    | 2           | 3    |
| 9.07    | Хл         | 12      | 2.7  | 2.2        | 2.4  | 7       | 4.7  | 5.2         | –    |
|         | Фео        |         | 2.0  | 2.1        | 2.0  |         | 2.5  | 3.8         | –    |
| 22.07   | Хл         | 12      | 15.4 | 10.9       | 5.6  | 7       | 17.9 | 15.4        | –    |
|         | Фео        |         | 6.5  | 6.4        | 3.8  |         | 3.6  | 3.9         | –    |
| 04.08   | Хл         | 12      | 8.7  | 7.6        | 4.5  | 8       | 7.4  | 5.9         | 5.0  |
|         | Фео        |         | 2.8  | 2.0        | 2.3  |         | 3.3  | 3.1         | 3.9  |
| 19.08   | Хл         | 11      | 10.3 | 10.3       | 8.0  | 9       | 23.1 | 23.2        | 28.0 |
|         | Фео        |         | 2.7  | 3.8        | 4.3  |         | 13.9 | 13.3        | 13.1 |
| 02.09   | Хл         | 12      | 2.6  | 2.2        | 2.1  | 7       | 12.5 | 5.1         | –    |
|         | Фео        |         | 1.3  | 1.4        | 1.6  |         | 2.8  | 2.2         | –    |
| 2010 г. |            |         |      |            |      |         |      |             |      |
| 15.06   | Хл         | 12      | 2.5  | 2.2        | 1.3  | 8       | 4.1  | <b>1.7</b>  | 1.5  |
|         | Фео        |         | 1.0  | 1.4        | 1.0  |         | 5.5  | 2.3         | 2    |
| 28.06   | Хл         | 11      | 16.9 | 10.8       | 3.0  | 7       | 14.5 | 11.4        | –    |
|         | Фео        |         | 5.8  | 4.0        | 1.7  |         | 5.3  | 5.4         | –    |
| 11.07   | Хл         | 12      | 19.8 | 11.8       | 1.3  | 12      | 14.8 | 8.5         | 2.3  |
|         | Фео        |         | 4.3  | 3.4        | 1.8  |         | 5.8  | 4.9         | 3.5  |
| 14.07   | Хл         | 13      | 24.0 | 8.9        | 1.9  | 7       | 14.9 | <b>6.0</b>  | –    |
|         | Фео        |         | 5.0  | 3.8        | 2.4  |         | 4.4  | 3.3         | –    |
| 10.08   | Хл         | 10      | 31.5 | 26.5       | 6.8  | 6       | 8.5  | 8.8         | –    |
|         | Фео        |         | 9.2  | 9.8        | 7.0  |         | –    | –           | –    |
| 24.08   | Хл         | 11      | 55.4 | 58.8       | 49.0 | 7       | 20.3 | 13.6        | –    |
|         | Фео        |         | 9.6  | 12.0       | 11.1 |         | 6.4  | 5.8         | –    |
| 07.09   | Хл         | 11      | 29.5 | 13.2       | 10.4 | 6       | 41.8 | <b>19.1</b> | –    |
|         | Фео        |         | 8.0  | <b>3.5</b> | 3.6  |         | 11.1 | <b>5.6</b>  | –    |
| 2011 г. |            |         |      |            |      |         |      |             |      |
| 07.06   | Хл         | 12      | 21.1 | 23.2       | 28.2 | 8       | 10.1 | 11.7        | 8.1  |
|         | Фео        |         | 5.9  | 7.0        | 7.6  |         | 5.2  | 6.8         | 5.6  |
| 21.06   | Хл         | 12      | 4.2  | 5.8        | 5.3  | 8       | 6.2  | 5.8         | 4.1  |
|         | Фео        |         | 2.0  | 3.2        | 3.2  |         | 2.9  | 4.0         | 3.8  |
| 5.07    | Хл         | 12      | 19.5 | 15.5       | 6.1  | 8       | 10.6 | 9.8         | 7.7  |
|         | Фео        |         | 3.5  | 3.8        | 5.3  |         | 3.0  | 3.3         | 5.8  |
| 19.07   | Хл         | 11      | 87.0 | 10.6       | 6.2  | 8       | 46.7 | 15.0        | 8.5  |
|         | Фео        |         | 11.6 | 4.6        | 6.4  |         | 3.3  | 3.2         | 2.7  |
| 04.08   | Хл         | 11      | 37.0 | 44.5       | 46.3 | 9       | 47.8 | 36.2        | 20.3 |
|         | Фео        |         | 8.7  | 6.7        | 8.6  |         | 4.2  | 4.8         | 6.0  |
| 17.08   | Хл         | 11      | 28.6 | 28.5       | 31.0 | 6       | 27.5 | 34.0        | –    |
|         | Фео        |         | 8.2  | 8.1        | 8.7  |         | 8.9  | 6.5         | –    |
| 5.09    | Хл         | 12      | 12.8 | 9.1        | 9.8  | 7       | 39.2 | 37.8        | –    |
|         | Фео        |         | 3.9  | 3.5        | 4.5  |         | 7.3  | 5.3         | –    |
| 2012 г. |            |         |      |            |      |         |      |             |      |
| 20.06   | Хл         | 14      | 14.8 | 13.0       | 13.5 | 8       | 8.8  | 9.2         | 8.9  |
|         | Фео        |         | 5.6  | 3.7        | 5.7  |         | 4.5  | 5.2         | 5.6  |
| 03.07   | Хл         | 13      | 15.9 | 18.5       | 8.9  | 9       | 8.2  | 7.0         | 9.1  |
|         | Фео        |         | 4.4  | 5.8        | 5.9  |         | 2.7  | 3.0         | 5.3  |

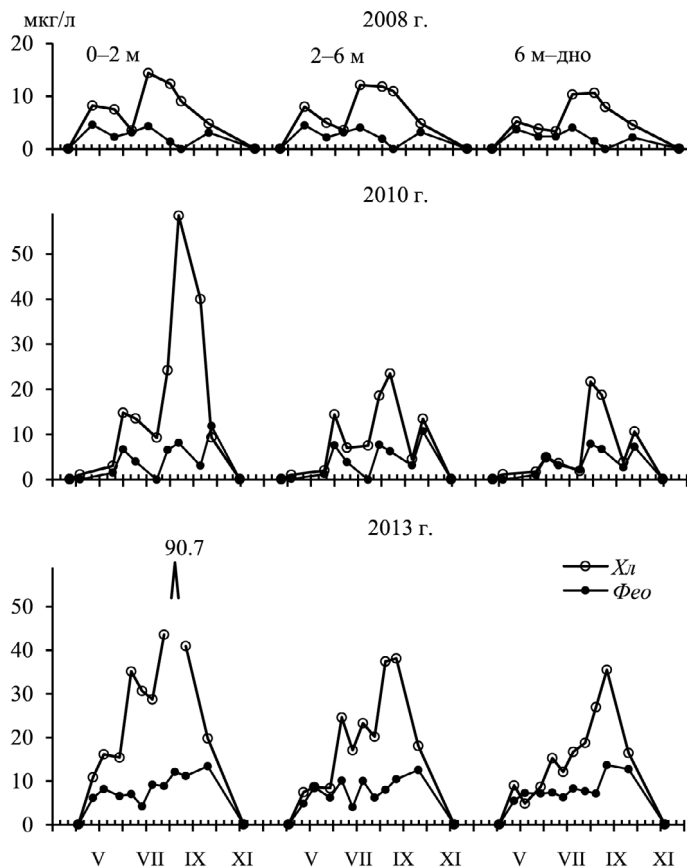
Продолжение таблицы 6.7

| Дата    | Показатель | Коприно |      |      |      | Наволоч |      |      |      |
|---------|------------|---------|------|------|------|---------|------|------|------|
|         |            | h       | 1    | 2    | 3    | h       | 1    | 2    | 3    |
| 17.07   | Хл         | 13      | 6.3  | 6.4  | 5.9  | 9       | 17.0 | 11.5 | 12.3 |
|         | Фео        |         | 4.4  | 4.3  | 4.8  |         | 6.1  | 4.2  | 4.4  |
| 31.07   | Хл         | 13      | 37.3 | 19.3 | 7.8  | 9       | 8.0  | 17.6 | 9.0  |
|         | Фео        |         | 10.9 | 7.4  | 4.8  |         | 3.3  | 4.4  | 3.5  |
| 22.08   | Хл         | 12      | 13.3 | 12.9 | 14.4 | 8       | 13.0 | 17.0 | 14.2 |
|         | Фео        |         | 4.2  | 3.3  | 3.4  |         | 6.3  | 5.7  | 4.9  |
| 05.09   | Хл         | 13      | 6.8  | 6.6  | 8.9  | 7       | 17.3 | 12.3 | —    |
|         | Фео        |         | 3.0  | 2.6  | 5.9  |         | 4.0  | 4.8  | —    |
| 2013 г. |            |         |      |      |      |         |      |      |      |
| 04.06   | Хл         | 12      | 24.7 | 17.3 | 9.9  | 9       | 17.6 | 12.9 | 5.8  |
|         | Фео        |         | 8.5  | 7.3  | 6.3  |         | 7.3  | 7.8  | 6.4  |
| 24.06   | Хл         | 12      | 26.3 | 27.2 | 22.6 | 9       | 9.4  | 4.6  | 5.8  |
|         | Фео        |         | 10.6 | 12.9 | 13.1 |         | 6.2  | 6.2  | 6.4  |
| 09.07   | Хл         | 12      | 37.5 | 33.7 | 11.1 | 8       | 25.5 | 19.0 | 4.0  |
|         | Фео        |         | 8.5  | 10.3 | 7.7  |         | —    | 11.9 | 5.9  |
| 23.07   | Хл         | 12      | 33.4 | 32.7 | 25.3 | 8       | 12.4 | 12.0 | 12.1 |
|         | Фео        |         | 18.2 | 5.0  | 5.7  |         | 2.8  | 3.2  | 6.3  |
| 05.08   | Хл         | 11      | 43.6 | 36.4 | 13.5 | 8       | 30.3 | 22.5 | 12.9 |
|         | Фео        |         | 14.3 | 10.5 | 5.3  |         | 8.5  | 15.5 | 3.7  |
| 20.08   | Хл         | 11      | 20.3 | 17.3 | 18.1 | 8       | 71.7 | 25.7 | 15.6 |
|         | Фео        |         | 10.5 | 9.1  | 11.1 |         | 10.2 | 8.3  | 8.4  |
| 03.09   | Хл         | 11      | 16.6 | 15.2 | 14.6 | 7       | 83.8 | 46.1 | 36.5 |
|         | Фео        |         | 5.6  | 6.4  | 6.3  |         | 13.6 | 7.7  | 10.2 |
| 17.09   | Хл         | 11      | 12.7 | 12.6 | 11.3 | 6       | 53.2 | 11.6 | 41.3 |
|         | Фео        |         | 4.4  | 4.4  | 5.3  |         | 11.6 | 10.1 | 7.9  |

**Примечание.** Полу жирным шрифтом выделены значения исследованных показателей при выраженной неравномерности их распределения по глубине; *h* – глубина станции, м; прочерк – отсутствие данных.



**Рис. 6.7.** Сезонные изменения температуры ( $T, ^\circ\text{C}$ ) поверхностного слоя воды (данные мст. Рыбинск) и суточной суммы интегральной солнечной радиации ( $I, \text{МДж/м}^2$ ), поступающей в Рыбинское водохранилище в разные годы (данные мст. Кострома).



**Рис. 6.8.** Сезонная динамика общего хлорофилла  $a$  ( $Chl$ ) и феопигментов ( $Фео$ ) в Главном плесе Рыбинского водохранилища в разные по гидрометеорологическим условиям годы. Приведено среднее для четырех стандартных станций по трем горизонтам: 0–2 м, 2–6 м и 6 м – дно.

**Таблица 6.8.** Распределение относительного содержания феопигментов ( $Фео, \%$ ) и пигментного индекса  $E_{480}/E_{664}$  по глубине в Главном плесе Рыбинского водохранилища в разные годы

| Дата    | Фео   |       |         | $E_{480}/E_{664}$ |           |           |
|---------|-------|-------|---------|-------------------|-----------|-----------|
|         | 0–2 м | 2–6 м | 6 м–дно | 0–2 м             | 2–6 м     | 6 м–дно   |
| 2008 г. |       |       |         |                   |           |           |
| 20.05   | 48±2  | 47±4  | 58±4    | 0.90±0.03         | 0.90±0.05 | 0.96±0.06 |
| 17.06   | 30±3  | 39±3  | 50±11   | 1.16±0.08         | 1.26±0.06 | 1.36±0.10 |
| 09.07   | 64±11 | 66±7  | 57±8    | 1.56±0.09         | 1.57±0.09 | 1.51±0.12 |
| 30.07   | 28±5  | 30±4  | 35±7    | 0.99±0.02         | 0.99±0.02 | 1.01±0.04 |
| 27.08   | 11±4  | 16±6  | 15±2    | 1.04±0.07         | 1.02±0.05 | 1.06±0.08 |
| 10.09   | -4±12 | -7±8  | -13±11  | 1.21±0.07         | 1.17±0.08 | 1.36±0.16 |
| 15.10   | 52±5  | 53±5  | 42±2    | 1.44±0.07         | 1.44±0.04 | 1.41±0.23 |
| 2010 г. |       |       |         |                   |           |           |
| 04.05   | 2±7   | 6±10  | -3±2    | 1.46±0.07         | 1.48±0.14 | 1.41±0.06 |
| 15.06   | 28±24 | 47±22 | 47±26   | 2.22±0.27         | 2.56±0.27 | 2.45±0.29 |
| 28.06   | 39±7  | 45±2  | 76±26   | 1.04±0.04         | 1.00±0.04 | 1.25±0.18 |

Продолжение таблицы 6.8

| Дата    | Фео   |       |         | $E_{480}/E_{664}$ |           |           |
|---------|-------|-------|---------|-------------------|-----------|-----------|
|         | 0–2 м | 2–6 м | 6 м–дно | 0–2 м             | 2–6 м     | 6 м–дно   |
| 10.07   | 22±13 | 42±19 | 69±25   | 1.36±0.27         | 1.27±0.18 | 1.52±0.20 |
| 14.07   | 28±2  | 46±3  | 67±1    | 1.15±0.05         | 1.24±0.02 | 1.32±0.02 |
| 10.08   | 17±11 | -10±9 | 77±9    | 1.99±0.13         | 1.99±0.14 | 2.80±0.30 |
| 24.08   | 26±4  | 37±1  | 33±1    | 0.93±0.08         | 0.96±0.10 | 0.96±0.17 |
| 07.09   | 22±6  | 27±5  | 34±9    | 0.85±0.07         | 0.84±0.07 | 0.87±0.08 |
| 05.10   | 19±8  | 54±8  | 55±5    | 1.22±0.01         | 1.22±0.05 | 1.26±0.00 |
| 19.11   | 68±6  | 54±7  | 55      | 1.56±0.04         | 1.49±0.02 | 1.54      |
| 2013 г. |       |       |         |                   |           |           |
| 21.05   | 51±7  | 60±8  | 58±13   | 1.00±0.03         | 1.05±0.03 | 1.08±0.08 |
| 04.06   | 45±5  | 75±11 | 95±10   | 1.09±0.03         | 1.20±0.10 | 1.29±0.11 |
| 24.06   | 40±6  | 72±11 | 81±19   | 1.04±0.07         | 1.25±0.15 | 1.44±0.34 |
| 09.07   | 19±14 | 42±7  | 50±12   | 1.15±0.03         | 1.16±0.05 | 1.18±0.15 |
| 23.07   | 21±5  | 27±5  | 40±10   | 1.00±0.06         | 0.98±0.04 | 1.06±0.08 |
| 05.08   | 32±4  | 40±6  | 43±2    | 0.92±0.02         | 0.92±0.01 | 0.97±0.01 |
| 20.08   | 21±4  | 28±1  | 46±14   | 1.04±0.06         | 0.96±0.04 | 1.18±0.05 |
| 03.09   | 14±1  | 22±4  | 27±6    | 1.14±0.02         | 1.00±0.02 | 1.02±0.01 |
| 17.09   | 26±2  | 26±3  | 34±4    | 1.06±0.02         | 1.05±0.01 | 1.09±0.01 |
| 15.10   | 55±3  | 56±4  | 52±3    | 1.28±0.01         | 1.29±0.01 | 1.33±0.04 |

**Примечание.** Здесь и в табл. 6.9 приведены средние показатели для станций Наволок, Измайлово, Средний Двор, Брейтово.

В 2008 г. наблюдалась типичная для водохранилища в малопродуктивные годы динамика хлорофилла с достаточно равномерным его распределением по глубине и хорошо выраженными сравнительно невысокими весенним и летним пиками до мкг/л (рис. 6.8). В 2010 г. в условиях прохладной первой половины лета содержание хлорофилла оставалось на уровне 2008 г., но в середине июля с установлением блокирующего антициклона количество пигмента быстро нарастало и к сентябрю в верхнем двухметровом слое воды достигло рекордно высокого среднего значения 60 мкг/л.

В теплом 2013 г. повышенные концентрации хлорофилла в верхнем слое наблюдались с начала июня, а в максимуме (90 мкг/л) превысили отмеченные в 2010 г. На фоне такого мощного подъема содержания хлорофилла летом фактически был не заметен его весенний максимум (рис. 6.8).

Во все годы содержание феопигментов оставалось достаточно близким по всей глубине и изменялось в меньшей степени, чем содержание хлорофилла. Соответственно, относительное количество феопигментов увеличивалось от поверхностного слоя к придонному, где хлорофилл на 80–90% состоял из продуктов деградации. Одновременно отмечалось возрастание отношения  $E_{480}/E_{664}$ , свидетельствующее о неблагополучии пигментной системы (табл. 6.8). В 2008 г. в составе фитопланктона в продолжение всего вегетационного периода по биомассе преобладали диатомовые, а в 2010 г. с середины июля – синезеленые (Корнева и др., 2016). В 2013 г. доминировали синезеленые (Минеева, 2016). Данные получены при оценке вклада отдельных групп водорослей в суммарное содержание хлорофилла флуоресцентным методом). Преобладание синезеленых в летнем максимуме

фитопланктона в 2010 и 2013 гг. подтверждено и нашими результатами, согласно которым содержание хлорофилла *a* составило 95–100% от суммы с дополнительными хлорофиллами (табл. 6.9).

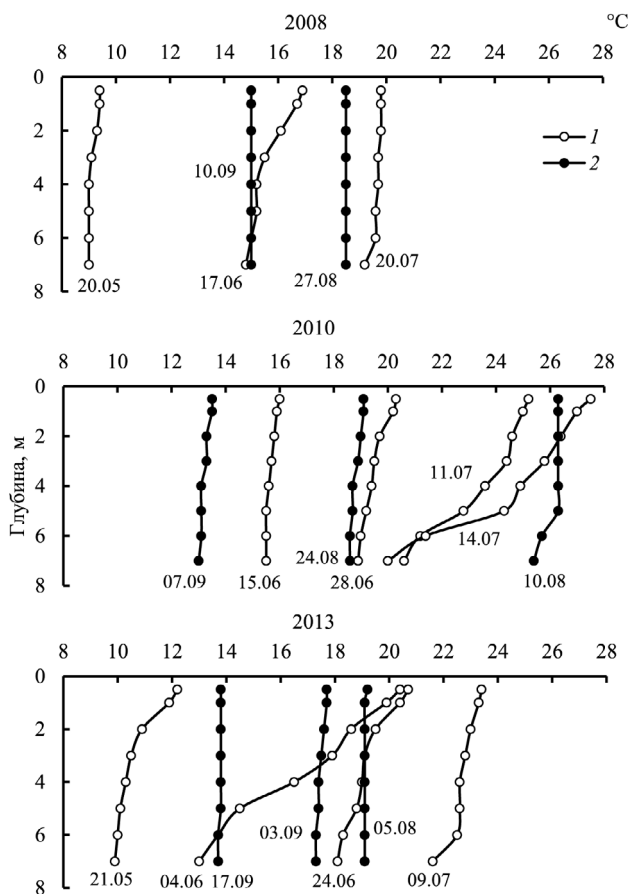
Обращает на себя внимание хорошее соответствие распределения хлорофилла по глубине с термической структурой водной толщи (рис. 6.8 и 6.9). Вместе с тем, сезонный максимум развития летнего фитопланктона (пик хлорофилла) далеко не всегда наблюдается в период наибольшего прогрева. Так, в середине июля 2010 г. установление устойчивого антициклона и экстремально высокой температуры воды (в среднем 27°C) вповерхностном слое совпало с резко выраженной стратификацией водной толщи и со значительным увеличением содержания хлорофилла, преимущественно за счет синезеленых.

**Таблица 6.9.** Доля хлорофилла *a* (%) в суммарном содержании хлорофиллов летнего фитопланктона в Главном плесе Рыбинского водохранилища в разные годы.

| Дата    | Слой, м |      | Дата    | Слой, м |       |
|---------|---------|------|---------|---------|-------|
|         | 0–2     | 2–6  |         | 0–2     | 2–6   |
| 2001 г. |         |      | 2011 г. |         |       |
| 14.06   | 81±1    | 81±1 | 07.06   | 88±2    | 88±1  |
| 05.07   | 73±4    | 78±4 | 21.06   | 87±2    | 82±2  |
| 16.07   | 77±4    | 78±1 | 05.07   | 91±1    | 90±1  |
| 21.08   | 96±1    | 93±2 | 19.07   | 98±2    | 96±1  |
| 04.09   | 91±2    | 87±5 | 04.08   | 100±1   | 98±1  |
| 2008 г. |         |      | 17.08   | 99±1    | 98±1  |
| 17.06   | 86±2    | 84±2 | 05.09   | 100±0   | 100±1 |
| 09.07   | 82±2    | 83±1 | 19.09   | 102±1   | 100±1 |
| 30.07   | 92±0    | 93±1 | 2013 г. |         |       |
| 27.08   | 97±1    | 97±1 | 04.06   | 90±1    | 86±3  |
| 10.09   | 90±3    | 91±3 | 24.06   | 86±4    | 79±7  |
| 2010 г. |         |      | 09.07   | 93±3    | 92±3  |
| 15.06   | 57±8    | 50±4 | 23.07   | 95±3    | 95±2  |
| 28.06   | 92±3    | 92±3 | 05.08   | 97±2    | 96±2  |
| 11.07   | 86±8    | 83±7 | 20.08   | 98±1    | 94±1  |
| 14.07   | 93±1    | 90±1 | 03.09   | 102±1   | 98±3  |
| 10.08   | 65±1    | 65±0 | 17.09   | 99±1    | 100±1 |
| 24.08   | 97±1    | 94±0 |         |         |       |
| 07.09   | 98±3    | 96±1 |         |         |       |

Дальнейшее увеличение содержания хлорофилла происходило независимо от температуры воды, и сезонный максимум наблюдался в начале сентября в период выхолаживания. Судя по составу суммарного количества зеленых пигментов, продолжали господствовать синезеленые (табл. 6.9). Подобное также имело место в 2013 г. Связано это с особенностями механизма плавучести синезеленых, которая регулируется с помощью газовых вакуолей – специальных органелл, свойственных только этой группе планктонных организмов. Регуляция плавучести происходит в значительной степени под воздействием внешней среды. Поднимаясь в поверхностные слои воды, синезеленые получают неограниченный доступ к необходимой для фотосинтеза и размножения солнечной энергии. Однако здесь они страдают в случае избыточного освещения, при котором нарушается механизм регули-

рования плавучести и структура вакуолей. Чтобы попасть в более комфортные световые условия, им необходимо некоторое движение воды. В годы с повышенной температурой в конце лета и осенью они продолжают интенсивно развиваться в период выхолаживания даже при умеренном ветровом перемешивании, после чего быстро восстанавливают свои скопления в осевшем слое воды (Reynolds, Walsby, 1980; Reynolds, 1984; Walsby, 1988).



**Рис. 6.9.** Распределение по глубине температуры воды ( $T, ^\circ\text{C}$ ) в Главном плесе Рыбинского водохранилища в годы с различным термическим режимом (среднее для четырех стандартных станций). 1 – в период прогрева, 2 – в период выхолаживания.

Содержание биогенных элементов свидетельствует о достаточной обеспеченности фитопланктона минеральным питанием (табл. 6.10). В отдельные сроки 2010 и 2013 гг. в период массового развития водорослей фактически полностью отсутствовали нитраты и фосфаты, в первую очередь потребляемые растительной клеткой, однако соотношение  $N_{\text{общ}}/P_{\text{общ}}$  составляло 9–16, т.е. оставалось в пределах характерного для органического вещества водорослей, не лимитированных этими элементами. Очевидно, водоросли получали необходимое количество биогенных соединений за счет



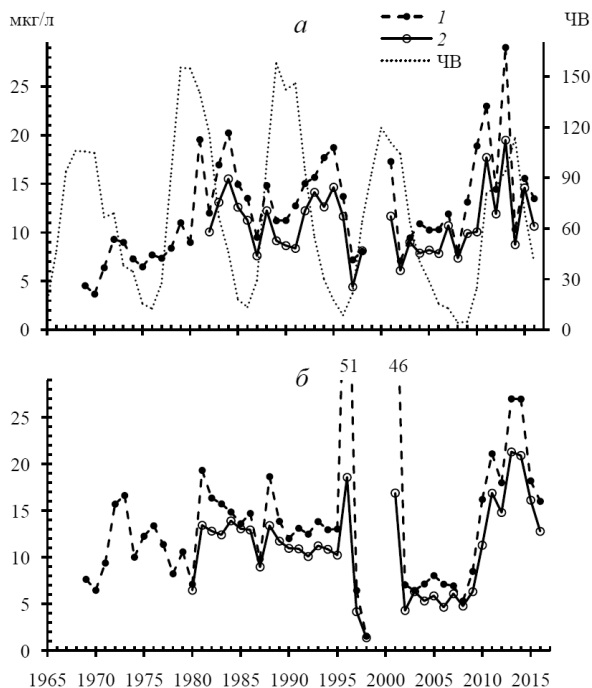
их регенерации при бактериальном распаде отмершего планктона и ферментативном расщеплении растворенного органического вещества, а также из богатых питательными веществами взмученных донных отложений (Былинкина, 1977, 1989; Былинкина, Трифонова, 1982).

Среднее содержание хлорофилла, рассчитанное за условный вегетационный период 1 мая – 31 октября, в течение 2001–2016 гг. в обоих плесах водохранилища в основном держалось на уровне 1980–1990-х годов: 7–15 мкг/л в среднем по глубине и до 20 мкг/л в верхнем 2-метровом слое воды (рис. 6.10). Только в 2009 г. его концентрация резко возросла и в 2010 г. в Главном плесе достигла 10 мкг/л в среднем по глубине и 19 мкг/л в слое 0–2 м, в 2013 г. – 20 и 29 мкг/л, соответственно. Последние существенно выше наблюдавшихся за все предыдущие годы исследований.

**Таблица 6.10.** Сезонная динамика биогенных элементов (мкг/л) в Главном плесе Рыбинского водохранилища в различные по продуктивности фитопланктона годы (данные И.Э. Степановой).

| Дата    | $\text{NO}_3^-$ | $\text{N}_{\text{общ}}$ | $\text{PO}_4^{3-}$ | $\text{P}_{\text{общ}}$ | $\text{N}_{\text{общ}}/\text{P}_{\text{общ}}$ |
|---------|-----------------|-------------------------|--------------------|-------------------------|---|
| 2008 г. |                 |                         |                    |                         |   |
| 20.05   | 110±10          | 650±30                  | 13±1               | 25±4                    | 27±3  |
| 17.06   | 110±10          | 590±80                  | 9±1                | 30±4                    | 21±4  |
| 08.07   | 10±10           | 550±50                  | 10±2               | 34±4                    | 16±2  |
| 29.07   | 60±10           | 660±30                  | 8±1                | 35±5                    | 20±2  |
| 27.08   | 30±0            | 660±30                  | 8±1                | 49±1                    | 13±1  |
| 09.09   | 60±0            | 840±10                  | 12±3               | 48±8                    | 19±2  |
| 14.10   | 120±20          | 800±70                  | 17±2               | 42±5                    | 20±3  |
| 2010 г. |                 |                         |                    |                         |   |
| 04.05   | 360±60          | 960±70                  | 38±2               | 58±5                    | 17±3  |
| 15.06   | 210±40          | 600±120                 | 18±2               | 48±3                    | 12±2  |
| 28.06   | 120±20          | 960±100                 | 47±8               | 82±6                    | 12±2  |
| 11.07   | 40±10           | 830±40                  | 17±3               | 68±6                    | 13±1  |
| 10.08   | 20±0            | 690±50                  | 29±5               | 40±1                    | 16±1  |
| 24.08   | 50±10           | 680±70                  | 30±5               | 60±9                    | 12±1  |
| 07.09   | 20±10           | 830±170                 | 8±1                | 89±18                   | 9±0   |
| 05.10   | 40±10           | 1010±210                | 23±3               | 61±16                   | 17±1  |
| 19.10   | 90±20           | 1400±150                | 23±4               | 87±27                   | 17±3  |
| 2013 г. |                 |                         |                    |                         |   |
| 21.05   | 390±90          | 1120±330                | 24±6               | 67±4                    | 17±4  |
| 04.06   | 180±50          | 1230±110                | 21±1               | 43±6                    | 29±3  |
| 24.06   | 290±40          | 970±210                 | 22±3               | 62±6                    | 16±4  |
| 09.07   | 130±50          | 1090±90                 | 37±6               | 50±2                    | 22±2  |
| 23.07   | 110±30          | 960±200                 | 15±2               | 71±14                   | 14±2  |
| 05.08   | 80±20           | 720±150                 | 29±4               | 79±14                   | 9±2   |
| 20.08   | 20±10           | 700±90                  | 16±3               | 51±10                   | 14±2  |
| 03.09   | 10±0            | 880±170                 | 13±2               | 94±11                   | 9±2   |
| 17.09   | 20±10           | 960±220                 | 15±4               | 69±13                   | 14±4  |
| 15.10   | 60±40           |                         | 17±4               | 8±19                    |   |

**Примечание.** Приведено среднее арифметическое со стандартной ошибкой для ст. Наволок, Измайлово, Средний Двор, Брейтово.



**Рис. 6.10.** Многолетняя динамика среднего (V-X) содержания общего хлорофилла *a* (Хл, мкг/л) в поверхностном (0–2 м) горизонте (1) и столбе воды от дна до поверхности (2) в Рыбинском водохранилище в 1969–2016 гг. а – Главный плес, б – Волжский плес, ЧВ – числа Вольфа; в 1999–2000 гг. наблюдения не проводили, 1998, 2002–2003 и 2014 гг. для Главного плеса сезонный ряд данных не полный.

Близкие значения максимумов содержания хлорофилла получены в пересчитанные годы, включая 2014 г., для Волжского плеса. Можно полагать, что в 2014 г. в Главном плесе также имело место высокое содержание хлорофилла, которое не удалось зарегистрировать из-за неполноты наблюдений (табл. 6.4).

В течение 2015–2016 гг. среднегодовое содержание хлорофилла было сравнительно невысоким, характерным для умеренного развития фитопланктона водохранилища.

Во все годы количество хлорофилла наиболее сильно возрастало в верхнем двухметровом слое воды в период максимального прогрева, что было обусловлено массовой вегетацией синезеленых: в составе суммарного хлорофилла содержалось ~100% хлорофилла *a* (табл. 6.9). При подобном сочетании условий увеличивалась разница между средним по глубине содержанием пигмента и его количеством в верхнем 2-метровом слое. Это наблюдали в 2001, 2010–2011 и 2013 гг., а также в 1981, 1984, 1991 и 1994–1995 гг.

Анализ многолетнего ряда среднегодового содержания хлорофилла (1969–2016 гг.), включая данные 1958 г. (6.5–6.6 мкг/л суммарного хлорофилла в Волжском и Главном плесах соответственно: Пырина, 1966), не выявил направленных изменений до 2010–2013 гг. Отсутствие тренда особенно

четко прослеживается для усредненных по глубине значений хлорофилла, которые наиболее полно отражают общий уровень его содержания в водохранилище. Пониженные значения концентрации хлорофилла наблюдались в Главном плесе в 1958, 1969–1976 гг., что определялось сравнительно невысоким содержанием биогенных элементов (Волга и ее жизнь, 1978). То же регистрировали в Волжском плесе в 2003–2008 гг. В остальном, на фоне относительно плавных межгодовых вариаций возникали подъемы содержания пигмента, упомянутые выше. Все они совпадали с преобладанием антициклонального характера погоды с интенсивным поступлением солнечной радиации и повышенной температурой воды.

По данным 1969–1997 гг. установлено, что периодичность подъемов годового содержания хлорофилла близка к 11-летнему циклу солнечной активности, оцениваемой по числам Вольфа (Пырина, 2000 *а, б*; Литвинов и др., 2005). Продолжением этого ряда продуктивных по фитопланктону лет (1972–1973; 1981, 1983–1984; 1993–1995 гг.), очевидно, являются 2001 и 2010–2013 гг., сопряженные с максимумами солнечной активности в 2000 и 2014 гг. (рис. 6.10).

Связь продуктивных по фитопланктону лет с цикличностью солнечной активности установлена для оз. Байкал (Бондаренко, 1997; Евстафьев, Бондаренко, 2002). Десятилетние циклы выявлены в динамике планктона Северного моря и некоторых английских озер, показана тесная связь между этими циклами и солнечной активностью (Southward et al., 1975; Dickson et al., 1975; Dickson, Reid, 1983, *цит. по: Harris, 1986*). Идея о возможном влиянии солнечной активности на многолетнюю динамику характеристик экосистемы Рыбинского водохранилища была предложена Н.П. Смирновым еще в 1970-х годах при анализе стока Волги (Саруханян, Смирнов, 1971), она использовалась в дальнейших исследованиях на водохранилище (Романенко, 1985; Девяткин и др., 1996; Современное состояние..., 1993; Пырина, 2000 *а, б*; Литвинов и др., 2005). Таким образом, Рыбинское водохранилище оказалось одним из наиболее изученных с этой точки зрения и, наряду с Байкалом, упоминается в мировой литературе (Talling, 2002).

Доказано (Логинов, 1992), что определенный вклад в изменчивость погоды и климата вносят внешние по отношению к климатической системе Земли гелиофизические и космические факторы. Имеются данные о влиянии солнечной активности в 11-летних циклах на солнечную постоянную, характеризующую интенсивность солнечной радиации на границе атмосферы (Frölich, 1987, *цит. по: Логинов, 1992*), на верхнюю облачность и на поступление солнечной энергии на Землю (Веретененко, Пудовкин, 1998, 1999). В последние годы получены новые доказательства влияния солнечной активности на климатические процессы (Жеребцов, Коваленко, 2013), однако масштабы этого влияния остаются неясными и спорными.

Таким образом, несмотря на неуклонное повышение температуры воды в течение последних 10–15 лет, общий уровень содержания хлорофилла в водохранилище изменился сравнительно мало. Его подъемы в 2011 и 2013 гг. можно отнести на счет текущего цикла солнечной активности, максимум которого приходился на 2014 г. Нарастанию биомассы синезеленых (хлорофилла) способствовало не только повышение температуры,

но и высокая устойчивость водных масс к перемешиванию, возникающая в результате уменьшения плотности их верхнего слоя в период интенсивного прогрева. Синезеленые, имеющие идеальный механизм регулирования плавучести в зависимости от состояния водной среды, оказались наиболее конкурентноспособными в подобных условиях. Соответственно, изменилась сезонная динамика хлорофилла, в которой стал превалировать летний максимум, обусловленный синезелеными.

Полученные данные указывают на достаточно стабильное состояние и функционирование фитопланктона водохранилища. Смена доминирующих видов может быть рассмотрена как реакция сообщества на изменения в окружающей среде, происходящие под влиянием глобальных факторов. Проведенные исследования подчеркивают важное значение гидрологического режима в жизни водоема, определяющего существование малоподвижных первичных продуцентов, само пребывание которых в толще воды обусловлено ее динамическими свойствами.

Авторы глубоко признательны А.С. Литвинову, А.В. Законновой и И.Э. Степановой за любезно предоставленные данные по содержанию биогенных элементов и температуре воды.

### **6.3. Растительные пигменты в донных отложениях как показатели состояния экосистемы<sup>4</sup>**

Растительные пигменты используют в изучении состояния водных экосистем как показатели структуры и функционирования альгоценозов. Индикаторное значение пигментов обусловлено, прежде всего, непосредственным участием хлорофилла *a* в фотосинтезе, наличием этого пигмента в клетках водорослей всех отделов и повсеместным распространением его активной и деградированной форм. Теоретической основой применения пигментов в качестве индикаторов трофического состояния служит понимание незаменимой роли растительных организмов новообразовании органического вещества и формировании кислородного режима водоема. Широкому внедрению пигментных характеристик в экологические исследования способствуют инструментальные методы их определения, позволяющие избегать субъективных ошибок в оценке их концентрации.

Большинство работ по растительным пигментам выполнены на фитопланктоне с целью мониторинга продуктивности вод. Осадочные пигменты изучают для реконструкции характера многолетней динамики первичной продукции водоема в прошлом (Swain, 1985; Punning, Leeben, 2003; Szymczak-Żyła, Kowalewska, 2009; Reuss et al., 2010). Тесные корреляционные связи осадочных пигментов с органическим веществом и биогенными элементами в донных отложениях являются основой оценки продукционных свойств донного яруса водной экосистемы (Тимофеева, Сигарева, 2004; Сигарева, 2012; Сигарева и др., 2013; Sigareva, Timofeeva, 2011). Необходимость специального исследования пигментов в донных отложениях обусловлена тем, что продукционные свойства водной и донной подсистем

<sup>4</sup> Авторы раздела Л.Е. Сигарева и Н.А. Тимофеева

далеко не всегда связаны между собой линейной зависимостью, о чем свидетельствует отсутствие тесной корреляции между синхронно определяемыми показателями – содержанием хлорофилла в планктоне и грунтах (Сигарева, 2010). Некоторые подходы к использованию осадочных пигментов в мониторинге экологического состояния водохранилищ и озер предложены в работах (Сигарева, 2012; Сигарева, Тимофеева, 2011, 2012; Сигарева и др., 2013; Swain, 1985; Punning, Leeben, 2003).

Первые данные о растительных пигментах в донных отложениях Рыбинского водохранилища были получены для стандартных станций ИБВВ РАН в 1993 г. (Сигарева, Шарапова, 1999). Далее исследования были распространены на все водохранилище с целью изучения закономерностей пространственно-временного распределения осадочных пигментов. В настоящем разделе представлены данные о содержании пигментов в донных отложениях за период с 2008 по 2013 гг.

Распределение растительных пигментов в отложениях Рыбинского водохранилища зависит от структуры грунтового комплекса. Наиболее важное значение в накоплении и сохранении осадочных пигментов имеют абиотические факторы: глубина водной толщи, скорость стоковых течений, интенсивность ветрового волнения, содержание кислорода в придонном слое воды. Сравнительно небольшая средняя глубина водохранилища (5.6 м) при значительной площади водного зеркала (4550 км<sup>2</sup>) в сочетании со сложным рельефом дна служат причиной чрезвычайного разнообразия условий для формирования донных отложений. Средняя мощность отложений увеличивается от 4.7 см в интервале глубин 0–4 м до 71.2 см на глубинах более 14 м и в целом для водохранилища составляет 11.6 см (Законнов, 2002). Средние многолетние темпы осадконакопления (с учетом всей площади при НПУ, включая площади размыва дна) составляют 2.3 мм/год (Законнов, 2007). Неоднородность грунтов согласуется с существенной неоднородностью распределения содержащихся в них компонентов.

**Таблица 6.11.** Средние значения пигментных характеристик верхнего слоя (0–2.5 см) донных отложений на стандартных станциях Рыбинского водохранилища в 2009–2013 гг.

| Показатель                               | 2009     | 2010      | 2011       | 2012       | 2013       |
|--|----------|-----------|------------|------------|------------|
| Хл+Ф, мкг/г*                             | 90.0±9.3 | 93.8±10.9 | 152.0±16.8 | 143.2±18.3 | 144.2±14.9 |
| Хл+Ф, мг/м <sup>2</sup> **               | 22.0±1.9 | 20.2±2.0  | 30.6±3.1   | 30.3±3.1   | 32.1±2.5   |
| Ф, %                                     | 83.5±1.3 | 82.9±1.9  | 77.2±1.6   | 77.4±1.9   | 79.7±1.4   |
| E480/E665                                | 3.25±0.3 | 2.86±0.3  | 2.34±0.2   | 2.23±0.2   | 1.92±0.1   |
| E <sub>480</sub> /(1.7E <sub>665</sub> ) | 2.15±0.2 | 1.88±0.2  | 1.58±0.1   | 1.51±0.1   | 1.29±0.04  |

**Примечание.** \* – сухого грунта, \*\* – в слое сырого грунта толщиной мм, Хл+Ф – хлорофилл вместе с феопигментами, Ф – феопигменты.

Особенность пигментного фонда донных отложений – значительное разрушение пигментов. Хлорофилл *a* в донных отложениях водохранилища представлен в основном продуктами деградации – феопигментами, составляющими около 80% суммарной концентрации (табл. 6.11). Вклад феопигментов в их сумму с хлорофиллом уменьшался по мере возрастания уровня общего содержания пигментов. Соотношение желтых и зеленых пигментов, опреде-

ляемое по индексам, значительно превышает значения, характерные для фитопланктона, поскольку каротиноиды более стабильны, чем хлорофилл *a*.

**Таблица 6.12.** Содержание растительных пигментов в донных отложениях разного типа на акватории Рыбинского водохранилища в разные годы (слой 0–2.5 см).

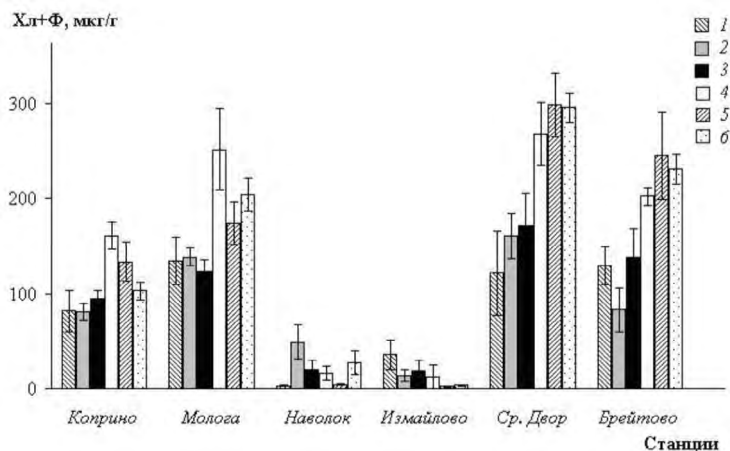
| Тип грунта     | Хлорофилл+феопигменты, мкг/г сухого грунта |            |            |            |            |            |
|----------------|--|------------|------------|------------|------------|------------|
|                | 1996–1998                                  | 2009       | 2010       | 2011       | 2012       | 2013       |
| Песок          | 3.9±2.4                                    | 3.7±3.5    | 1.3±0.3    | 1.7±0.4    | 2.4±0.3    | 2.0±0.5    |
| Илистый песок  | 7.8±1.7                                    | 9.3±1.3    | 8.6±1.0    | 7.0±2.2    | 4.7±1.0    | 5.9±1.1    |
| Торфянистый ил | 37.8±15.3                                  | 20.5±0.0   | 24.3±0.0   | 78.3±35.6  | 6.7±0.0    | –          |
| Песчанистый ил | 100.1±11.4                                 | 60.5±6.9   | 75.7±6.8   | 125.3±32.9 | 142.6±16.7 | 148.7±17.7 |
| Глинистый ил   | 151.9±19.4                                 | 105.8±12.3 | 123.8±18.3 | 198.5±17.1 | 229.2±41.0 | 215.0±16.6 |
| Торфогенный ил | 136.2±17.2                                 | 115.3±14.3 | 136.7±15.8 | 285.1±18.6 | 314.0±28.8 | 245.6±30.2 |

**Примечание.** Прочерк – нет данных.

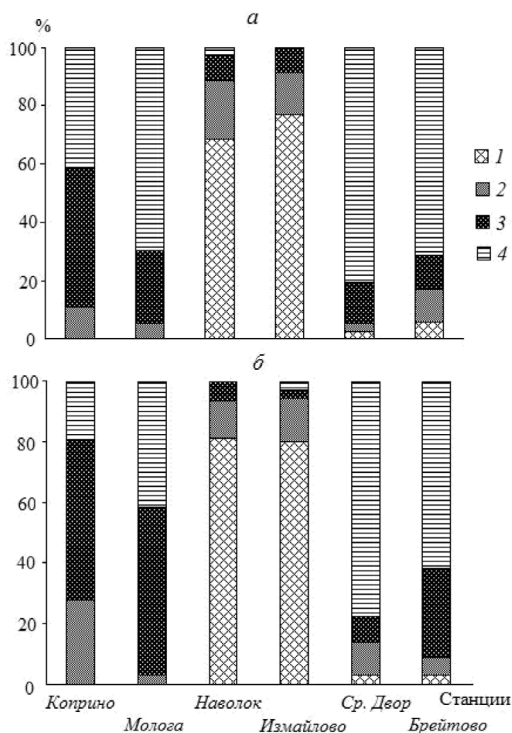
Содержание растительных пигментов в донных отложениях разного типа Рыбинского водохранилища изменялось в широких пределах: от типичных для низкопродуктивных водоемов значений в песках (1.3 мкг/г сухого осадка) до собственных гиперпродуктивных водам в илах (314 мкг/г сухого осадка) (табл. 6.12). Илистый песок обычно содержал в десятки раз меньше пигментов, чем илы. Различия типов илов по содержанию пигментов невелики (в 2–3 раза), исключение составляли торфянистые илы: в одни годы уровень содержания в них пигментов отличался от такового в других типах илов в 1.5–3 раза, в другие – более чем в 20 раз.

Связь концентрации пигментов с типом грунта сохранялась в пространстве и времени. Средние концентрации пигментов в грунтах возрастали в следующей последовательности: песок, илистый песок, торфянистый ил, песчанистый ил, глинистый ил, торфогенный ил (см. табл. 6.12). Согласно градации по содержанию осадочного хлорофилла в сумме с феопигментами (Möller, Sharf, 1986), трофическое состояние песков и илистых песков – олиготрофное. Песчанистый и глинистый илы, как правило, эв- и гипертрофные, торфогенный ил – гипертрофный, торфянистый ил – от олиго- до эвтрофного. Преобладание концентрации пигментов той или иной категории трофии в илах зависит, прежде всего, от первичной продукции фитопланктона. Речные и озеровидные участки водохранилища различались по содержанию пигментов в донных отложениях. На стандартных станциях преобладала концентрация пигментов той категории трофии, которая свойственна доминирующему типу грунта данного участка. В центральных сравнительно неглубоких (6–7 м) участках Главного плеса, подвергающихся размывающему действию волнения (ст. Наволок, Измайлово), преобладали песчаные отложения, здесь наиболее часто встречались концентрации олиготрофной категории (рис. 6.11. и 6.12). Для более глубоких (10–14 м) станций, приуроченных к бывшим руслам рек, характерны торфогенные и глинистые илы (Средний Двор, Брейтово), здесь наблюдали концентрации пигментов гипертрофной категории (70–80%). Русловые донные отложения в речном Волжском плесе менее продуктивны, чем в озеровидном Главном плесе.

На ст. Коприно с отложениями илов песчанистого и глинистого типа к гипертрофной категории относилось только 40% значений.



**Рис. 6.11.** Среднее за безледный период содержание хлорофилла *a* с феопигментами (мкг/г сухого грунта) в верхнем слое донных отложений (0–2.5 см) на шести стандартных станциях Рыбинского водохранилища в 2008–2013 гг. (1–6).



**Рис. 6.12.** Соотношение концентрации пигментов (хлорофилл *a* + феопигменты) различных категорий трофии в донных отложениях на стандартных станциях Рыбинского водохранилища в 2009–2012 гг. Слой: *а* – 0–2.5 см, *б* – 2.5–5 см.; доля пигментов различных категорий: 1 – олиготрофная, 2 – мезотрофная, 3 – эвтрофная и 4 – гипертрофная.

Распределение осадочных растительных пигментов по участкам водохранилища зависит от гидродинамических условий и геоморфологии. Концентрация растительных пигментов в проточных участках речных плесов (ст. Глебово в Волжском плесе, ст. Кабачино в Шекснинском плесе) меньше, чем в донных отложениях приплотинных участков (ст. Волково, Каменники) и пограничных между речными плесами и Главным (ст. Мякса и Любец) (табл. 6.13). Все станции наблюдений в Моложском плесе в 2009–2011 гг. характеризовались относительно низким содержанием пигментов в грунтах (табл. 6.13).

**Таблица 6.13.** Содержание растительных пигментов в верхнем (0–2.5 см) слое донных отложений на основных станциях Рыбинского водохранилища в 2009–2012 годы.

| Станция                | Хлорофилл+феопигменты, мкг/г сухого грунта |            |           |            |
|------------------------|--|------------|-----------|------------|
|                        | 2009                                       | 2010       | 2011      | 2012       |
| Волжский плес          |  |            |           |            |
| Глебово                | 30.2±31.4                                  | 36.3±7.2   | –         | –          |
| Югский залив*          | 91.9±7.4                                   | 64.2±4.2   | 34.0      | 91.3       |
| Каменники*             | 133.2±40.4                                 | 176.1±50.8 | 227.8     | 379.0      |
| Волково                | –  | 171.7±14.2 | –         | –          |
| Главный плес           |  |            |           |            |
| Мякса*                 | 79.3±19.1                                  | 116.0±36.6 | 211.2     | 353.9      |
| Сить*                  | 40.5±13.9                                  | 61.8±16.1  | 115.4     | 121.2      |
| Всехсвятское*          | 195.2±49.6                                 | 195.7±40.6 | 196.6     | 406.9      |
| Ухра*                  | 29.2±23.9                                  | 14.2       | 31.7      | 84.6       |
| Пчелье*                | 22.7±8.8                                   | 33.4±13.9  | 10.1      | 14.2       |
| Ягорба*                | 81.5±16.1                                  | 114.6±19.9 | 114.2     | 162.8      |
| Первомайка*            | 14.2±4.1                                   | 58.7±26.5  | 31.4      | 176.6      |
| Моложский плес         |  |            |           |            |
| Тереха*                | 25.6±8.8                                   | 15.8±5.0   | 33.2      | 17.6       |
| Себла*                 | 7.8±0.9                                    | 17.2±5.6   | 3.2       | 165.7      |
| Ламь*                  | 27.4±3.2                                   | 17.9±4.0   | 25.6      | 29.4       |
| Противье*              | 12.9±4.2                                   | 28.6±12.5  | 36.1      | 110.1      |
| Шекснинский плес       |  |            |           |            |
| Любец                  | 87.2±0.9                                   | 135.9±24.1 | 211.2     | –          |
| Мелководье у Любца     | 13.3±2.6                                   | 18.5±4.8   | 193.5     | –          |
| Торово                 | –  | 149.0      | –         | –          |
| Ваганиха               | 76.6±25.7                                  | 33.4       | –         | –          |
| Торово                 | 42.2±56.3                                  | 51.5       | –         | –          |
| Кошта                  | 64.0±6.1                                   | 27.3±14.6  | –         | –          |
| Кабачино               | 39.5±0.9                                   | 49.8       | –         | –          |
| Среднее арифметическое |  |            |           |            |
| Среднее (все станции)  | 55.7±10.5                                  | 72.2±12.7  | 98.3±22.3 | 162.6±37.5 |
| Среднее для станции)   | 58.6±15.5                                  | 70.3±17.2  | 82.3±22.6 | 162.6±37.5 |

**Примечание.** \* – станции обследованы во все годы, приведено среднее его ошибкой, прочерк – отсутствие данных, описание станций – см. главу 1.

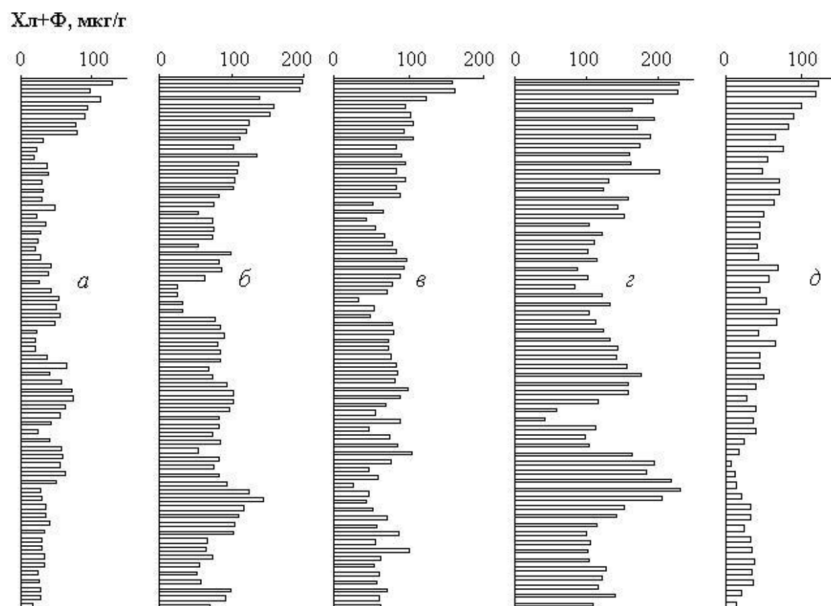


Отражением динамики во времени можно считать различие концентрации пигментов в верхнем и нижележащем слоях отложений. Их сравнение показало, что наибольший вклад высоких значений содержания пигментов характерен для поверхностного слоя (рис. 6.12). Ранее показано, что концентрация пигментов в слое 0–2.5 см в 1.5–1.7 раза выше, чем в слое 2.5–5 см (Сigareва, Тимофеева, 2011). Различия между станциями по концентрации пигментов в слое 2.5–5 см аналогичны таковым в верхнем слое.

Другой показатель изменения содержания пигментов во времени – многолетняя динамика их концентрации в верхнем слое от станции к станции (рис. 6.11). В песчаных грунтах (ст. Наволок, Измайлово), обедненных органическим веществом и растительными пигментами, закономерных изменений во времени не выявлено. Наиболее четко многолетние изменения прослеживались на участках с илистыми отложениями. Средние за безледный период концентрации пигментов на ст. Коприно, Молога, Средний Двор, Брейтово возрастали в последние годы наблюдений (2011–2013 гг.). Экстремальный по температурному режиму 2010 г. с необычно жарким летом не выделялся, как ожидалось, повышенным уровнем содержания пигментов (Сigareва, Тимофеева, 2012). Запоздывание ожидаемых изменений в пигментном фоне характеризовало, очевидно, эффект последствия температурного фактора. Сравнение с данными, полученными на станциях маршрутных наблюдений, подтверждает наше заключение о том, что наиболее заметное увеличение концентрации пигментов происходит в годы, следующие за аномальным (табл. 6.13).

Уровень концентрации пигментов в 2011–2013 гг. сопоставим с высокими величинами, отмеченными в начале 1990-х годов (Сigareва, Тимофеева, 2011). Подобная тенденция прослежена в многолетней динамике концентрации хлорофилла фитопланктона (Пырина и др., 2006; раздел 6.2, наст. кн.). Полученные данные дают основание считать, что динамика накопления пигментов в верхнем слое отложений характеризуется чередованием периодов с высокими и низкими значениями, то есть для нее свойственны квазициклические колебания. Об этом же свидетельствует вертикальное распределение пигментов в толще донных отложений, сформировавшихся в течение почти 70 лет с начала заполнения водохранилища (1941 г.) по 2009 г. (рис. 6.13).

Роль фитопланктона в формировании продукционных характеристик донных отложений неоднозначна и в значительной мере зависит от условий, влияющих на седиментацию взвеси и осадконакопление. В местах отложения песчаных наносов вклад планктонных водорослей минимален, а на участках с накоплением илов, напротив, достигает максимальной величины (Сigareва, 2010; Сigareва, Тимофеева, 2011). В целом, концентрация хлорофилла в среднегодовом слое донных отложений всего водоема, пересчитанная на углерод условной биомассы водорослей, составляет около 1% среднегодовой первичной продукции фитопланктона. Полученная величина свидетельствует о достаточно эффективном использовании первичной продукции в трофической сети экосистемы водохранилища.



**Рис. 6.13.** Вертикальные профили концентрации растительных пигментов в донных отложениях, накопленных в Рыбинском водохранилище за период 1941–2009 гг. (по: Сигарева и др., 2013). По оси абсцисс – хлорофилл *a* в сумме с феопигментами, мкг/г сухого грунта; по оси ординат – слои кернов. Станции: *а* – Коприно, *б* – Молога, *в* – Брейтово, *г* – Средний Двор, *д* – Кошта.

**Таблица 6.14.** Среднее для Рыбинского водохранилища содержание осадочных растительных пигментов, рассчитанное с учетом площади грунтов разного типа, в слое 0–2.5 см в 2009–2013 гг.

| Показатель    | 2009     | 2010     | 2011      | 2012      | 2013      |
|---------------|----------|----------|-----------|-----------|-----------|
| Хл+Ф, мкг/г*  | 26.6±7.6 | 29.8±8.3 | 50.4±12.3 | 50.3±13.9 | 51.3±11.4 |
| Хл+Ф, мг/м²** | 10.8±2.7 | 10.4±3.8 | 14.6±2.8  | 13.7±1.3  | 15.1±2.0  |

**Примечание.** \* – сухого грунта, \*\* – в слое сырого грунта толщиной 1 мм. Площадь, занятую различными типами грунтов, принимали по (Законнов, 1995).

В 2009–2013 гг. средневзвешенная концентрация осадочных пигментов, рассчитанная с учетом площади грунтов разного типа, изменялась от 11 до 15 мг/(м² мм сырого грунта) или от 27 до 51 мкг/г сухого грунта (табл. 6.14). Следовательно, на современном этапе существования трофического состояния донных отложений водохранилища остается в пределах мезотрофного статуса, но имеет тенденцию возрастания и приближения к его верхней границе, обозначенной в работе (Möller, Scharf, 1986) как 60 мкг/г сухого грунта. Показателем выявленного возрастания трофности является увеличение концентрации пигментов в илах к настоящему времени (см. табл. 6.12). В условиях наступившей стабилизации грунтового комплекса (Законнов, 2007), на продуктивность донного яруса экосистемы Рыбинского водохранилища, по-видимому, возросло влияние биотических факторов, прежде всего, первичной продукции фитопланктона.

## Глава 7. Первичная продукция

### 7.1. Первичная продукция фитопланктона<sup>1</sup>

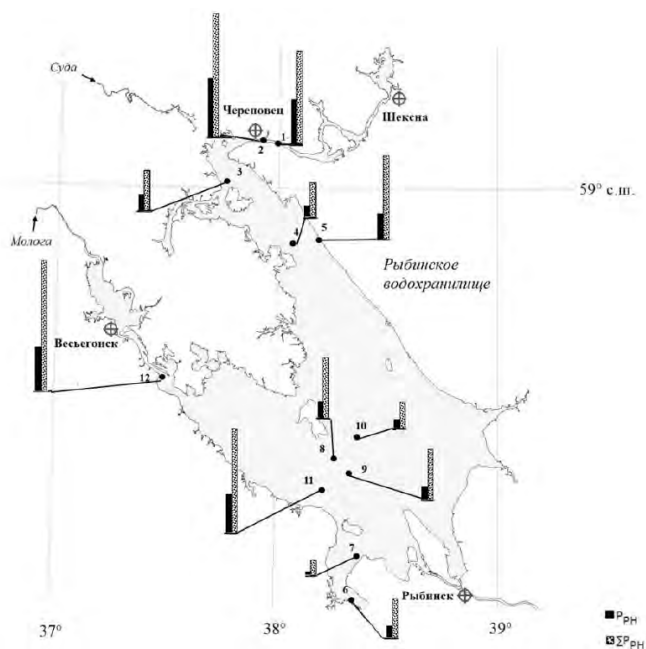
В XX в. определение первичной продукции фитопланктона (ППФ) непрерывно проводили с 1964 по 1995 г. с использованием радиоуглеродного и кислородного методов (Рыбинское водохранилище..., 1972; Романенко, 1985; Копылов, Косолапов, 2008; Минеева, 2009). В результате было установлено, что из четырех плесов водохранилища наиболее продуктивными являлись Волжский и Шекснинский, в сезонной динамике первичной продукции фитопланктона зарегистрировано два хорошо выраженных пика развития: весенний, связанный с развитием диатомовых водорослей, и летний, обусловленный развитием цианобактерий. Кроме того, анализ многолетней ППФ выявил тенденцию к росту продуктивности водохранилища в данный период при существенных колебаниях ее средневегетационных значений. В XXI в. ППФ исследовали в 2005–2014 гг.

**Распределение ППФ по акватории водохранилища.** В августе 2007 г. при температуре поверхностного слоя воды 22.2–24.1°C распределение ППФ в единице объема воды ( $P_{PH}$ ) и под единицей площади ( $\sum P_{PH}$ ) по акватории водохранилища было очень неравномерно. Значения показателей варьировали от 69 мг C/(м<sup>3</sup>×сут) и 290 мг C/(м<sup>2</sup>×сут) (Главный плес) до 1162 мг C/(м<sup>3</sup>×сут) и 2440 мг C/(м<sup>2</sup>×сут) (Шекснинский плес вблизи г. Череповца) (рис. 7.1). Однако на остальной акватории Шекснинского плеса величины  $P_{PH}$  и  $\sum P_{PH}$  были существенно ниже. Высокая первичная продукция фитопланктона, сравнимая с таковой в районе г. Череповца, наблюдалась в Моложском плесе, значительно меньше подверженном антропогенному воздействию. В акватории водохранилища, занимаемой Главным и Волжским плесами, максимальные значения  $P_{PH}$  и  $\sum P_{PH}$  (512 мг C/(м<sup>3</sup>×сут) и 1667 мг C/(м<sup>2</sup>×сут)) зарегистрированы в северной части Волжского плеса (ст. Молога). В среднем для 12-ти глубоководных станций значения  $P_{PH}$  составили 480±102 мг C/(м<sup>3</sup>×сут), а  $\sum P_{PH}$  1321±224 мг C/(м<sup>2</sup>×сут).

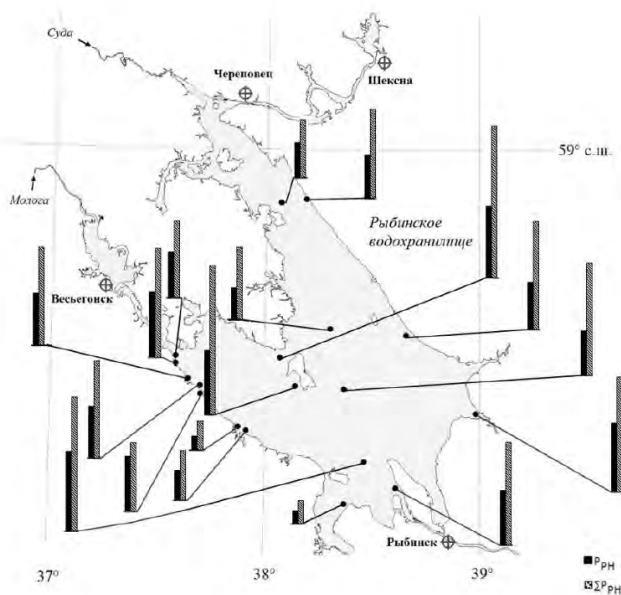
В июле 2012 г. при температуре поверхности воды 20.4–21.6°C,  $P_{PH}$  и  $\sum P_{PH}$  варьировали по акватории водохранилища в меньшей степени по сравнению с отмеченным в 2007 г.: 153–973 мг C/(м<sup>3</sup>×сут) и 289–1850 мг C/(м<sup>2</sup>×сут) (рис. 7.2). Наиболее высокие значения обнаружены в северной части Волжского плеса (ст. Молога) и в Главном плесе (ст. Центральный мыс).

На участках водохранилища, прилегающих к устьям рек Сить, Ламь, Тереха и Ухра, ППФ варьировала в пределах 366–832 (в среднем 665±11) мг C/(м<sup>3</sup>×сут) и 615–1398 (в среднем 1048±190) мг C/(м<sup>2</sup>×сут). Она достигала максимальных значений вблизи устья р. Ухра. Для 18 глубоководных станций средние величины  $P_{PH}$  и  $\sum P_{PH}$  составили 584±53 мг C/(м<sup>3</sup>×сут) и 1114±105 мг C/(м<sup>2</sup>×сут), соответственно.

<sup>1</sup> Авторы раздела А.И. Копылов, Т.С. Масленникова и Д.Б. Косолапов



**Рис. 7.1.** Распределение первичной продукции фитопланктона в единице объема воды ( $P_{RH}$ , мг  $C/(m^3 \times \text{сут})$ ) и под единицей площади ( $\Sigma P_{RH}$ , мг  $C/(m^2 \times \text{сут})$ ) по акватории Рыбинского водохранилища в августе 2007 г.



**Рис. 7.2.** Распределение первичной продукции фитопланктона в единице объема воды ( $P_{RH}$ , мг  $C/(m^3 \times \text{сут})$ ) и под единицей площади ( $\Sigma P_{RH}$ , мг  $C/(m^2 \times \text{сут})$ ) по акватории Рыбинского водохранилища в июле 2012 г.

Сравнение средних для плесов значений  $P_{\text{рн}}$ , полученных летом 2001, 2005, 2007 гг., показало, что в Главном плесе они заметно ниже, чем в других плесах (табл. 7.1). В 2001 г. и 2005 г. речных Шекснинском, Моложском и Волжском плесах величина ППФ оказалась сопоставима. В 2007 г. средняя величина  $P_{\text{рн}}$  в Моложском плесе превышала таковые в других плесах. В 2012 г. существенных различий ППФ между плесами водохранилища не наблюдалось.

**Таблица 7.1.** Средние значения первичной продукции фитопланктона в единице объема воды ( $P_{\text{рн}}$ , мг  $\text{C}/(\text{м}^3 \times \text{сут})$ ) в плесах Рыбинского водохранилища в разные годы.

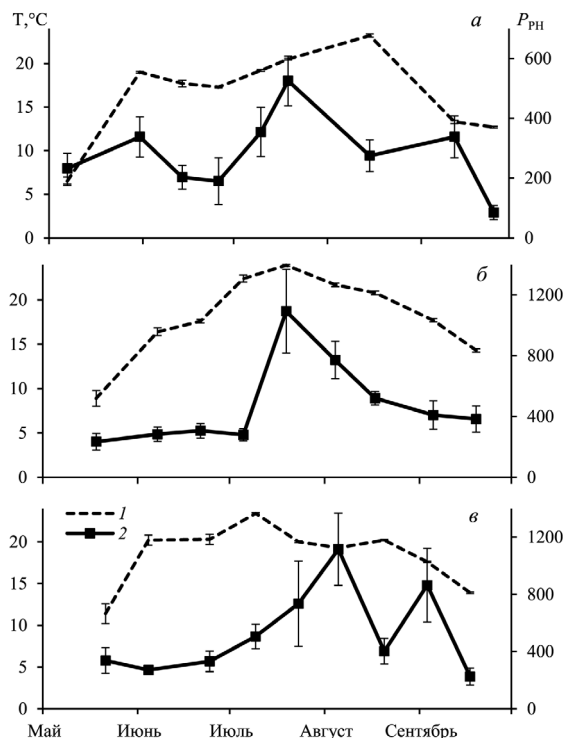
| Дата          | Плес        |           |         |          |
|---------------|-------------|-----------|---------|----------|
|               | Шекснинский | Моложский | Главный | Волжский |
| 26–30.06.2001 | 84–280      | 117–366   | 52–148  | 135–312  |
|               | 176±56      | 205 ± 81  | 98±17   | 197±58   |
| 20–30.07.2005 | 171–534     | 402–482   | 98–487  | 411–955  |
|               | 409±119     | 431±25    | 386±39  | 633      |
| 12–16.08.2007 | 213–1162    | 755–882   | 69–325  | 230–512  |
|               | 643±226     | 818       | 202±55  | 371      |
| 17–19.07.2012 | 424–628     | 559–628   | 173–881 | 153–973  |
|               | 522±59      | 604±22    | 555±106 | 595±239  |

**Примечание.** Над чертой пределы значений, под чертой – среднее с его ошибкой.

**Сезонная динамика ППФ.** В период 2007–2013 гг. наблюдали изменения в сезонной динамике ППФ. Так, в 2007 г. динамика характеризовалась фазами, типичными для водохранилища: в течение мая увеличение ППФ, небольшой весенний пик, в июне снижение (фаза “чистой воды”), во второй половине июля летний максимум с последующим существенным уменьшением, увеличение ранней осенью и резкое снижение в конце сентября–октябре (рис. 7.3 а). В 2011 г., по-видимому, из-за аномально жаркого лета 2010 г., с середины мая по июль происходил непрерывный рост ППФ, которая достигла сезонного максимума в конце июля. Последующее снижение ППФ было слабее, чем в 2007 г. (рис. 7.3 б). В 2013 г. восстановился обычный сезонный ход ППФ, в то же время летний максимум сместился на первую половину августа, а раннеосенний пик ППФ был лишь немного (в 1.3 раза) ниже летнего (рис 7.3 в). Как и в 2007 г., весенний пик развития фитопланктона был значительно ниже летнего максимума. Выявлены достоверные положительные корреляции между температурой воды и ППФ, которые регистрировали ежегодно. Для  $P_{\text{рн}}$  коэффициент корреляции составил 0.48–0.66,  $p = 0.05$ , для  $\sum P_{\text{рн}} - 0.55...0.69$ ,  $p = 0.05$ . Максимальная сила связи в обоих случаях отмечена летом 2011 г. Таким образом, сезонная динамика ППФ в современный период отличалась от наблюдавшейся ранее тем, что весенний пик фотосинтеза фитопланктона был значительно меньше летнего или отсутствовал, значительно чаще высокие значения ППФ регистрировали в начале осени (в сентябре).

За вегетационный период (184 сут) фитопланктон синтезировал от 43689 мг  $\text{C}/\text{м}^3$  в 2007 г. до 79972 мг  $\text{C}/\text{м}^3$  в 2013 г. Вклад ППФ в эту величину составил ежемесячно (в мае, июне, июле, августе, сентябре и октябре) в 2007 г. 20, 14, 31, 20, 14 и 1%, а в 2013 г. – 13, 11, 24, 30, 20 и 2%, соответ-

ственно. Несмотря на некоторые различия сезонной динамики, в оба года основной вклад в формирование ППФ за вегетационный период вносила первичная продукция, синтезированная водорослями и цианобактериями в июле–августе (51–54%).



**Рис. 7.3.** Сезонная динамика температуры воды и первичной продукции фитопланктона в Рыбинском водохранилище. а – 2007, б – 2011, в – 2013 гг.; 1 – температура ( $T, ^\circ\text{C}$ ), 2 – продукция ( $P_{\text{ПН}}, \text{мг C}/(\text{м}^3 \times \text{сут})$ ).

**Межгодовые вариации ППФ.** Многолетние колебания биомассы и продукции фитопланктона зависят как от изменений абиотических факторов (солнечная активность, температура воды, содержание питательных веществ), так и от выедания фитопланктона простейшими и многоклеточным зоопланктоном, а также гибели водорослей и цианобактерий в результате вирусного лизиса.

Изменение ППФ год от года исследовали в 2005–2014 гг. на шести глубоководных станциях (стандартные станции), расположенных в Волжском и Главном плесах водохранилища. В 2014 г. наблюдения были ограничены периодом июнь–август, поэтому для расчета средней за вегетационный период ППФ использовали данные, полученные в мае и сентябре–октябре 2013 г. В 2014 г. ППФ определяли только в июне–сентябре, для расчета средней за вегетационный период ППФ использовали данные, полученные в мае и октябре 2013 г. В течение десяти лет минимальные и максимальные значения  $P_{\text{ПН}}$  различались в 4 раза,  $\sum P_{\text{ПН}}$  – более чем в 2 раза (табл. 7.2).

**Таблица 7.2.** Многолетние изменения средней за вегетационный период суточной первичной продукции фитопланктона в единице объема воды ( $P_{PH}$ ) и под единицей площади водохранилища ( $\sum P_{PH}$ ) в 2005–2014 гг.

| Год  | $P_{PH}$ , мг C/(м <sup>3</sup> ×сут) |                  | $\sum P_{PH}$ , мг C/(м <sup>2</sup> ×сут) |                  |
|------|---------------------------------------|------------------|--|------------------|
|      | Минимум – максимум                    | Среднее ± ошибка | Минимум – максимум                         | Среднее ± ошибка |
| 2005 | 13–955                                | 225±38           | 59–2005                                    | 588±100          |
| 2006 | 1–832                                 | 192±28           | 4–2095                                     | 564±82           |
| 2007 | 2–736                                 | 256±46           | 5–2205                                     | 808±160          |
| 2008 | 2–559                                 | 122±10           | 11–1762                                    | 408±122          |
| 2009 | 1–763                                 | 207±51           | 4–1911                                     | 554±118          |
| 2010 | 9–1667                                | 360±97           | 10–5249                                    | 859±242          |
| 2011 | 49–2056                               | 495±95           | 93–3058                                    | 936±170          |
| 2012 | 14–1476                               | 419±84           | 45–2789                                    | 883±84           |
| 2013 | 14–2208                               | 485±61           | 24–3246                                    | 834±88           |
| 2014 | 14–1093                               | 397±44           | 24–2834                                    | 803±102          |

**Влияние абиотических факторов.** В Рыбинском водохранилище в 2005–2014 гг. средние за вегетационный период значения температуры поверхностного горизонта воды колебались в пределах 16.4–18.8°C. Суммарная интегральная солнечная радиация ( $RS$ ), поступающая на поверхность водохранилища за пять месяцев (сумма май–сентябрь), в 2005–2010 гг. составила 2288–2718 МДж/м<sup>2</sup> (мст. Кострома) (см. главу 2). В 2005–2013 гг. содержание в воде общего азота варьировало в пределах 0.70–1.32 мг N/л, общего фосфора – 40–76 мкг P/л (Степанова и др., 2013). Между ППФ и температурой воды обнаружена достоверная положительная корреляционная зависимость. Умеренная положительная связь ППФ наблюдалась также с суммарной солнечной радиацией и концентрацией в воде биогенных элементов (табл. 7.3).

В 2005–2011 гг. по данным И.Л. Пыриной среднее за вегетационный период содержание хлорофилла  $a$  в слое воды 0–2 м колебалось от 7.8±0.8 мкг/л (2008 г.) до 24.3±2.5 мкг/л (2011 г.) (Лазарева и др., 2013). В эти годы величина  $P_{PH}$  положительно коррелировала с концентрацией хлорофилла ( $r = 0.94$ ,  $p < 0.05$ ).

**Таблица 7.3.** Коэффициенты корреляции ( $p < 0.05$ ) между абиотическими факторами и первичной продукцией фитопланктона в единице объема воды ( $P_{PH}$ , мг C/(м<sup>3</sup> × сут) и под единицей площади ( $\sum P_{PH}$ , мг C/(м<sup>2</sup> × сут) в Рыбинском водохранилище.

| Фактор           | Коэффициент корреляции |               |
|------------------|------------------------|---------------|
|                  | $P_{PH}$               | $\sum P_{PH}$ |
| T°C              | 0.74                   | 0.78          |
| RS               | 0.54                   | 0.52          |
| N <sub>общ</sub> | 0.41                   | 0.58          |
| P <sub>общ</sub> | 0.40                   | 0.49          |

**Примечание.** T°C – температура воды у поверхности; RS – суммарная солнечная радиация за май–сентябрь, МДж/м<sup>2</sup>; N<sub>общ</sub> – содержание в воде общего азота, мг N/л; P<sub>общ</sub> – содержание в воде общего фосфора, мкг P/л.

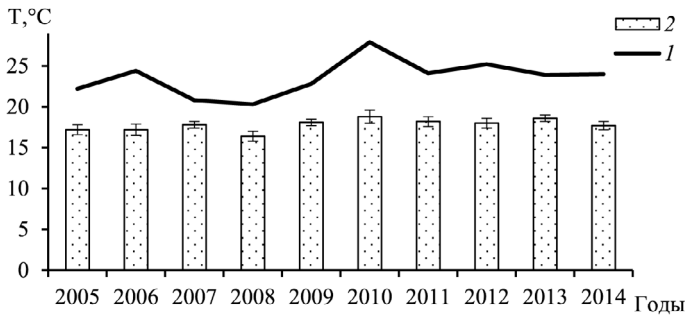
Значительное влияние на уровень и характер многолетней динамики ППФ оказало аномально жаркое лето 2010 г., когда температура воды в открытой части водохранилища достигала 27.9°C (рис. 7.4). Высокая солнечная активность и температура воды способствовали более интенсивному фотосинтезу фитопланктона. Летом 2010 г.  $\sum P_{PH}$  достигла значения (>5000 мг С/(м<sup>2</sup>×сут)), максимального для всего периода наблюдений (табл. 7.2). Аномальная климатическая ситуация этого года, по-видимому, повлияла на развитие фитопланктона в последующем. Так, в 2011 г. наблюдали раннее (с июня) “цветение” воды цианобактериями. Существенный прирост биомассы фитопланктона (в том числе цианобактерий) в 2010 г. был одной из причин более высокой ППФ в 2011–2012 гг. (табл. 7.2). После 2010 г. зарегистрировано снижение прозрачности воды водохранилища, что отчасти связано с развитием фитопланктона (рис. 7.5).

Сравнение значений  $\sum P_{PH}$ , полученных летом при наиболее высокой температуре воды в разные годы (2009 г. 18.9–22.8°C, в среднем 20.5±0.3°C и 2010 г. 19.2–27.9°C, в среднем 24.5±0.7°C), показало, что в разных участках водохранилища отклик фитопланктона на резкое повышение температуры воды (в среднем на 4.0°C) существенно различался (рис. 7.6). В 2010 г. в Волжском плесе (ст. Коприно и Молога) величина  $\sum P_{PH}$  в 2.5–3 раза превышала таковую в 2009 г., то в Главном плесе это превышение было заметно меньше (в 1.4–1.7 раза), а на некоторых участках его не наблюдали. В целом, в 2010 г. на акватории обоих плесов водохранилища средние для периода высокой температуры воды величины  $P_{PH}$  и  $\sum P_{PH}$  в 1.7 раза превысили таковые 2009 г.

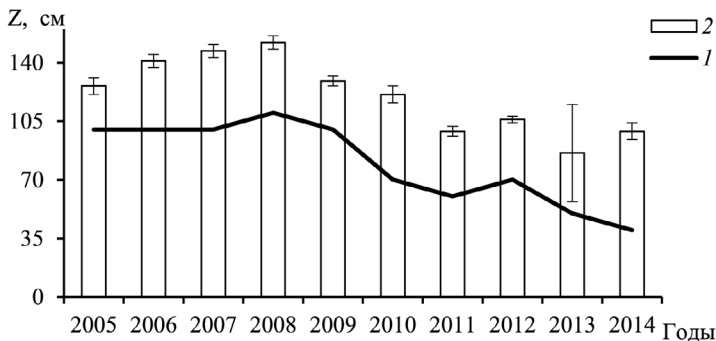
Различное влияние повышения летней температуры воды на скорость фотосинтеза фитопланктона в водах Волжского и Главного плесов водохранилища, возможно, связано с разным соотношением биомассы видов фитопланктона с отличающимся температурным оптимумом развития. Повышение температуры позитивно влияет на скорость роста теплолюбивых видов, а у холодолюбивых, напротив, может вызвать температурный шок. Для колонизальных цианобактерий оптимальная температура роста и фотосинтеза превышает 25°C (Sigee, 2005; Reynolds, 2006). Брукс и Карей (Brookes, Carey, 2011) показали, что повышение температуры в большей степени увеличивает скорость роста цианобактерий (уровень “цветения” воды цианобактериями) в загрязненных водоемах, богатых биогенными элементами и органическим веществом, и в меньшей степени сказывается на росте цианобактерий в относительно чистых водоемах. Данный факт может служить объяснением тому, что ППФ увеличивалась сильнее в Волжском плесе, более богатом питательными для фитопланктона соединениями. В волжской водной массе концентрация азота и фосфора значительно выше, чем в других плесах водохранилища (см. главу 3).

В Рыбинском водохранилище воздействие на ППФ повышенной температуры воды оказалось менее выраженным, чем в более загрязненных, эвтрофных Горьковском (озерная часть) и Чебоксарском водохранилищах. В июле 2010 г. в Горьковском водохранилище температура воды достигала 33.0°C, а в Чебоксарском – 29.0°C. Средние значения  $P_{PH}$  и  $\sum P_{PH}$  были выше таковых в Рыбинском водохранилище в 3 и 2 раза соответственно (Копылов и др., 2012).

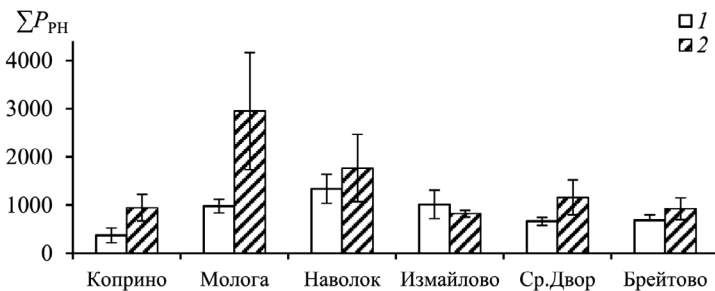




**Рис. 7.4.** Максимальная (1) и средняя за период вторая половина мая–первая половина сентября (2) температура (T) воды у поверхности Рыбинского водохранилища в 2005–2014 гг.



**Рис. 7.5.** Минимальная (1) и средняя за период вторая половина мая–первая половина сентября (2) прозрачность (Z) воды в Рыбинском водохранилище в 2005–2014 гг.



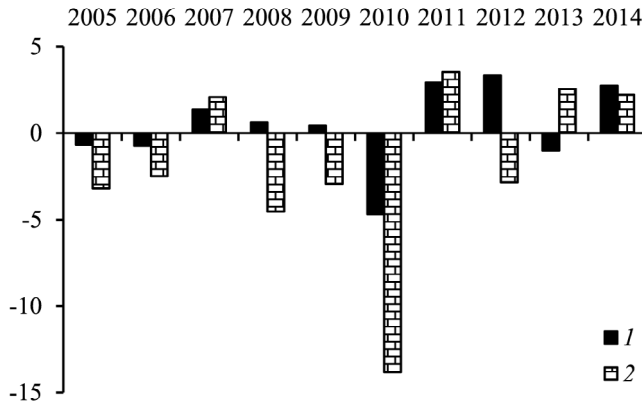
**Рис. 7.6.** Интегральная первичная продукция фитопланктона ( $\Sigma P_{\text{РН}}$ ,  $\text{мг С}/(\text{м}^2 \times \text{сут})$ ), средняя для летнего периода высокой температуры воды, в Рыбинском водохранилище в 2009 (1) и 2010 гг. (2) (стандартные станции).

В европейских гидробиологических исследованиях при анализе связи многолетней изменчивости климатических и погодных условий с динамикой структурно-функциональных характеристик биологических сообществ, в том числе фитопланктона, водных экосистем северной Европы широко используют индекс Северо-Атлантического колебания (*NAO* – North Atlantic Oscillation) (Лазарева, 2010; Лазарева, Соколова, 2013; Лазарева и др., 2013;

Straile, Adrian, 2000; Weyhenmeyer et al., 2002). Индекс NAO характеризует разницу приземного атмосферного давления в двух центрах действия атмосферы – Исландском минимуме и Азорском максимуме. При положительных значениях индекса преобладают сильные западные ветры, несущие теплый и влажный атлантический воздух на север Европейского континента. В результате зимы становятся мягче, а количество осадков увеличивается. Напротив, в периоды отрицательных значений индекса наблюдают похолодание и уменьшение количества осадков. Чередование положительных и отрицательных фаз NAO определяет температуру и интенсивность конвективного перемешивания воды, ледовый режим водоемов и термическую структуру в летний период. Считают (Adrian et al., 2009; Straile, Adrian, 2000), что зимний NAO позволяет прогнозировать долговременные тренды биотических характеристик водных экосистем, поскольку влияет на особенности климата в северных регионах зимой и ранней весной, когда формируются стартовые условия развития короткоциклового популяций пресноводного планктона. Положительная корреляция биомассы планктона и бентоса с индексом NAO характерна для большого количества европейских озер (Straile, Adrian, 2000). Потепление климата в северной Евразии хорошо согласуется с динамикой индекса NAO (Straile, Adrian, 2000).

В XX в. (1965–1995 гг.) скорость фотосинтеза фитопланктона в водохранилище была положительно связана с климатическим индексом NAO. Коэффициент корреляции между  $P_{\text{PH}}$  и средним годовым индексом NAO ( $r = 0.39$ ,  $p < 0.05$ ) был выше, чем между  $P_{\text{PH}}$  и средним индексом за четыре месяца (январь–апрель) ( $r = 0.27$ ,  $p < 0.05$ ). По результатам анализа этой связи в новом веке (2005–2014 гг.) не выявлено достоверной корреляции между ППФ и NAO. Причиной, разрушившей положительную зависимость между этими параметрами, вероятно, послужило аномальное климатическое событие летом 2010 г. В этом году индекс NAO опустился до рекордно низкого значения ( $-13.8$ ) (рис. 7.7). Однако летом, благодаря африканскому антициклону, который в течение двух месяцев находился над европейской частью России, наблюдалась аномально жаркая и солнечная погода, что вызвало интенсивное развитие фитопланктона в водохранилище. Тогда как, в соответствии с отрицательным индексом NAO, более вероятной могла быть холодная погода. Если исключить из расчета данные аномального 2010 г., средневегетационные  $P_{\text{PH}}$  и  $\sum P_{\text{PH}}$  положительно коррелировали с индексами NAO (табл. 7.4). Причем, как и ранее, более сильная связь отмечена с годовым индексом.

В течение всего периода наблюдений ППФ в водохранилище варьировала от 74 мг C/(м<sup>3</sup>×сут) (1980 г.) до 495–498 мг C/(м<sup>3</sup>×сут) (2011 и 1973 гг. соответственно) (табл. 7.5). В ряду многолетних данных выделены периоды, в конце которых резко (в 1.7–3.9 раза) возрастала  $P_{\text{PH}}$ . Индекс NAO в заключительный год каждого периода был положительным, за исключением 2010 г. За 49 лет (1965–2014 гг.) на фоне существующей периодичности колебаний уровня ППФ средневегетационная  $P_{\text{PH}}$  увеличилась в 2 раза. Таким образом, в начале XXI в. эвтрофирование водохранилища происходило с большей скоростью, чем во второй половине прошлого века. Согласно классификации (Бульон, 1994), по уровню первичной продукции фитопланктона в настоящее время Рыбинское водохранилище относится к эвтрофным водоемам.



**Рис. 7.7.** Динамика индекса  $NAO$  в 2005 – 2014 гг. 1 – средний индекс за январь–апрель, 2 – то же за год.

**Таблица 7.4.** Коэффициенты корреляции ( $p < 0.05$ ) между индексом  $NAO$  и первичной продукцией фитопланктона в единице объема воды ( $P_{PH}$ ) и под единицей площади ( $\sum P_{PH}$ ) в Рыбинском водохранилище в 2005–2014 гг. (без 2010 г.).

| Индекс     | $P_{PH}$ , мг C/(м <sup>3</sup> ×сут) | $\sum P_{PH}$ , мг C/(м <sup>2</sup> ×сут) |
|------------|---------------------------------------|--|
| $NAO_4$    | 0.46                                  | 0.58                                       |
| $NAO_{12}$ | 0.75                                  | 0.79                                       |

**Примечание.**  $NAO_4$  – среднее за четыре месяца (январь–апрель),  $NAO_{12}$  – среднее за год.

**Таблица 7.5.** Первичная продукция фитопланктона ( $P_{PH}$ , мг C/(м<sup>3</sup>×сут) в Рыбинском водохранилище в разные годы.

| Годы      | Минимум–максимум | Среднее±ошибка |
|-----------|------------------|----------------|
| 1964–1973 | 104–498          | 216±38         |
| 1974–1981 | 74–264           | 125±21         |
| 1982–1989 | 98–301           | 188±29         |
| 1990–1995 | 161–327          | 260±23         |
| 2005–2010 | 122–360          | 227±32         |
| 2011–2014 | 397–495          | 444±24         |

Таким образом, в начале XXI в. в сезонной динамике функционирования фитопланктона произошли существенные изменения по сравнению со второй половиной XX в. Весенний максимум ППФ стал значительно ниже летнего, а ранней осенью ППФ существенно увеличилась. В период исследования ППФ в большей степени коррелировала с температурой воды, чем с солнечной радиацией и содержанием в воде биогенных элементов. Аномально жаркое лето 2010 г., сопровождалось резким повышением температуры воды в водохранилище, что оказало большое влияние на скорость фотосинтеза и многолетнюю динамику ППФ, нарушив положительную связь между ее средневегетационной величиной и индексом Северо-Атлантического колебания ( $NAO$ ). Полученные результаты свидетельствуют о том, что в современный период увеличился темп процесса эвтрофирования водохранилища.

## 7.2. Продуктивность растительного покрова<sup>2</sup>

Данные о продуктивности растительного покрова Рыбинского водохранилища в 2003 и 2009 гг. приведены в работе (Папченков, 2013). В 2003 г. более половины всех запасов макрофитов (53.4%) находилось в пределах Главного плеса, в Шекснинском – 21.1%, в Волжском – 15.0%, в Моложском – 10.5% (табл. 7.6). Запасы доминирующих в этом году манника большого и тростника южного составили 42.5 и 37.0%, соответственно, в основном они были в Главном плесе (58.6 и 54.3% соответственно). Запасы занимающего третью позицию камыша озерного (40%) самыми большими были в Волжском плесе.

В 2009 г. Главный плес по запасам биомассы макрофитов также занимал лидирующую позицию, но их доля была существенно ниже (42.1%), чем в 2003 г. В Шекснинском плесе она составляла 26.6%, в Волжском – 17.8%, в Моложском – 13.5% (табл. 7.7). Основными продуцентами на водохранилище в этот год были манник большой (25.7%), тростник южный (16.5%), основные запасы которых отмечены в Главном плесе, а также рдест пронзеннолистный (15.8%) и камыш озерный (15.1%), распределение биомассы которых по плесам имело менее контрастный характер.

**Таблица 7.6.** Запасы надземной биомассы макрофитов Рыбинского водохранилища в 2003 г., тыс. т.

| Экотип<br>и вид растений | Плеса    |      |      |           |      |      |             |      |      |         |       |       |
|--------------------------|----------|------|------|-----------|------|------|-------------|------|------|---------|-------|-------|
|                          | Волжский |      |      | Моложский |      |      | Шекснинский |      |      | Главный |       |       |
|                          | сыр      | сух  | ОВ   | сыр       | сух  | ОВ   | сыр         | сух  | ОВ   | сыр     | сух   | ОВ    |
| Гидрофиты                | 2.23     | 0.24 | 0.20 | 1.60      | 0.19 | 0.16 | 3.52        | 0.37 | 0.30 | 6.38    | 0.66  | 0.54  |
| Горец земноводный        | 0.24     | 0.04 | 0.04 | 0.35      | 0.06 | 0.06 | 0.33        | 0.06 | 0.05 | 0.51    | 0.09  | 0.08  |
| Рдест злаковый           | 0.00     | 0.00 | 0.00 | 0.05      | 0.00 | 0.00 | 0.62        | 0.05 | 0.04 | 1.49    | 0.12  | 0.10  |
| Рдест пронзеннолистный   | 1.17     | 0.13 | 0.10 | 0.88      | 0.10 | 0.07 | 1.62        | 0.18 | 0.14 | 3.01    | 0.32  | 0.26  |
| Рдест гребенчатый        | 0.06     | 0.01 | 0.01 | 0.05      | 0.01 | 0.01 | 0.16        | 0.02 | 0.02 | 0.24    | 0.03  | 0.02  |
| Рдест блестящий          | 0.19     | 0.02 | 0.01 | 0.10      | 0.01 | 0.01 | 0.39        | 0.04 | 0.03 | 0.43    | 0.05  | 0.03  |
| Уруть                    | 0.30     | 0.02 | 0.02 | 0.14      | 0.01 | 0.01 | 0.35        | 0.02 | 0.02 | 0.38    | 0.02  | 0.02  |
| Прочие                   | 0.27     | 0.02 | 0.02 | 0.03      | 0.00 | 0.00 | 0.05        | 0.00 | 0.00 | 0.32    | 0.03  | 0.03  |
| Гелофиты                 | 24.89    | 4.36 | 4.03 | 17.84     | 3.11 | 2.88 | 38.43       | 7.11 | 6.62 | 97.10   | 17.34 | 16.09 |
| Тростник                 | 9.55     | 2.29 | 2.15 | 6.68      | 1.60 | 1.51 | 18.84       | 4.52 | 4.25 | 41.60   | 9.98  | 9.37  |
| Манник                   | 10.72    | 1.43 | 1.30 | 9.59      | 1.28 | 1.17 | 17.18       | 2.29 | 2.09 | 50.61   | 6.73  | 6.15  |
| Камыш озерный            | 3.00     | 0.50 | 0.45 | 1.16      | 0.19 | 0.18 | 1.04        | 0.17 | 0.16 | 2.37    | 0.39  | 0.36  |
| Стрелолист               | 0.11     | 0.01 | 0.01 | 0.05      | 0.01 | 0.00 | 0.65        | 0.06 | 0.05 | 0.86    | 0.08  | 0.07  |
| Частуха                  | 1.04     | 0.10 | 0.09 | 0.02      | 0.00 | 0.00 | 0.11        | 0.01 | 0.01 | 0.20    | 0.02  | 0.02  |
| Хвоц                     | 0.02     | 0.00 | 0.00 | 0.10      | 0.01 | 0.01 | 0.36        | 0.04 | 0.04 | 0.85    | 0.10  | 0.08  |
| Прочие                   | 0.45     | 0.03 | 0.03 | 0.24      | 0.02 | 0.01 | 0.25        | 0.02 | 0.02 | 0.61    | 0.04  | 0.04  |
| Гигрогелофиты            | 3.92     | 0.67 | 0.62 | 2.25      | 0.34 | 0.31 | 1.89        | 0.30 | 0.28 | 7.16    | 1.11  | 1.02  |
| Осока                    | 2.43     | 0.45 | 0.42 | 0.38      | 0.07 | 0.07 | 1.02        | 0.19 | 0.18 | 3.07    | 0.57  | 0.53  |
| Жерушник                 | 0.60     | 0.07 | 0.06 | 0.86      | 0.10 | 0.09 | 0.56        | 0.07 | 0.06 | 2.53    | 0.29  | 0.27  |
| Полевица, лисохвост      | 0.87     | 0.15 | 0.14 | 0.99      | 0.17 | 0.16 | 0.23        | 0.04 | 0.04 | 1.27    | 0.22  | 0.20  |
| Прочие                   | 0.02     | 0.00 | 0.00 | 0.02      | 0.00 | 0.00 | 0.08        | 0.01 | 0.01 | 0.30    | 0.03  | 0.02  |
| Сумма                    | 31.04    | 5.27 | 4.85 | 21.69     | 3.64 | 3.35 | 43.84       | 7.78 | 7.20 | 110.64  | 19.13 | 17.65 |

**Примечание.** Здесь и в табл. 5.6: сыр – сырая биомасса, сух – абсолютно сухая, ОВ – органическое вещество.

<sup>2</sup> Автор раздела В.Г. Папченков

**Таблица 7.7.** Запасы надземной биомассы макрофитов Рыбинского водохранилища в 2009 г., тыс. т.

| Экотип<br>и вид растений     | Плесь    |       |       |           |       |       |             |       |       |         |       |       |
|------------------------------|----------|-------|-------|-----------|-------|-------|-------------|-------|-------|---------|-------|-------|
|                              | Волжский |       |       | Моложский |       |       | Шекснинский |       |       | Главный |       |       |
|                              | сыр      | сух   | ОВ    | сыр       | сух   | ОВ    | сыр         | сух   | ОВ    | сыр     | сух   | ОВ    |
| Гидрофиты                    | 33.42    | 3.63  | 2.94  | 30.02     | 3.30  | 2.68  | 73.88       | 7.39  | 5.99  | 94.40   | 9.62  | 7.65  |
| Горец земноводный            | 3.24     | 0.58  | 0.53  | 2.52      | 0.45  | 0.42  | 6.79        | 1.22  | 1.12  | 2.16    | 0.39  | 0.36  |
| Кувшинка чистобелая          | 1.38     | 0.13  | 0.12  | 0.85      | 0.08  | 0.07  | 4.86        | 0.47  | 0.41  | 2.92    | 0.28  | 0.25  |
| Рдест злаковый               | 0.24     | 0.02  | 0.02  | 0.25      | 0.02  | 0.02  | 3.50        | 0.28  | 0.22  | 5.32    | 0.43  | 0.34  |
| Рдест гребенчатый            | 1.23     | 0.15  | 0.12  | 0.75      | 0.09  | 0.08  | 1.46        | 0.18  | 0.15  | 1.56    | 0.19  | 0.16  |
| Рдест пронзеннолистный       | 20.02    | 2.16  | 1.70  | 22.34     | 2.41  | 1.90  | 32.52       | 3.51  | 2.76  | 68.56   | 7.40  | 5.82  |
| Рдест блестящий              | 2.65     | 0.29  | 0.21  | 0.90      | 0.10  | 0.07  | 3.56        | 0.39  | 0.28  | 1.55    | 0.17  | 0.12  |
| Урути                        | 3.12     | 0.20  | 0.16  | 0.75      | 0.05  | 0.04  | 7.65        | 0.49  | 0.39  | 3.31    | 0.21  | 0.17  |
| Прочие                       | 1.54     | 0.10  | 0.08  | 1.66      | 0.10  | 0.08  | 13.54       | 0.85  | 0.66  | 9.02    | 0.55  | 0.43  |
| Гелофиты                     | 104.84   | 17.55 | 16.12 | 74.37     | 12.42 | 11.40 | 150.13      | 24.49 | 22.48 | 230.23  | 38.89 | 35.88 |
| Манник большой               | 34.74    | 4.62  | 4.22  | 26.77     | 3.56  | 3.25  | 53.15       | 7.07  | 6.46  | 117.87  | 15.68 | 14.33 |
| Тростник                     | 25.12    | 6.03  | 5.66  | 18.17     | 4.36  | 4.09  | 39.50       | 9.48  | 8.90  | 66.61   | 15.99 | 15.01 |
| Рогоз широколистный          | 0.48     | 0.05  | 0.05  | 0.23      | 0.02  | 0.02  | 3.06        | 0.32  | 0.30  | 0.31    | 0.03  | 0.03  |
| Рогоз узколистный            | 0.32     | 0.04  | 0.04  | 0.00      | 0.00  | 0.00  | 0.00        | 0.00  | 0.00  | 0.00    | 0.00  | 0.00  |
| Камыш озерный                | 37.21    | 6.18  | 5.62  | 23.91     | 3.97  | 3.61  | 34.52       | 5.73  | 5.21  | 40.74   | 6.76  | 6.15  |
| Хвощ приречный               | 1.54     | 0.18  | 0.15  | 0.91      | 0.11  | 0.09  | 4.74        | 0.55  | 0.46  | 0.17    | 0.02  | 0.02  |
| Ежеголовники                 | 0.89     | 0.08  | 0.07  | 0.32      | 0.03  | 0.03  | 7.03        | 0.65  | 0.57  | 0.00    | 0.00  | 0.00  |
| Стрелолист                   | 2.05     | 0.13  | 0.11  | 0.92      | 0.06  | 0.05  | 3.10        | 0.20  | 0.17  | 0.83    | 0.05  | 0.04  |
| Сусак                        | 2.49     | 0.24  | 0.20  | 3.14      | 0.31  | 0.26  | 5.03        | 0.49  | 0.41  | 3.70    | 0.36  | 0.30  |
| Гигрофиты<br>и гигрогелофиты | 22.61    | 3.73  | 3.51  | 17.77     | 3.00  | 2.83  | 17.17       | 2.93  | 2.74  | 56.32   | 9.35  | 8.80  |
| Осока                        | 6.62     | 1.24  | 1.15  | 7.57      | 1.41  | 1.32  | 7.89        | 1.48  | 1.37  | 18.11   | 3.39  | 3.15  |
| Прочие                       | 15.99    | 2.49  | 2.36  | 10.20     | 1.59  | 1.51  | 9.28        | 1.45  | 1.37  | 38.21   | 5.96  | 5.65  |
| Итого                        | 160.87   | 24.91 | 22.57 | 122.16    | 18.72 | 16.91 | 241.18      | 34.81 | 31.21 | 380.95  | 57.86 | 52.33 |

**Таблица 7.8.** Различие запаса надземной биомассы макрофитов в условиях слабого (2003 г.) и сильного (2009 г.) обводнения мелководной зоны Рыбинского водохранилища, тыс. т.

| Экотип и вид растений  | Обводнение      |       |       |                  |       |       |
|------------------------|-----------------|-------|-------|------------------|-------|-------|
|                        | Слабое, 2003 г. |       |       | Сильное, 2009 г. |       |       |
|                        | сыр             | сух   | ОВ    | сыр              | сух   | ОВ    |
| Гидрофиты              | 13.73           | 1.46  | 1.20  | 231.71           | 23.99 | 19.25 |
| Горец земноводный      | 1.43            | 0.26  | 0.24  | 14.70            | 2.65  | 2.42  |
| Кувшинка чисто-белая   | –               | –     | –     | 10.01            | 0.97  | 0.85  |
| Рдест злаковый         | 2.16            | 0.17  | 0.14  | 9.31             | 0.75  | 0.60  |
| Рдест гребенчатый      | 6.68            | 0.72  | 0.57  | 5.00             | 0.62  | 0.51  |
| Рдест пронзеннолистный | 0.52            | 0.06  | 0.05  | 143.45           | 15.49 | 12.18 |
| Рдест блестящий        | 1.10            | 0.12  | 0.09  | 8.66             | 0.95  | 0.69  |
| Уруть                  | 1.17            | 0.07  | 0.06  | 14.82            | 0.95  | 0.75  |
| Прочие                 | 0.67            | 0.06  | 0.05  | 25.76            | 1.61  | 1.25  |
| Гелофиты               | 178.26          | 31.94 | 29.60 | 559.58           | 93.37 | 85.90 |
| Манник большой         | 88.10           | 11.72 | 10.71 | 232.53           | 30.93 | 28.27 |
| Тростник               | 76.66           | 18.40 | 17.28 | 149.39           | 35.85 | 33.67 |

*Продолжение таблицы 7.8*

| Экотип и вид растений     | Обводнение      |       |       |                  |        |        |
|---------------------------|-----------------|-------|-------|------------------|--------|--------|
|                           | Слабое, 2003 г. |       |       | Сильное, 2009 г. |        |        |
|                           | сыр             | сух   | ОВ    | сыр              | сух    | ОВ     |
| Камыш озерный             | 7.58            | 1.26  | 1.14  | 136.37           | 22.64  | 20.60  |
| Хвощ приречный            | 1.33            | 0.16  | 0.13  | 7.37             | 0.86   | 0.72   |
| Сусак                     | –               | –     | –     | 14.37            | 1.41   | 1.17   |
| Рогоз широколистный       | –               | –     | –     | 4.07             | 0.43   | 0.39   |
| Рогоз узколистный         | –               | –     | –     | 0.32             | 0.04   | 0.04   |
| Ежеголовники              | –               | –     | –     | 8.26             | 0.77   | 0.67   |
| Стрелолист                | 1.67            | 0.16  | 0.14  | 6.90             | 0.44   | 0.37   |
| Частуха                   | 1.37            | 0.13  | 0.11  | –                | –      | –      |
| Прочие                    | 1.55            | 0.11  | 0.09  | –                | –      | –      |
| Гигрофиты и гигрогелофиты | 15.22           | 2.42  | 2.24  | 113.87           | 19.00  | 17.89  |
| Осока                     | 6.89            | 1.29  | 1.20  | 40.19            | 7.51   | 6.99   |
| Жерушник                  | 4.55            | 0.53  | 0.48  | –                | –      | –      |
| Полевица, лисохвост       | 3.36            | 0.57  | 0.53  | –                | –      | –      |
| Прочие                    | 0.42            | 0.04  | 0.03  | 73.68            | 11.49  | 10.90  |
| Всего                     | 207.21          | 35.82 | 33.04 | 905.16           | 136.36 | 123.04 |

**Примечание.** Прочерк – вид в данном году не учитывали.

Анализ полученных материалов показывает существенное различие растительного покрова в условиях слабого и сильного обводнения мелководной зоны Рыбинского водохранилища (табл. 7.8), для которого характерно резкое колебание водного уровня в пределах года и по годам. Судя по литературным данным (Белавская, Кутова, 1966; Ляшенко, 1995), подобная картина наблюдалась с начала 1960-х годов. На начальном этапе формирования покрова (1941–1950 гг.) растительные группировки были крайне неустойчивыми. С 1951 по 1962 гг. в многоводную фазу водности происходило интенсивное освоение мелководий гидрофитами и низкотравными гелофитами, шло формирование сложных многовидовых фитоценозов. С 1963 г. начался этап постепенного медленного повышения флористического и синтаксономического разнообразия растительного покрова и его продуктивности в условиях пульсирующего зарастания мелководий. При этом прослежена следующая закономерность.

В маловодные периоды (1963–1976 и 1996–2007 гг.) сначала шло снижение степени зарастания мелководий за счет залужения ранее слабо обводненных зарослей двукисточника и осочников, развития кустарников, обсыхания мест, занятых манником, полевицей, жерушником, сокращения площадей, занимаемых тростником, низкотравными гелофитами и гидрофитами, а затем наступление на изменившиеся мелководья манника, тростника и камыша озерного.

В многоводные периоды (1977–1995 гг. и с 2008 г.) в первую фазу происходило закрепление и разрастание в местах, вновь ставших глубокими, сообществ камыша озерного, горца земноводного и рдестов (наблюдалось до 1990 г. и имеет место сейчас); во вторую фазу повышалась продуктивность сообществ манника и тростника, в которых происходило накопление

такого запаса неразложившихся органических материалов и неорганических взвесей, что многие их куртины перестали заливаться водой (наблюдалось в 1991–1995 гг.).

В похожем на Рыбинское по высокой динамичности уровневого режима воды Куйбышевском водохранилище наступило состояние динамического равновесия, при котором развитие растительности происходит то в условиях обсыхающих, то почти постоянно обводненных мелководий, и идет чередование наземного и водного сукцессионных рядов (Папченков, 2001). В Рыбинском водохранилище такого равновесия не наблюдается. Здесь динамика растительного покрова связана с пульсирующим характером зарастания мелководий, при котором происходит наступление берега на акваторию с последующим новым этапом развития растительности на ранее неосвоенных мелководьях. Таким образом, динамика зарастания Рыбинского водохранилища имеет пульсирующий характер, вследствие непостоянного уровневого режима наполнения по годам и в пределах года.

## Глава 8. Микробное сообщество

### 8.1. Гетеротрофные бактерии<sup>1</sup>

Бактерии – самые маленькие, многочисленные и разнообразные автономные организмы на Земле. Они распространены повсеместно и выполняют ключевые функции в круговоротах элементов и потоках энергии и являются важными компонентами трофических сетей водных экосистем (Azam et al., 1983, 1990; Kato, 1996; Cothner, Biddanda, 2002). Гетеротрофные бактерии метаболизируют растворенные органические вещества, в том числе такие устойчивые, как гуминовые кислоты. Бактерии используются в пищу различными группами протистов и многоклеточным зоопланктоном и, тем самым, служат связующим звеном между растворенным органическим веществом, представляющим собой один из крупнейших резервуаров углерода на Земле (Hedges, 1992; Amon, Benner, 1996), и организмами, расположенными на высших уровнях трофических сетей. Бактерии способны также с помощью экзоферментов разлагать взвешенные органические вещества, в частности, такие сложные полимеры как целлюлоза, лигнин и пектин, превращая их в легкодоступные вещества своих клеток.

Бактериальная биомасса занимает значительную часть общей биомассы планктонного сообщества. В некоторых водоемах биомасса гетеротрофных бактерий превышает таковую фито- и зоопланктона, а их продукция сопоставима с продукцией фитопланктона (Azam et al., 1990; Cho, Azam, 1990). Бактерии вносят также существенный вклад в дыхание планктона. Благодаря их деятельности многие пресноводные экосистемы являются гетеротрофными, в которых деструкция превышает валовую первичную продукцию (del Giorgio, Peters 1993; del Giorgio et al., 1997). Такие экосистемы могут функционировать только при дополнительном поступлении органических веществ из внешних источников, поэтому они в значительной степени поддерживаются гетеротрофными бактериями, которые образуют свою биомассу за счет веществ терригенного происхождения, находятся в основании трофических сетей и выполняют функции, сходные с таковыми фитопланктона (Berggren et al., 2010).

Регулярные исследования бактериальных сообществ Рыбинского водохранилища проводятся, начиная с 1950-х гг. Их результаты опубликованы в многочисленных статьях и ряде монографий (Рыбинское..., 1972; Романенко, 1985; Копылов, Косолапов, 2008). В этом разделе обсуждаются данные о деятельности гетеротрофных бактерий в Рыбинском водохранилище, полученные в XXI веке.

<sup>1</sup> Авторы раздела Д.Б. Косолапов, А.И. Копылов, Т.С. Масленникова, И.С. Микрякова, А.В. Романенко и И.В. Рыбакова



**Таблица 8.1.** Глубина ( $H$ ), температура воды ( $T$ ), численность ( $N$ ), средний объем клеток ( $V$ ) и биомасса ( $B$ ) бактериопланктона в Рыбинском водохранилище 20–31 июля 2005 г.

| Плес      | Место отбора проб | $H, \text{м}$ | $T, ^\circ\text{C}$ | $N, 10^6 \text{ кл/мл}$ | $V, \text{мкм}^3$ | $B, \text{мг C/м}^3$ |
|-----------|-------------------|---------------|---------------------|-------------------------|-------------------|----------------------|
| Волжский  | Мышкин            | 8.5           | 21.2                | 4.92                    | 0.047             | 0.0133               |
|           | Глебово           | 12.5          | 22.3                | 6.73                    | 0.060             | 0.0158               |
|           | Коприно           | 13.0          | 22.1                | 4.76                    | 0.062             | 0.0162               |
|           | Молога            | 15.0          | 22.0                | 5.12                    | 0.077             | 0.0189               |
|           | Каменники         | 16.5          | 23.0                | 3.87                    | 0.065             | 0.0168               |
| Главный   | Наволоч           | 11.0          | 22.1                | 4.86                    | 0.088             | 0.0209               |
|           | Измайлово         | 9.0           | 22.1                | 5.33                    | 0.084             | 0.0202               |
|           | Ср. Двор          | 10.0          | 22.2                | 6.28                    | 0.062             | 0.0162               |
|           | Брейтово          | 11.0          | 22.3                | 5.98                    | 0.084             | 0.0202               |
|           | Первомайка        | 12.0          | 22.4                | 3.72                    | 0.054             | 0.0147               |
|           | Центр. Мыс        | 5.5           | 22.0                | 4.79                    | 0.060             | 0.0158               |
|           | Мякса             | 13.0          | 22.2                | 3.51                    | 0.059             | 0.0156               |
|           | Всехсвятское      | 9.0           | 22.0                | 6.59                    | 0.051             | 0.0141               |
|           | Горькая соль      | 14.0          | 21.9                | 4.74                    | 0.054             | 0.0147               |
|           | Ягорба            | 12.0          | 22.0                | 7.41                    | 0.057             | 0.0153               |
| Моложский | Противье          | 11.5          | 22.6                | 3.66                    | 0.071             | 0.0179               |
|           | Шекснинский       | Себла         | 8.0                 | 22.4                    | 3.19              | 0.065                |
| Любец     |                   | 10.0          | 22.8                | 5.97                    | 0.070             | 0.0177               |
| Торово    |                   | 7.5           | 22.4                | 3.52                    | 0.078             | 0.0191               |

**Пространственное распределение бактериопланктона.** В июле 2005 г. численность бактериопланктона по акватории Рыбинского водохранилища изменялась в пределах  $(3.19\text{--}7.41) \times 10^6$  кл/мл (в среднем  $(5.00 \pm 1.24) \times 10^6$  кл/мл, коэффициент вариации ( $C_v$ ) составил 24.8%) (табл. 8.1). Максимальное значение этого показателя было зарегистрировано в Главном плесе (ст. Ягорба, глубина 13 м), минимальное – в Моложском плесе вблизи впадения в водохранилище р. Себла (глубина 8 м). Биомасса колебалась в пределах 53.5–120.6 мг С/м<sup>3</sup>. Ее максимальное и минимальное значения отмечали в Главном плесе на ст. Брейтово и Первомайка соответственно. Среднее значение этого показателя составило 83.9 мг С/м<sup>3</sup> ( $C_v = 26.5\%$ ). Объем бактериальных клеток был наибольшим (0.088 мкм<sup>3</sup>) в Главном плесе (ст. Наволоч), наименьшим (0.047 мкм<sup>3</sup>) – на речном участке Волжского плеса у г. Мышкин.

В сентябре 2005 г. средние значения численности и биомассы бактериопланктона составили  $(9.11 \pm 2.41) \times 10^6$  кл/м ( $C_v = 26.4\%$ ) и  $151.2 \pm 37.9$  мг С/м<sup>3</sup> ( $C_v = 25.1\%$ ) и возросли по сравнению с июлем этого года в 1.8 раза (табл. 8.2). Размеры бактерий почти не изменились: средний объем их клеток оказался равным 0.066 мкм<sup>3</sup> в июле и 0.064 мкм<sup>3</sup> в сентябре. Максимальное и минимальное значения численности и биомассы бактериопланктона были зарегистрированы в Главном плесе на ст. Ягорба (глубина 13 м) и Мякса (глубина 10 м), соответственно.

**Таблица 8.2.** Глубина ( $H$ ), температура воды ( $T$ ), численность ( $N$ ), средний объем клеток ( $V$ ) и биомасса ( $B$ ) бактериопланктона в Рыбинском водохранилище 10–11 сентября 2005 г.

| Плес        | Место отбора проб | $H, м$ | $T, ^\circ C$ | $N, 10^6$<br>кл/мл | $V,$<br>мкм <sup>3</sup> | $B, мг$<br>С/м <sup>3</sup> |
|-------------|-------------------|--------|---------------|--------------------|--------------------------|-----------------------------|
| Волжский    | Глебово           | 14.0   | 16.6          | 5.80               | 0.069                    | 101.5                       |
|             | Коприно           | 11.0   | 15.8          | 6.52               | 0.066                    | 110.6                       |
| Центральный | Наволоч           | 5.0    | 14.8          | 8.36               | 0.068                    | 144.7                       |
|             | Измайлово         | 5.0    | 14.8          | 11.33              | 0.061                    | 181.4                       |
|             | Ср. Двор          | 9.0    | 15.0          | 10.15              | 0.063                    | 166.4                       |
|             | Брейтово          | 11.0   | 16.0          | 9.54               | 0.068                    | 165.3                       |
|             | Центр. Мыс        | 5.0    | 15.4          | 9.76               | 0.066                    | 165.4                       |
|             | Первомайка        | 10.0   | 15.4          | 9.78               | 0.072                    | 176.6                       |
|             | Ягорба            | 13.0   | 14.2          | 13.41              | 0.058                    | 207.1                       |
|             | Мякса             | 10.0   | 15.4          | 4.47               | 0.055                    | 66.4                        |
|             | Бабы Горы         | 12.0   | 15.8          | 7.85               | 0.061                    | 125.7                       |
|             | Горькая соль      | 13.0   | 15.6          | 8.51               | 0.066                    | 144.3                       |
| Моложский   | Противье          | 9.0    | 15.4          | 9.64               | 0.065                    | 161.7                       |
|             | Себла             | 10.0   | 15.4          | 8.76               | 0.066                    | 148.4                       |
| Шекснинский | Любец             | 6.0    | 15.0          | 12.80              | 0.060                    | 202.6                       |

**Таблица 8.3.** Глубина ( $H$ ), температура воды ( $T$ ), численность ( $N$ ), средний объем клеток ( $V$ ) и биомасса ( $B$ ) бактериопланктона в Рыбинском водохранилище 14–16 августа 2007 г.

| Плес        | Место отбора проб      | $H, м$ | $T, ^\circ C$ | $N, 10^6$<br>кл/мл | $V,$<br>мкм <sup>3</sup> | $B, мг$<br>С/м <sup>3</sup> |
|-------------|------------------------|--------|---------------|--------------------|--------------------------|-----------------------------|
| Волжский    | Коприно                | 12.0   | 24.1          | 5.69               | 0.060                    | 90.0                        |
|             | Молога                 | 12.5   | 23.2          | 6.58               | 0.062                    | 107.0                       |
| Главный     | Наволоч                | 9.5    | 22.7          | 5.23               | 0.091                    | 112.0                       |
|             | Измайлово              | 7.0    | 23.0          | 6.25               | 0.094                    | 137.0                       |
|             | Ср. Двор               | 9.5    | 22.7          | 6.15               | 0.058                    | 95.0                        |
|             | Брейтово               | 13.0   | 23.8          | 6.32               | 0.097                    | 142.0                       |
|             | Сить                   | 12.0   | 23.5          | 8.83               | 0.076                    | 166.0                       |
|             | Тереха                 | 14.0   | 22.3          | 4.96               | 0.103                    | 116.0                       |
|             | Первомайка             | 1.0    | 23.2          | 6.93               | 0.083                    | 139.0                       |
|             | Противье               | 12.0   | 24.1          | 10.37              | 0.059                    | 162.0                       |
| Моложский   | Литораль у д. Противье | 2.8    | 23.7          | 9.91               | 0.069                    | 173.0                       |
|             | Кабачино               | 9.0    | 23.5          | 7.82               | 0.053                    | 113.0                       |
| Шекснинский | Кошта                  | 11.0   | 22.7          | 7.59               | 0.055                    | 113.0                       |
|             | Любец                  | 12.0   | 22.2          | 6.74               | 0.090                    | 143.0                       |

В августе 2007 г. количество бактериопланктона колебалось в пределах  $(4.96–10.37) \times 10^6$  кл/мл (в среднем  $7.1 \times 10^6$  кл/мл,  $C_v = 24.8\%$ ) (табл. 8.3). Максимальное значение этого параметра было обнаружено в Моложском плесе (ст. Противье), минимальное – в Главном плесе (ст. Мякса). На последней станции бактерии имели наиболее крупные размеры ( $0.103$  мкм<sup>3</sup>). Самые мелкие бактерии ( $0.053–0.055$  мкм<sup>3</sup>) были зарегистрированы в Шекснин-

ском плесе на ст. Кабачино и Кошта. Бактериальная биомасса изменялась от 89.9 до 173.4, в среднем составляла 129.1 мг С/м<sup>3</sup> ( $C_v=20.4\%$ ). Минимальное значение этого показателя регистрировали на ст. Коприно в Волжском плесе, максимальное – в Моложском плесе в прибрежье у д. Противье.

В июле 2012 г. максимальная численность ( $12.81 \times 10^6$  кл/мл) и биомасса (165.1 мг С/м<sup>3</sup>) бактерий обнаружены в Главном плесе на ст. Мякса (табл. 8.4). Наименьшее количество ( $5.11 \times 10^6$  кл/мл) и наибольший объем клеток бактерий (0.103 мкм<sup>3</sup>) были зарегистрированы в том же плесе в устьевой области р. Тереха. Минимальная биомасса бактерий (70.0 мг С/м<sup>3</sup>) отмечена в пришлозовом участке Волжского плеса водохранилища (ст. Каменники).

**Таблица 8.4.** Глубина (*H*), температура воды (*T*), численность (*N*), средний объем клеток (*V*) и биомасса (*B*) бактериопланктона в Рыбинском водохранилище 17–19 июля 2012 г.

| Плес      | Место отбора проб | <i>H</i> , м | <i>T</i> , °С | <i>N</i> , 10 <sup>6</sup> кл/мл | <i>V</i> , мкм <sup>3</sup> | <i>B</i> , мг С/м <sup>3</sup> |
|-----------|-------------------|--------------|---------------|----------------------------------|-----------------------------|--------------------------------|
| Волжский  | Коприно           | 13.0         | 21.4          | 9.09                             | 0.047                       | 121.3                          |
|           | Молога            | 15.0         | 21.4          | 9.43                             | 0.051                       | 132.0                          |
|           | Каменники         | 16.0         | 21.0          | 5.53                             | 0.044                       | 70.0                           |
|           | Югский залив      | 2.5          | 21.0          | 9.84                             | 0.046                       | 129.0                          |
| Главный   | Наволоч           | 9.0          | 21.0          | 7.13                             | 0.054                       | 104.5                          |
|           | Измайлово         | 6.5          | 22.4          | 5.92                             | 0.062                       | 95.5                           |
|           | Ср. Двор          | 16.0         | 20.3          | 6.65                             | 0.044                       | 84.1                           |
|           | Брейтово          | 13.0         | 22.1          | 9.37                             | 0.050                       | 129.1                          |
|           | Сить              | 6.0          | 27.9          | 7.07                             | 0.047                       | 94.3                           |
|           | Тереха            | 5.0          | 23.6          | 5.11                             | 0.067                       | 87.6                           |
|           | Первомайка        | 14.0         | 22.7          | 8.34                             | 0.062                       | 134.5                          |
|           | Ухра              | 6.0          | 20.9          | 8.28                             | 0.036                       | 91.2                           |
|           | Всехсвятское      | 15.0         | 23.3          | 6.31                             | 0.061                       | 100.5                          |
|           | Центр. Мыс        | 8.0          | 21.0          | 6.13                             | 0.047                       | 81.8                           |
|           | Ягорба            | 12.0         | 19.3          | 7.73                             | 0.052                       | 110.0                          |
|           | Мякса             | 12.0         | 21.3          | 12.81                            | 0.045                       | 165.1                          |
|           | Литораль у Мяксы  | 1.2          | 22.0          | 6.62                             | 0.050                       | 91.2                           |
| Моложский | Противье          | 12.5         | 21.0          | 5.77                             | 0.055                       | 85.8                           |
|           | Себла             | 16.0         | 21.8          | 7.55                             | 0.045                       | 97.3                           |
|           | Ламь              | 3.5          | 21.5          | 7.85                             | 0.050                       | 108.2                          |

Рыбинское водохранилище – крупный и сложный водоем. Кроме Волги, значительную часть его водных масс составляют воды других крупных рек: Мологи и Шексны. Сравнение средних значений численности и биомассы бактериопланктона для разных плесов водохранилища, полученных во второй половине лета – начале осени в 2005, 2007 и 2012 гг., показало, что эти параметры в Волжском плесе ниже по сравнению с таковыми в других плесах (табл. 8.5 и 8.6). Увеличение количества бактерий обычно наблюдается в мелководных заливах и приустьевых участках рек, а также вблизи населенных пунктов, расположенных по берегам водохранилища.

**Таблица 8.5.** Распределение численности бактериопланктона ( $N$ ,  $10^6$  кл/мл) по плесам Рыбинского водохранилища.

| Дата     | Волжский         | Главный           | Моложский         | Шекснинский       | Весь водоем       |
|----------|------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| 07. 2005 | <u>3.87–6.73</u> | <u>3.51–7.41</u>  | <u>3.19–3.66</u>  | <u>3.52–5.97</u>  | <u>3.19–7.41</u>  |
|          | 5.08±1.04        | 5.32±1.25         | 3.43±0.33         | 4.74±1.73         | 5.00±1.24         |
| 09. 2005 | <u>5.80–6.52</u> | <u>4.47–13.41</u> | <u>8.76–9.64</u>  | <u>12.80</u>      | <u>4.47–13.41</u> |
|          | 6.16±0.51        | 9.31±2.34         | 9.20±0.63         | –                 | 9.11±2.41         |
| 08. 2007 | <u>5.69–6.58</u> | <u>4.96–8.83</u>  | <u>9.91–10.37</u> | <u>6.74–7.82</u>  | <u>4.96–10.37</u> |
|          | 6.14±0.63        | 6.38±1.27         | 10.14±0.33        | 7.38±0.57         | 7.10±1.64         |
| 07. 2012 | <u>5.53–9.84</u> | <u>5.11–12.81</u> | <u>5.77–7.85</u>  | –                 | <u>5.11–12.81</u> |
|          | 8.47±1.99        | 7.50±1.97         | 7.06±1.13         |                   | 7.63±1.85         |
| Все      | <u>3.87–9.84</u> | <u>3.51–13.41</u> | <u>3.19–10.37</u> | <u>3.52–12.80</u> | <u>3.19–13.41</u> |
|          | 6.45±1.89        | 7.21±2.29         | 7.41±2.66         | 7.41±3.06         | 7.11±2.31         |

**Примечание.** В таблицах 8.5 и 8.6 над чертой – пределы колебаний параметра, под чертой – среднее значение ± стандартное отклонение, здесь и далее прочерк означает отсутствие данных.

**Таблица 8.6.** Распределение биомассы бактериопланктона ( $B$ , мг  $C/m^3$ ) по плесам Рыбинского водохранилища.

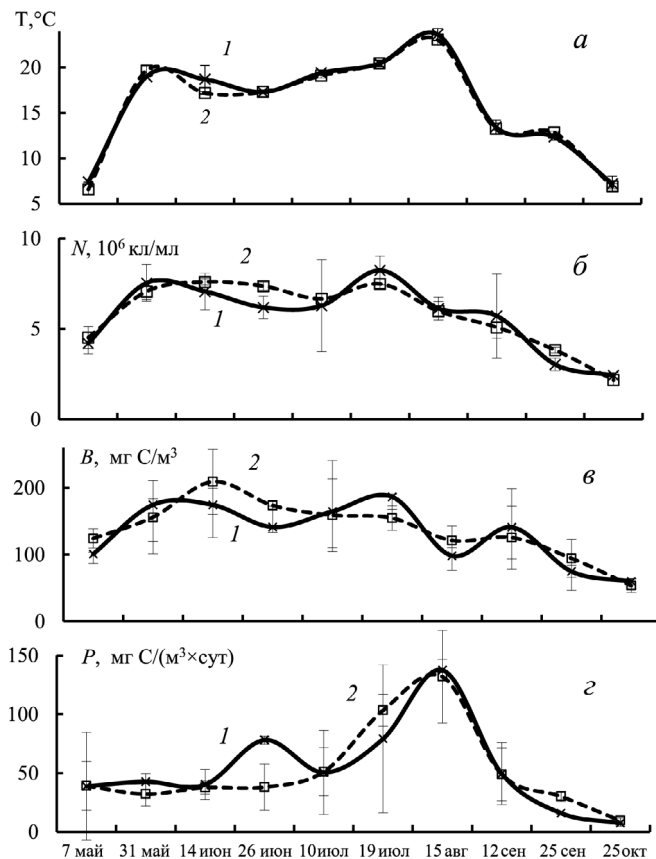
| Дата     | Волжский           | Главный           | Моложский          | Шекснинский        | Весь водоем       |
|----------|--------------------|-------------------|--------------------|--------------------|-------------------|
| 07. 2005 | <u>64.9–106.4</u>  | <u>54.5–120.6</u> | <u>53.5–65.5</u>   | <u>67.2–105.5</u>  | <u>53.5–120.6</u> |
|          | 82.1±18.8          | 89.2±24.0         | 59.5±8.4           | 86.4±27.1          | 83.9±22.2         |
| 09. 2005 | <u>101.5–110.6</u> | <u>66.4–207.1</u> | <u>148.4–161.7</u> | <u>202.6</u>       | <u>66.4–207.1</u> |
|          | 106.0±6.4          | 154.3±38.2        | 155.1±9.4          | –                  | 151.2±37.9        |
| 08. 2007 | <u>89.9–106.6</u>  | <u>94.7–166.0</u> | <u>161.8–173.4</u> | <u>113.1–142.9</u> | <u>89.9–173.4</u> |
|          | 98.2±11.8          | 129.4±23.5        | 167.6±8.2          | 123.1±17.1         | 129.1±26.4        |
| 07. 2012 | <u>70.0–132.0</u>  | <u>81.8–165.1</u> | <u>85.8–108.2</u>  | –                  | <u>70.0–165.1</u> |
|          | 113.1±29.1         | 105.3±24.1        | 97.1±11.2          |                    | 105.6±23.2        |
| Все      | <u>64.9–132.0</u>  | <u>54.5–207.1</u> | <u>53.5–173.4</u>  | <u>67.2–202.6</u>  | <u>53.5–207.1</u> |
|          | 97.8±23.1          | 117.8±36.9        | 117.3±45.1         | 124.1±45.5         | 114.4±36.8        |

В результате исследований водоемов разного трофического статуса установлено, что роль гетеротрофных бактерий в круговоротах углерода и других биогенных элементов наиболее важна в олиготрофных экосистемах и уменьшается в градиенте трофии вод (Biddanda et al., 2001; Caston et al., 2009). Однако в гипертрофных водоемах роль бактериопланктона также может быть значительной (Weisse, Stockner, 1993). Это важно учитывать при проведении исследований в Рыбинском водохранилище, в котором выделяются участки разного уровня трофии: от мезо- до гипертрофных (Минеева, 2004).

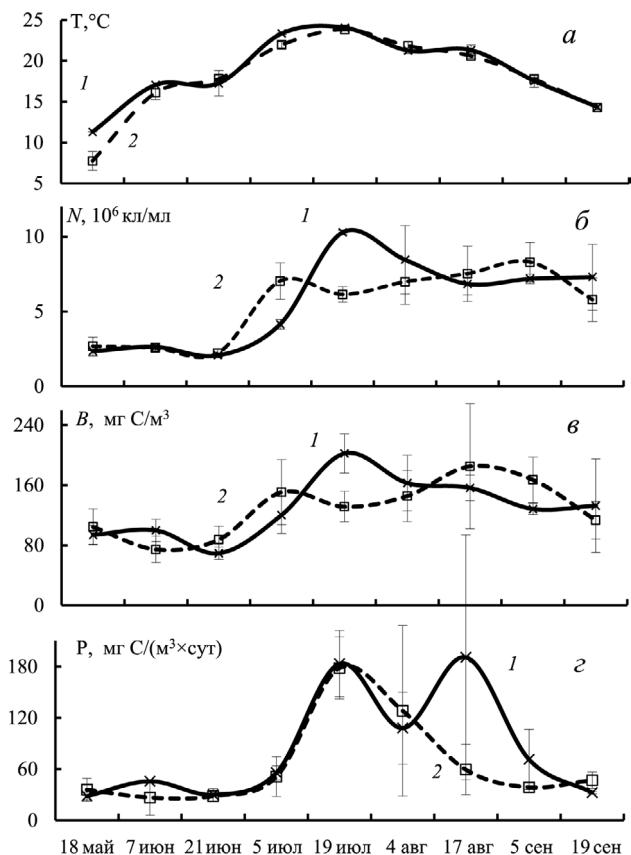
**Сезонная динамика бактериопланктона.** В течение вегетационного периода (май–октябрь) 2007 г. на шести стандартных глубоководных станциях водохранилища, две из которых расположены в Волжском плесе и четыре – в Главном, средняя для столба воды численность бактерий изме-

нялась от  $1.58 \times 10^6$  до  $13.40 \times 10^6$  кл/мл (в среднем за сезон  $5.75 \times 10^6$  кл/мл,  $C_V = 38.9\%$ ), биомасса – от 38.9 до 280.2 мг С/м<sup>3</sup> (в среднем за сезон 135.3 мг С/м<sup>3</sup>,  $C_V = 37.7\%$ ) (рис. 8.1 б и в). Характер сезонной динамики показателей бактериопланктона в разных плесах водохранилища различался. В Волжском плесе выделяли два пика численности в середине июля и конце мая, в Главном – также два примерно равных пика в середине июня и середине июля. В пелагиали Волжского плеса регистрировали два пика биомассы в конце весны – начале лета и в середине июля, в Главном – один максимум в середине июня. С середины лета до осени наблюдалось постепенное уменьшение количества и биомассы бактериопланктона. Его максимальная продукция, рассчитанная по гетеротрофной ассимиляции  $\text{CO}_2$  (Романенко, 1985), наблюдалась в обоих плесах водохранилища в середине августа при наибольшем прогреве воды (рис. 8.1 г).

Корреляционный анализ (по Спирмену) выявил ( $p < 0.05$ ) положительные зависимости между температурой воды и численностью ( $r = 0.60$ ), биомассой ( $r = 0.38$ ) и продукцией ( $r = 0.55$ ) гетеротрофного бактериопланктона. Связь объема клеток бактерий с температурой воды была обратной ( $r = -0.48$ ).



**Рис 8.1.** Сезонные изменения температуры воды (а), численности (б), биомассы (в) и продукции (г) бактерий в Волжском (1) и Главном (2) плесах водохранилища в 2007 г.



**Рис. 8.2.** Сезонные изменения температуры воды (а), численности (б), биомассы (в) и продукции (г) бактерий в Волжском (1) и Главном (2) плесах Рыбинского водохранилища в 2011 г.

Численность бактерий слабо отрицательно коррелировала с их размерами ( $r = -0.28$ ) и строго положительно – с их биомассой ( $r = 0.92$ ) и продукцией ( $r = 0.58$ ). Также выявлена положительная связь между первичной продукцией планктона и количеством ( $r = 0.58$ ), биомассой ( $r = 0.49$ ) и продукцией ( $r = 0.70$ ) бактерий.

В 2011 г. численность бактериопланктона весной и в начале лета была низкой, она возрастала к середине лета (рис. 8.2 б). В Волжском плесе максимум численности ( $10.3 \times 10^6$  кл/мл) и биомассы ( $202$  мг С/м<sup>3</sup>) наблюдали в середине июля (рис. 8.2 б и в). В Главном плесе количество бактериопланктона достигало максимума ( $8.29 \times 10^6$  кл/мл) в начале сентября, пик биомассы отмечен в середине августа ( $185$  мг С/м<sup>3</sup>). В динамике бактериальной продукции в Волжском плесе водохранилища наблюдались два пика в середине июля и середине августа, и один в Главном плесе в середине июля. Относительное постоянство количества бактериопланктона в течение вегетационного периода ( $C_v$  численности бактерий оказался равным 47.4%,  $C_v$  биомассы – 36.3%) свидетельствовало о сбалансированности процессов его размножения и элиминации.

Выявлены слабая и умеренная положительная связь численности, биомассы и продукции бактериопланктона с температурой воды ( $r = 0.49$ ,  $r = 0.46$  и  $r = 0.69$ , соответственно), а также с продукцией фитопланктона ( $r = 0.32$ ,  $r = 0.40$  и  $r = 0.52$ , соответственно). Средний объем бактериальных клеток слабо отрицательно коррелировал с температурой ( $r = -0.27$ ) и первичной продукцией планктона ( $r = -0.32$ ), а также с численностью ( $r = -0.60$ ), биомассой ( $r = -0.36$ ) и продукцией ( $r = -0.43$ ) бактерий.

Регулярные исследования бактериопланктона на стандартных станциях в пелагиали Рыбинского водохранилища проводятся с 1954 г. Полученные во второй половине прошлого века результаты показали, что в сезонной динамике бактериопланктона в вегетационный период выделяются два пика численности: весной и осенью (Рыбинское водохранилище..., 1972; Романенко, 1985). Весенний пик численности наблюдается в половодье, когда в водохранилище попадает значительное количество аллохтонных бактерий и субстратов. Осенний пик обусловлен, в первую очередь, размножением бактерий за счет органического вещества отмирающего фитопланктона, а также поступлением бактерий и органики в водную толщу при взмучивании донных отложений в результате частых штормов, и привнесом аллохтонных бактерий и органического вещества с паводковыми водами. Летний минимум бактериопланктона наблюдается вследствие большого количества безветренных дней и антагонистического влияния цианобактерий и водорослей (Рыбинское водохранилище..., 1972).

В современный период характер сезонной динамики бактериопланктона отличался от такового в прошлом веке. В настоящее время количество бактерий обычно достигает максимальных значений летом. Также различается уровень количественного развития бактериопланктона и характер его сезонной динамики (сроки и число пиков) в Волжском и Главном плесах водохранилища. Главными факторами, контролирующими пространственное распространение и сезонную динамику бактериальных сообществ в водных экосистемах, являются запасы органических субстратов и соединений биогенных элементов (контроль снизу) и выедание бактериотрофными организмами (контроль сверху), а также лизис вирусами-бактериофагами и температура (Shiah, Ducklow, 1994; Thingstad, Lignell, 1997).

**Структурно-функциональные характеристики бактериопланктона в подледный период.** Зимой бактериопланктон изучали в Волжском плесе Рыбинского водохранилища на одной глубоководной (ст. 1, 58°05.61' с.ш., 38°18.04' в.д.) и двух мелководных станциях (ст. 2, 58°05.77' с.ш., 38°17.53' в.д. и ст. 3, 58°08.83' с.ш., 38°22.75' в.д.). Пробы воды отбирали в феврале–марте 2008 г. плексигласовым батометром Руттнера объемом 0.5 л с 2–3 горизонтов водной толщи, включая поверхностный (около 20 см подо льдом) и придонный (около 50 см над дном).

В период работ глубина на ст. 1 колебалась в пределах 9.5–10.6 м, на ст. 2 и 3 – в пределах 3.5–4.4 м (табл. 8.7). Прозрачность воды составляла 2.8–3.5 м, толщина льда – 40–60 см, слой снега на льду достигал 10 см. Значения pH воды находились в пределах 7.3–7.9 (в среднем 7.6), электропроводность – пределах 374–400 (в среднем 385) мкСм/см. Температура воды изменялась от 0.3 до 0.9°C. Она была постоянно выше на глубоководном участке по сравнению

с мелководными, и увеличивалась от февраля (в среднем  $0.54^{\circ}\text{C}$ ) к марту (в среднем  $0.67^{\circ}\text{C}$ ). Концентрация растворенного кислорода колебалась в пределах 7.3–11.3 мг/л (в среднем 9.1 мг/л) и в большинстве случаев была ниже в придонном горизонте воды по сравнению с поверхностным. Содержание растворенного органического углерода составило 6.93–11.03 мг/л (в среднем 8.88 мг/л,  $C_v=9.4\%$ ), неорганического – 17.9–31.2 мг/л (в среднем 24.4 мг/л,  $C_v=14.4\%$ ), общего азота – 1.15–1.83 мг/л (в среднем 1.5 мг/л,  $C_v=11.2\%$ ).

**Таблица 8.7.** Физикохимические характеристики воды на станциях отбора в Волжском плесе водохранилища в феврале–марте 2008 г. (*H* – глубина, *T* – температура, *EC* – электропроводность, *DIC* – растворенный неорганический углерод, *DOC* – растворенный органический углерод, *TN* – общий азот, п/л – подо льдом, н/д – над дном).

| Дата       | № ст. | <i>H</i> , м | Лед, см | <i>T</i> , °C | <i>O</i> <sub>2</sub> , мг/л |     | <i>EC</i> , мкСм/см | <i>pH</i> | <i>DIC</i> , мг/л | <i>DOC</i> , мг/л | <i>TN</i> , мг/л |
|------------|-------|--------------|---------|---------------|------------------------------|-----|---------------------|-----------|-------------------|-------------------|------------------|
|            |       |              |         |               | п/л                          | н/д |                     |           |                   |                   |                  |
| 2 февраля  | 1     | 10.6         | 40      | 0.8           | 11.3                         | 8.8 | 374                 | 7.31      | 21.73             | 8.74              | 1.15             |
|            | 2     | 4.1          | 55      | 0.4           | 11.3                         | 7.8 | 388                 | 7.59      | 24.01             | 10.13             | 1.49             |
|            | 3     | 4.4          | 55      | 0.3           | 11.0                         | 7.9 | 382                 | 7.70      | 22.80             | 9.60              | 1.42             |
| 15 февраля | 1     | 10.0         | 42      | 0.8           | 10.6                         | 9.4 | 382                 | 7.74      | 25.34             | 10.59             | 1.29             |
|            | 2     | 4.0          | 45      | 0.3           | 9.7                          | 8.6 | 385                 | 7.62      | 17.91             | 9.07              | 1.58             |
|            | 3     | 4.0          | 53      | 0.3           | 9.4                          | 9.2 | 385                 | 7.88      | 23.53             | 9.01              | 1.25             |
| 26 февраля | 1     | 9.5          | 57      | 0.8           | 8.9                          | 8.5 | 377                 | 7.63      | 25.74             | 9.76              | 1.51             |
|            | 2     | 3.5          | 60      | 0.7           | 9.4                          | 8.6 | 380                 | 7.56      | 25.35             | 9.27              | 1.43             |
|            | 3     | 3.7          | 57      | 0.5           | 9.3                          | 8.9 | 379                 | 7.60      | 25.02             | 9.30              | 1.31             |
| 11 марта   | 1     | 9.5          | 48      | 0.8           | 8.7                          | 8.8 | 382                 | 7.61      | 26.07             | 9.03              | 1.63             |
|            | 2     | 3.5          | 51      | 0.5           | 8.8                          | 8.7 | 383                 | 7.56      | 27.47             | 9.30              | 1.44             |
|            | 3     | 3.7          | 52      | 0.7           | 8.7                          | 8.7 | 382                 | 7.58      | 22.72             | 8.38              | 1.32             |
| 20 марта   | 1     | 9.5          | 45      | 0.8           | 7.3                          | 8.0 | 392                 | 7.61      | 30.16             | 8.18              | 1.66             |
|            | 2     | 3.5          | 50      | 0.6           | 8.3                          | 7.9 | 399                 | 7.51      | 31.24             | 9.10              | 1.65             |
|            | 3     | 4.0          | 54      | 0.5           | 8.7                          | 7.4 | 400                 | 7.55      | 28.89             | 8.44              | 1.52             |
| 27 марта   | 1     | 9.0          | 40      | 0.9           | 11.3                         | 8.8 | 395                 | 7.61      | 28.32             | 8.68              | 1.61             |
|            | 2     | 3.5          | 44      | 0.7           | 8.3                          | 7.9 | 397                 | 7.50      | 19.44             | 8.26              | 1.54             |
|            | 3     | 4.0          | 49      | 0.7           | 8.7                          | 7.4 | 399                 | 7.58      | 23.49             | 8.13              | 1.83             |

Численность и биомасса бактериопланктона в подледный период колебались в пределах  $(2.51\text{--}6.11)\times 10^6$  (в среднем  $3.67\times 10^6$  кл/мл,  $C_v = 24.7\%$ ) и 83.7–239.1 мг С/м<sup>3</sup> (в среднем 145.7 мг С/м<sup>3</sup>,  $C_v = 27.5\%$ ), соответственно. Обычно они достигали наибольших значений в придонном горизонте водной толщи (табл. 8.8). Средний объем бактериальных клеток находился в пределах 0.151–0.311 мкм<sup>3</sup>, в среднем 0.216 мкм<sup>3</sup> ( $C_v = 16.8\%$ ). Максимальное значение численности подо льдом зарегистрировано в придонном горизонте глубоководного участка в начале февраля, биомассы – на мелководном участке (ст. 3) 11 марта, где регистрировали максимальный объем бактерий (0.311 мкм<sup>3</sup>). Количество, размеры и биомасса бактерий на глубоководных и мелководных участках различались незначительно и в среднем составляли, соответственно,  $(3.76\pm 1.10)\times 10^6$  и  $(3.60\pm 0.74)\times 10^6$  кл/мл,  $0.0201\pm 0.029$  и  $0.228\pm 0.038$  мкм<sup>3</sup>,  $142.4\pm 44.9$  и  $148.5\pm 36.7$  мг С/м<sup>3</sup>.

От февраля к марту наблюдалось уменьшение количественных показателей бактериопланктона, особенно четко выраженное на глубоководном участке (ст. 1). Здесь средние для столба воды численность и биомасса бактерий в феврале  $((4.28\pm 1.12)\times 10^6$  кл/мл и  $166.8\pm 40.3$  мг С/м<sup>3</sup>, соответственно) были существенно выше, чем в марте  $((2.97\pm 0.31)\times 10^6$  кл/мл и  $105.9\pm 19.3$  мг С/м<sup>3</sup>, со-

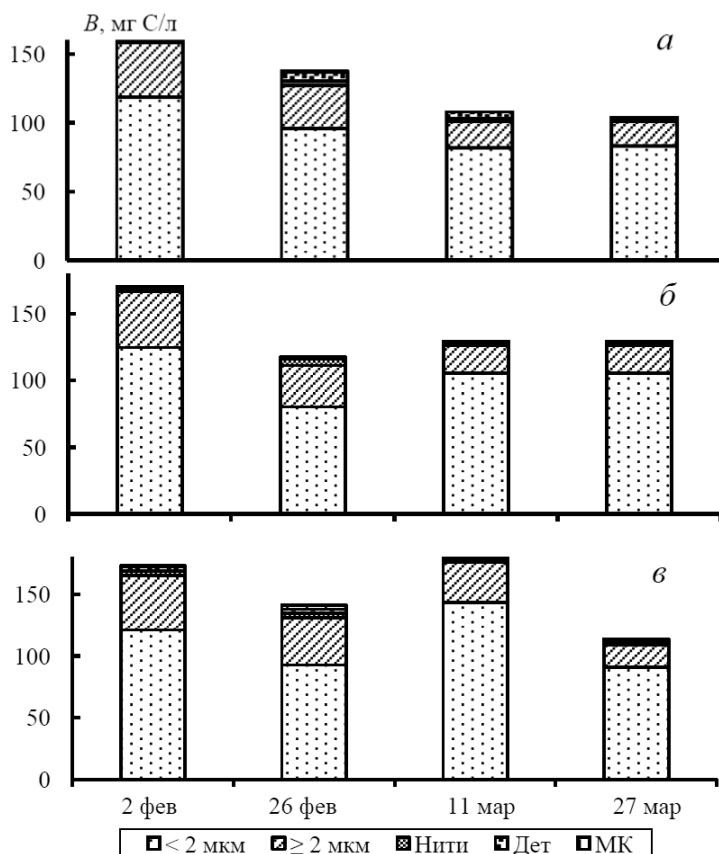


ответственно). На мелководных участках водохранилища (ст. 2 и 3) различия были менее заметны: средние значения численности и биомассы бактериопланктона в феврале составили  $(3.71 \pm 0.84) \times 10^6$  кл/мл и  $157.5 \pm 30.6$  мг С/м<sup>3</sup>, а в марте  $(3.46 \pm 0.60) \times 10^6$  кл/мл и  $137.2 \pm 42.5$  мг С/м<sup>3</sup>, соответственно. Удельная скорость роста бактериопланктона в феврале–марте оказалась равной  $0.0020\text{--}0.0141$  ч<sup>-1</sup> (в среднем  $0.065$  ч<sup>-1</sup>,  $C_v=36.5\%$ ) (табл. 8.8). Этот показатель постепенно возрастал от февраля ( $0.0061$  ч<sup>-1</sup>) к марту ( $0.0070$  ч<sup>-1</sup>) вместе с ростом температуры воды, среднее значение которой составляло  $0.5^\circ\text{C}$  в феврале и  $0.7^\circ\text{C}$  в марте. Удельная скорость роста на глубоководном участке была выше ( $0.0075 \pm 0.0025$  ч<sup>-1</sup>), чем на мелководье ( $0.0058 \pm 0.0021$  ч<sup>-1</sup>). Бактериальная продукция изменялась в пределах  $6.0\text{--}33.2$  мг С/(м<sup>3</sup>×сут) (в среднем  $21.7$  мг С/(м<sup>3</sup>×сут),  $C_v=32.9\%$ ). Из-за большей биомассы бактериопланктона его продукция в феврале была выше по сравнению с мартом и составляла соответственно  $23.3 \pm 6.5$  и  $19.7 \pm 7.5$  мг С/(м<sup>3</sup>×сут).

**Таблица 8.8.** Численность ( $N$ ), средний объем клеток ( $V$ ), биомасса ( $B$ ), удельная скорость роста ( $\mu$ ), время удвоения численности ( $D$ ) и продукция ( $P$ ) бактериопланктона в подледный период.

| Дата       | № ст. | Горизонт,<br>м | $N$ ,<br>10 <sup>3</sup> кл/мл | $V$ ,<br>мкм <sup>3</sup> | $B$ , мг<br>С/м <sup>3</sup> | $\mu$ , ч <sup>-1</sup> | $D$ , ч | $P$ ,<br>мг С/(м <sup>3</sup> ×сут) |
|------------|-------|----------------|--------------------------------|---------------------------|------------------------------|-------------------------|---------|-------------------------------------|
| 2 февраля  | 1     | п/л            | 3519                           | 0.209                     | 136.7                        | 0.0060                  | 115.5   | 19.7                                |
|            |       | 5м             | 3572                           | 0.224                     | 145.8                        | —                       | —       | —                                   |
|            |       | н/д            | 6111                           | 0.175                     | 209.0                        | —                       | —       | —                                   |
|            | 2     | п/л            | 4139                           | 0.227                     | 170.5                        | 0.0058                  | 119.5   | 23.7                                |
|            |       | п/л            | 4451                           | 0.209                     | 173.2                        | 0.0072                  | 96.3    | 29.9                                |
|            |       | п/л            | 4363                           | 0.241                     | 188.0                        | 0.0070                  | 99.0    | 31.6                                |
| 15 февраля | 5м    | 5м             | 4220                           | 0.236                     | 178.9                        | 0.0070                  | 99.0    | 30.0                                |
|            |       | н/д            | 6112                           | 0.200                     | 230.2                        | 0.0050                  | 138.6   | 27.6                                |
|            |       | п/л            | 4225                           | 0.227                     | 174.2                        | 0.0043                  | 161.2   | 18.0                                |
|            | н/д   | н/д            | 4275                           | 0.213                     | 168.7                        | 0.0050                  | 138.6   | 20.2                                |
|            |       | п/л            | 4350                           | 0.229                     | 180.8                        | 0.0060                  | 115.5   | 26.0                                |
|            |       | н/д            | 4520                           | 0.246                     | 197.8                        | 0.0070                  | 99.0    | 33.2                                |
| 26 февраля | 1     | п/л            | 3465                           | 0.189                     | 125.4                        | 0.0079                  | 87.7    | 23.8                                |
|            |       | 5м             | 3013                           | 0.188                     | 108.6                        | 0.0056                  | 123.8   | 14.6                                |
|            |       | н/д            | 4182                           | 0.238                     | 178.7                        | 0.0066                  | 105.0   | 28.3                                |
|            | 2     | п/л            | 2542                           | 0.266                     | 117.6                        | 0.0043                  | 161.2   | 12.1                                |
|            |       | н/д            | 2505                           | 0.247                     | 109.7                        | 0.0078                  | 88.9    | 20.5                                |
|            |       | п/л            | 2679                           | 0.249                     | 118.3                        | 0.0044                  | 157.5   | 12.5                                |
|            | н/д   | н/д            | 3376                           | 0.285                     | 164.1                        | 0.0063                  | 110.0   | 24.8                                |
| 11 марта   | 1     | п/л            | 3237                           | 0.162                     | 104.9                        | 0.0069                  | 100.5   | 17.4                                |
|            |       | 5м             | 2575                           | 0.163                     | 83.7                         | 0.0078                  | 88.9    | 15.7                                |
|            |       | н/д            | 3402                           | 0.215                     | 135.0                        | 0.0090                  | 77.0    | 29.2                                |
|            | 2     | п/л            | 2863                           | 0.250                     | 126.5                        | 0.0040                  | 173.3   | 12.1                                |
|            |       | н/д            | 2958                           | 0.224                     | 120.9                        | 0.0078                  | 88.9    | 22.6                                |
|            |       | п/л            | 4623                           | 0.311                     | 239.1                        | 0.0033                  | 210.0   | 18.9                                |
|            | н/д   | н/д            | 3458                           | 0.188                     | 124.7                        | 0.0020                  | 346.6   | 6.0                                 |
| 27 марта   | 1     | п/л            | 2798                           | 0.151                     | 86.0                         | 0.0141                  | 49.2    | 29.1                                |
|            |       | 5м             | 2782                           | 0.210                     | 108.5                        | 0.0044                  | 157.5   | 11.5                                |
|            |       | н/д            | 3010                           | 0.209                     | 117.1                        | 0.0096                  | 72.2    | 27.0                                |
|            | 2     | п/л            | 3244                           | 0.179                     | 112.8                        | 0.0088                  | 78.8    | 23.8                                |
|            |       | н/д            | 3995                           | 0.191                     | 145.7                        | 0.0062                  | 111.8   | 21.7                                |
|            |       | п/л            | 2958                           | 0.207                     | 114.1                        | 0.0043                  | 161.2   | 11.8                                |
|            | 3     | н/д            | 3551                           | 0.160                     | 113.8                        | 0.0104                  | 66.6    | 28.4                                |

Как и в период, свободный ото льда, основным компонентом зимнего бактериопланктона Рыбинского водохранилища были одиночные мелкие клетки, составлявшие 83.7% общей численности и 74.6% общей биомассы бактерий (рис. 8.3). Важным компонентом сообщества были также крупные (длиной  $\geq 2$  мкм) палочки, численность и биомасса которых составляли соответственно 3.5–12.4% (в среднем  $7.5 \pm 2.4\%$ ) численности и 12.9–31.9% (в среднем  $20.9 \pm 5.1\%$ ) биомассы бактериопланктона. Доля крупных палочек в биомассе сообщества была выше в феврале (в среднем  $25.4 \pm 4.0\%$ ), чем в марте (в среднем  $17.5 \pm 2.9\%$ ). Вклад нитевидных и ассоциированных с детритом бактерий в формирование общей биомассы бактериопланктона не превышал 4 и 8% и в среднем за зиму составил около 2%. Бактерии, образующие микроколонии, были минорным компонентом сообщества. Они были обнаружены только в 28% проб, а их доля в общей биомассе бактериопланктона составила в среднем 0.45%.



**Рис. 8.3.** Вклад различных размерно-морфологических групп бактерий в формирование общей биомассы гетеротрофного бактериопланктона на глубоководной станции 1 (а) и мелководных станциях 2 (б) и 3 (в) в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в феврале–марте 2008 г. Группы: одиночные  $< 2$  мкм, крупные палочки  $\geq 2$  мкм, нитевидные (Нити), прикрепленные к детритным частицам (Дет) и образующие микроколонии (МК).

Высокая доля в сообществе крупных палочковидных бактерий объясняется слабым развитием в подледный период протистов, в первую очередь, гетеротрофных жгутиконосцев – главных бактериотрофных организмов в Рыбинском водохранилище (Копылов, Косолапов, 2008). Они предпочитают использовать в пищу крупных и активных бактерий (Gonzalez, 1996). Численность гетеротрофных нанофлагеллят в феврале–марте 2008 г. не превышала 253 кл/мл, в среднем  $102 \pm 14$  кл/мл (Копылов и др., 2016). Их воздействие на бактериопланктон было незначительным, за сутки они выедали только 0.5–2.0% (в среднем  $1.5 \pm 0.1\%$ ) продукции бактерий на глубоководном участке и 0.9–7.1% (в среднем  $2.5 \pm 0.5\%$ ) продукции на мелководных участках. В отличие от вегетационного периода, подо льдом потребление бактерий жгутиконосцами было существенно ниже его лизиса вирусами.

При сравнении структурно-функциональных характеристик бактериопланктона на глубоководном участке (ст. 1) в подледный период 2008 г. с таковыми в пелагиали водохранилища в вегетационный период предыдущего 2007 г. (табл. 8.9) оказалось, что численность, биомасса, удельная скорость роста и продукция бактерий были выше в мае–сентябре по сравнению с февралем–мартом. Размеры бактериальных клеток, напротив, были больше в подледный период. Минимальные структурно-функциональные показатели бактериопланктона были зарегистрированы в октябре 2007 г.

**Таблица 8.9.** Структурно-функциональные характеристики бактериопланктона в глубоководной части Рыбинского водохранилища в мае–октябре 2007 г. и феврале–марте 2008 г.

| Дата     | $N, 10^6$<br>кл/мл | $V,$<br>мкм <sup>3</sup> | $B, \text{мг}$<br>С/м <sup>3</sup> | $\mu, \text{сут}^{-1}$ | $D, \text{ч}$ | $P, \text{мг}$<br>С/(м <sup>3</sup> ×сут) |
|----------|--------------------|--------------------------|------------------------------------|------------------------|---------------|---|
| 2007     |                    |                          |                                    |                        |               |   |
| май      | 6.45               | 0.129                    | 177                                | 0.333                  | 50            | 59  |
| июнь     | 6.77               | 0.138                    | 198                                | 0.384                  | 49            | 76  |
| июль     | 8.44               | 0.146                    | 251                                | 0.398                  | 42            | 100                                       |
| август   | 6.58               | 0.124                    | 214                                | 0.673                  | 25            | 144                                       |
| сентябрь | 5.33               | 0.111                    | 131                                | 0.321                  | 52            | 42  |
| октябрь  | 2.32               | 0.111                    | 57                                 | 0.105                  | 158           | 6   |
| 2008     |                    |                          |                                    |                        |               |   |
| февраль  | 4.28               | 0.211                    | 167                                | 0.155                  | 108           | 25.1                                      |
| март     | 2.97               | 0.185                    | 106                                | 0.207                  | 80            | 21.6                                      |

Ранее установлено (Рыбинское водохранилище..., 1972), что с уменьшением температуры воды поздней осенью и зимой численность бактериопланктона в водохранилище снижается в 1.5–2 раза по сравнению с наблюдаемой летом. В этот период большая часть бактерий находится в неактивном состоянии, и темп их размножения замедляется. Однако к концу подледного периода, обычно с начала апреля, количество и активность бактериопланктона начинают возрастать.

В подледный период 2008 г. все структурно-функциональные показатели бактериопланктона (численность, размеры, биомасса, скорость роста и продукция) увеличились по сравнению с 1988 г. (табл. 8.10). Уровень развития гетеротрофных бактерий подо льдом определяется как абиотическими (температура, обеспеченность субстратами и биогенными элементами, концен-

трация кислорода), так и биотическими факторами (выедание протистами и многоклеточным зоопланктоном, лизис вирусами). Подо льдом в 2008 г. температура воды была выше, чем в 1988 г. Количество органических веществ, синтезируемых фитопланктоном в предшествующий, свободный ото льда период, в значительной степени определяет количественное развитие зимнего бактериопланктона. Значения первичной продукции фитопланктона, рассчитанные за вегетационные периоды 1987 и 2007 гг., существенно не различались и составляли 215 и 195 г С/м<sup>2</sup>, соответственно. В 2008 г. подо льдом зарегистрирована низкая биомасса потребителей бактериопланктона – гетеротрофных нанофлагеллят ( $3.6 \pm 3.6$  мг/м<sup>3</sup>) и метазоопланктона ( $0.7$  мг/м<sup>3</sup>) (см. главу 9).

**Таблица 8.10.** Структурно-функциональные характеристики бактериопланктона в глубоководной части Рыбинского водохранилища в феврале – марте 1988 и 2008 гг.

| Параметр                      | 1988          |               | 2008          |               |
|-------------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
|                               | Min–Max       | Среднее       | Min–Max       | Среднее       |
| T, °C                         | 0.1–0.4       | 0.3±0.2       | 0.3–0.9       | 0.6±0.2       |
| N, 10 <sup>6</sup> кл/мл      | 1.67–2.18     | 1.93±0.10     | 2.58–6.11     | 3.76±1.10     |
| V, мкм <sup>3</sup>           | 0.073–0.156   | 0.126±0.019   | 0.151–0.241   | 0.201±0.029   |
| B, мг С/м <sup>3</sup>        | 30.3–61.2     | 52.0±7.1      | 83.7–230.2    | 142.4±44.9    |
| μ, ч <sup>-1</sup>            | 0.0015–0.0112 | 0.0050±0.0022 | 0.0044–0.0141 | 0.0075±0.0025 |
| D, ч                          | 62–462        | 139±68        | 49–158        | 101±29        |
| P, мг С/(м <sup>3</sup> ×сут) | 1.1–15.5      | 6.8 ±3.2      | 11.5–31.6     | 23.5±6.8      |

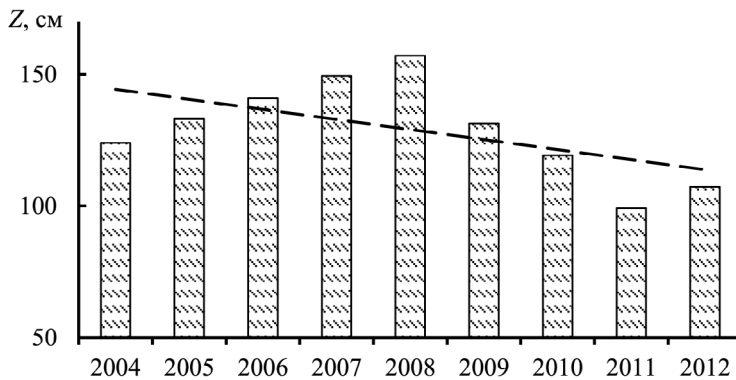
**Примечание.** Min–Max – пределы колебаний параметра, Среднее – среднее значение и его стандартное отклонение.

Инфузории не были обнаружены, по-видимому, из-за позднего ледостава и длительного периода образования льда. Ранее, в феврале–марте 1980-х годов регистрировали более высокие значения биомассы протистов и многоклеточного планктона (Копылов, Крылова, 1990; Ривьер, 2012), избирательно выедающих крупных бактерий (González, 1996; Kato, 1996). По-видимому, сравнительно высокие численность, биомасса, скорость роста и продукция бактериопланктона в подледный период 2008 г. объясняются более высокой температурой воды и более слабым развитием бактериотрофных организмов по сравнению с 1988 г.

Принимая во внимание, что в Рыбинском водохранилище протисты и зоопланктон за вегетационный период выедают в среднем 31% первичной продукции фитопланктона (Копылов и др., 2010), запас детрита в 1988 г. пополнился на 148 г С/м<sup>2</sup>, а в 2008 г. – на 134 г С/м<sup>2</sup>. Согласно (Романенко, 1985), у гетеротрофных бактерий водохранилища коэффициент использования усвоенной пищи на рост равен 0.3, исходя из этого потребности бактериопланктона в органическом углероде в феврале–марте составили в 1988 г. 13.3 г С/м<sup>2</sup>, а в 2008 г. – 67.4 г С/м<sup>2</sup>. В подледный период 1988 г. гетеротрофные бактерии могли использовать только 9% перешедшей в детрит первичной продукции планктона, тогда как в 2008 г. им было необходимо 50%. Таким образом, в 2008 г. значение бактериопланктона как компонента детритной пищевой цепи в функционировании зимнего планктонного сообщества водохранилища существенно возросло по сравнению с 1988 г.

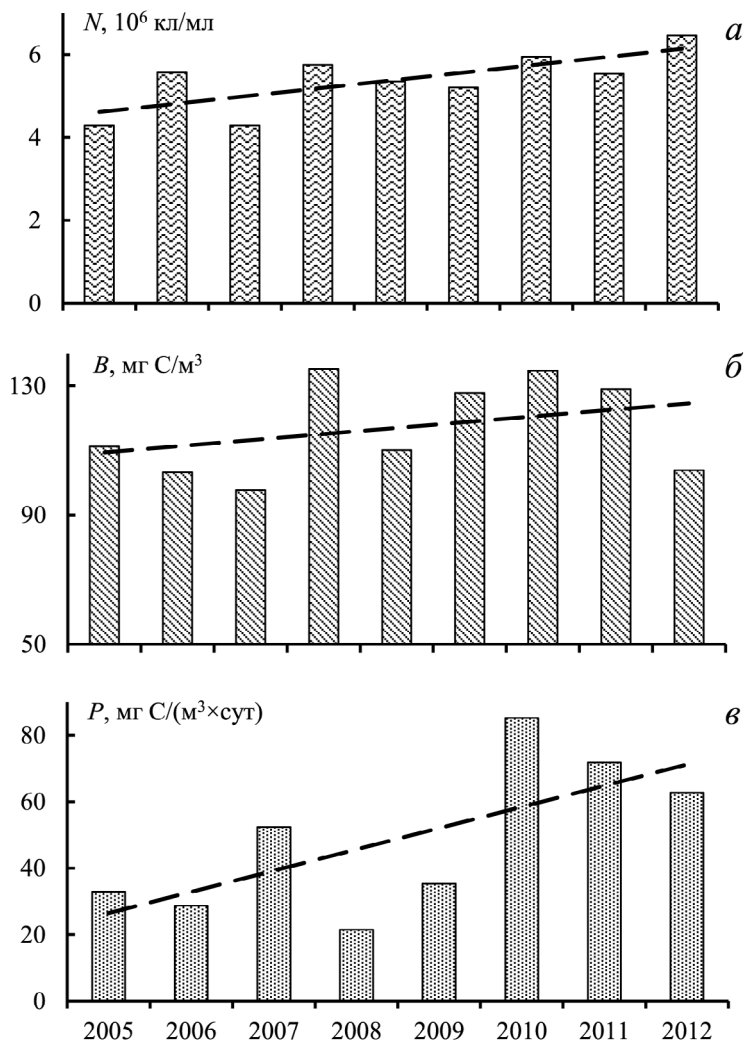
**Межгодовые изменения параметров бактериопланктона.** Исследования динамики бактериопланктона проводили на шести стандартных станциях, расположенных в глубоководной части Волжского и Главного плесов водохранилища, в мае–октябре 2004–2012 гг. В эти годы средние за июнь–сентябрь значения температуры поверхностного слоя воды водохранилища изменялись от 16.5°C в 2008 г. до 18.9°C в 2010 г. (Лазарева, Соколова, 2013), отмечен достоверный рост температуры после 2000 г. (см. главу 2). Уровень прозрачности воды варьировал от 99 см в 2011 г. до 157 см в 2008 г. с тенденцией к снижению показателя в последние годы (рис. 8.4).

Минимальная среднесезонная численность бактериопланктона ( $4.28 \times 10^6$  кл/мл) зарегистрирована в 2004 г, максимальная ( $6.46 \times 10^6$  кл/мл) в 2012 г. (рис. 8.5 а). Минимальные биомасса и продукция бактерий наблюдались в 2006 г.; максимальная биомасса в 2007 г., удельная скорость роста и продукция в 2010 г. (рис. 8.5 б и в), в июле–августе которого стояла аномально жаркая погода. Можно заключить, что в современный период проявляется тенденция к увеличению структурно-функциональных характеристик бактериопланктона, особенно его удельной скорости роста и продукции. Возрастание количества бактерий, свидетельствующее об эвтрофировании водохранилища, отмечали еще в прошлом веке (Романенко, 1985). Численность, биомасса и продукция бактериопланктона водохранилища в современный период характеризуют его как эвтрофный водоем (Копылов, Косолапов, 2007).



**Рис 8.4.** Средние за вегетационный период значения прозрачности воды в Рыбинском водохранилище в 2004–2012 гг.

Потепление климата в северной части Европы хорошо согласуется с динамикой Северо-Атлантического колебания (*NAO* – North Atlantic Oscillation), особенно с динамикой зимнего (с января по март) индекса *NAO*. Считается, что зимний коэффициент позволяет прогнозировать долговременные изменения биоты водных экосистем, поскольку отражает особенности климата в северных регионах зимой и ранней весной, когда формируются стартовые условия развития короткоциклового населения пресноводного планктона (Straile, Adrian, 2000).



**Рис 8.5.** Средние за вегетационный период значения численности (*a*), биомассы (*б*) и продукции (*в*) бактериопланктона в Рыбинском водохранилище в 2004–2012 гг.

Анализ межгодовой динамики бактериопланктона в 2004–2012 гг. показал, что в случае аномальных изменений климатических показателей корреляционная связь между структурно-функциональными показателями бактериопланктона и *NAO* ослабляется (табл. 8.11). В 2010 г. годовой индекс *NAO* достиг рекордного минимального значения (-13.8), в июле–августе благодаря африканскому антициклону на территории европейской части России наблюдалась аномально жаркая погода. В этот период в водохранилище вследствие высокой температуры воды и интенсивного развития фитопланктона резко возросли численность, биомасса и продукция гетеротрофных бактерий. Если убрать из анализа данные аномального 2010 г., то между

индексами  $NAO$  и структурно-функциональными параметрами бактериопланктона проявляются умеренные и сильные положительные зависимости (табл. 8.11), исключение составляет слабая отрицательная корреляция количества бактерий с индексом  $NAO_{Year}$ . Были также установлены умеренные (численности и биомассы) и сильные (удельной скорости роста и продукции бактериопланктона) положительные связи с температурой воды и первичной продукцией фитопланктона.

**Таблица 8.11.** Коэффициенты корреляции Спирмена средних за вегетационный период показателей бактериопланктона (численность ( $N$ ), средний объем клеток ( $V$ ), биомасса ( $B$ ), удельная скорость роста ( $\mu$ ) и продукция ( $P$ ) в Рыбинском водохранилище с прозрачностью ( $Z$ , см), температурой воды ( $T$ , °C), продукцией фитопланктона ( $P_{PHY}$ , мг C/(м³×сут)), зимним (с января по апрель,  $NAO_{JFMA}$ ) и годовым ( $NAO_{Year}$ ) индексами Северо-Атлантического колебания в 2004–2012 гг.

| Параметр                           | 2010 г. | Фактор  |         |           |              |              |
|------------------------------------|---------|---------|---------|-----------|--------------|--------------|
|                                    |         | $Z$     | $T$     | $P_{PHY}$ | $NAO_{JFMA}$ | $NAO_{Year}$ |
| $N, 10^6$ кл/мл                    | +2010   | -0.283  | 0.519   | 0.119     | 0.117        | -0.333       |
|                                    | -2010   | -0.071  | 0.383   | 0.679     | 0.405        | -0.143       |
| $V, \mu\text{м}^3$                 | +2010   | -0.217  | 0.192   | 0.119     | 0.183        | 0.683*       |
|                                    | -2010   | -0.333  | 0.311   | 0.179     | 0.167        | 0.714*       |
| $B, \text{мг C/м}^3$               | +2010   | -0.183  | 0.544   | 0.429     | 0.117        | 0.133        |
|                                    | -2010   | -0.143  | 0.443   | 0.429     | 0.476        | 0.476        |
| $\mu, \text{ч}^{-1}$               | +2010   | -0.690  | 0.707   | 0.881*    | 0.119        | 0.095        |
|                                    | -2010   | -0.643  | 0.559   | 0.928*    | 0.679        | 0.643        |
| $P, \text{мг}$                     | +2010   | -0.786* | 0.922*  | 0.905*    | 0.166        | 0.143        |
| $C/(\text{м}^3 \times \text{сут})$ | -2010   | -0.786* | -0.883* | 0.964*    | 0.750        | 0.714        |

**Примечание.** \* – коэффициенты корреляции значимы при  $p < 0.05$ , 2010 г.: +/- данные этого года учитывали/не учитывали в анализе.

Бактерии оказывают существенное влияние на формирование климата Земли, поскольку участвуют в процессах образования и потребления  $\text{CO}_2$ ,  $\text{CH}_4$ ,  $\text{NO}_2$  и других парниковых газов (Greenhouse gas..., 2005). В свою очередь, регистрируемое в современный период потепление климата влияет на структуру бактериальных сообществ и их функции в водных экосистемах (Sarmiento et al., 2010).

**Вклад бактериопланктона, бактериозпифитона и бактериобентоса в формирование общей численности, биомассы и продукции гетеротрофных бактерий в водохранилище.** В Рыбинском водохранилище были определены численность, биомасса и продукция планктонных, эпифитных и бентосных бактериальных сообществ и оценен их вклад в формирование общего количества, биомассы и продуктивности гетеротрофных бактерий. Исследования бактериальных сообществ водохранилища проводили в июле–августе 2007–2012 гг. (Копылов и др., 2017). Самые мелкие бактерии обитали в водной толще, самые крупные – в донных отложениях (табл. 8.12). Количество, биомасса и продукция бактерий в 1 см³ донных отложений превышали таковые в обрастаниях высших водных растений в 10–100 раз, в водной толще – в 1000–10000 раз. Средние значения численности и биомассы гетеротрофных бактерий в водной толще, обрастаниях

высших водных растений (толщину обрастаний принимали равной 1 мм) и донных осадках (верхний слой, 2 см), рассчитанные на 1 см<sup>3</sup>, составляли  $(7.62 \pm 0.42) \times 10^6$  кл/см<sup>3</sup> и  $0.106 \pm 0.005$  мкг С/см<sup>3</sup>,  $(1.09 \pm 0.32) \times 10^9$  кл/см<sup>3</sup> и  $29.3 \pm 7.7$  мкг С/см<sup>3</sup>,  $(7.73 \pm 0.71) \times 10^9$  кл/см<sup>3</sup> и  $0.28 \pm 0.02$  мкг С/см<sup>3</sup>, соответственно.

Бентосные бактерии имели наиболее высокий темп размножения. Средняя удельная скорость роста планктонных, эпифитонных и бентосных бактерий в период проведения исследований оказалась равной 0.657, 0.848 и 1.642 сут<sup>-1</sup>, соответственно. Одной из возможных причин более медленного прироста численности планктонных бактерий является более низкая по сравнению с эпифитомом и бентосом доля активных бактерий (Haglund et al., 2002). Гетеротрофная бактериальная продукция в водной толще, обрастаниях высших водных растений и донных осадках составила в среднем  $0.071 \pm 0.025$ ,  $23.8 \pm 5.8$  и  $460 \pm 0.05$  мкг С/(см<sup>3</sup>×сут), соответственно.

**Таблица 8.12.** Численность ( $N$ ), средний объем клетки ( $V$ ), биомасса ( $B$ ) и продукция ( $P$ ) бактериопланктона, бактериоэпифитона и бактериобентоса в Рыбинском водохранилище

| Бактериопланктон               |                                   |                                |  |
|--------------------------------|-----------------------------------|--------------------------------|--|
| $N, 10^6 \text{ кл/см}^3$      | $V, \text{ мкм}^3$                | $B, \text{ мкг С/м}^3$         | $P, \text{ мкг С/}(\text{м}^3 \times \text{сут})$  |
| <u>5.10–12.81</u><br>7.62±0.42 | <u>0.036–0.067</u><br>0.051±0.002 | <u>70.0–165.1</u><br>105.6±5.3 | <u>24.2–110.4</u><br>70.6±5.8                      |
| Бактериоэпифитон               |                                   |                                |  |
| $N, 10^6 \text{ кл/см}^2$      | $V, \text{ мкм}^3$                | $B, \text{ мкг С/м}^2$         | $P, \text{ мкг С/}(\text{см}^2 \times \text{сут})$ |
| <u>2–282</u><br>109±21         | <u>0.082–0.403</u><br>0.157±0.027 | <u>0.1–7.8</u><br>2.9±0.5      | <u>0.05–9.44</u><br>2.38±0.50                      |
| Бактериобентос                 |                                   |                                |  |
| $N, 10^9 \text{ кл/см}^3$      | $V, \text{ мкм}^3$                | $B, \text{ мкг С/см}^3$        | $P, \text{ мкг С/}(\text{см}^3 \times \text{сут})$ |
| <u>3.71–14.98</u><br>7.73±0.71 | <u>0.120–0.278</u><br>0.205±0.012 | <u>0.10–0.46</u><br>0.28±0.02  | <u>0.19–1.06</u><br>0.46±0.05                      |

**Примечание.** Над чертой – пределы колебаний параметра, под чертой – среднее значение с его ошибкой.

С использованием морфометрических характеристик водохранилища и данных наших исследований рассчитаны количество и продукция всех гетеротрофных бактерий в водоеме (табл. 8.13). Основное количество бактерий находилось в донных осадках. Бентосные бактерии вносили главный вклад в общую бактериальную продукцию водохранилища. Численность, биомасса и продукция бактериобентоса превышали таковые бактериопланктона в 4–35, 9–83 и 23–221 раз, соответственно.

Бактериоэпифитон играл минорную роль в формировании общей численности, биомассы и продукции гетеротрофных бактерий Рыбинского водохранилища.

С учетом того, что эффективность бактериального роста в Рыбинском водохранилище в среднем 0.3 (Романенко, 1985; Косолапов и др., 2014), гетеротрофные бактерии за сутки потребляли  $14.6 \times 10^{10}$  г С. Их траты на энергетический обмен составляли  $10.2 \times 10^{10}$  г С/сут, большая их часть (96%) приходилась на долю бактерий в донных отложениях.



**Таблица 8.13.** Численность ( $N$ ), биомасса ( $B$ ) и суточная продукция ( $P$ ) гетеротрофных бактерий в водной толще, обрастаниях высших водных растений и донных отложениях водохранилища.

| Параметры           | Водная толща   | Обрастания      | Донные осадки  | Сумма  |
|---------------------|----------------|-----------------|----------------|--------|
| $N$ , $10^{20}$ /кл | 1942.8<br>(22) | 5.5<br>( $<1$ ) | 7034.3<br>(78) | 8982.6 |
| $B$ , $10^7$ г С    | 269.1<br>(10)  | 1.5<br>( $<1$ ) | 2548.0<br>(90) | 2818.6 |
| $P$ , $10^7$ г С    | 179.9<br>(4)   | 1.5<br>( $<1$ ) | 4186.0<br>(96) | 4367.4 |

**Примечание.** В скобках приведена доля в % суммарного значения показателя.

Таким образом, в мелководном Рыбинском водохранилище основной вклад в формирование общего количества, биомассы и продукции гетеротрофных бактерий вносит бактериобентос. Бактериопланктон и бактериоэпифитон играют значительно меньшую роль. Полученные данные свидетельствуют о ведущей роли бентосных бактерий в минерализации органических веществ в экосистеме водохранилища.

## 8.2. Численность вирусов, вирусная инфекция, вирус-индуцированная смертность гетеротрофных бактерий в водной толще, эпифитоне высших водных растений и донных осадках водохранилища<sup>2</sup>

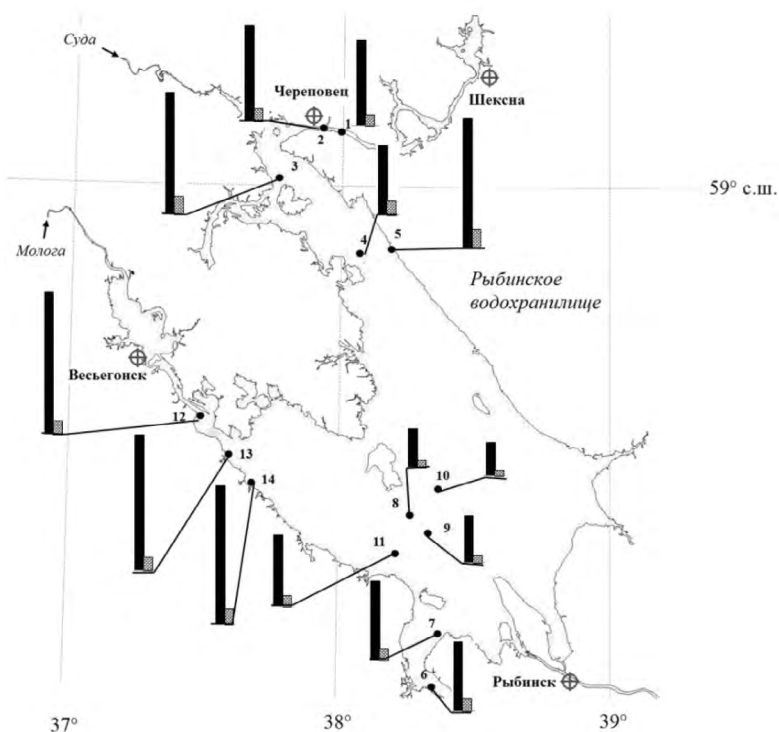
Вирусы являются постоянным, наиболее многочисленным разнообразным компонентом пресноводных экосистем. Они оказывают значительное влияние на численность, продукцию и видовой состав микроорганизмов, а также регулируют потоки вещества и энергии в микробных трофических сетях (Wommac, Colwell, 2000; Weinbauer, 2004). Рыбинское водохранилище – это единственный водоем в России, где определены численность, размеры и функциональные характеристики вирусов в водной толще, обрастаниях высших водных растений и донных отложениях, что, в конечном итоге, позволило оценить роль вирусов-бактериофагов в контроле над численностью и продукцией гетеротрофного бактериопланктона, бактериоэпифитона и бактериобентоса (Копылов и др., 2007, 2011, 2014, 2016 а, б).

### 8.2.1. Численность вирусов в разных местообитаниях

**Водная толща.** Количество планктонных свободных вирусных частиц ( $N_v$ ) колебалось от  $21.1$  до  $90.5 \times 10^6$  частиц/мл, достигая максимальных величин в Моложском плесе (рис. 8.6). В среднем для водохранилища  $N_v$  составляла  $(57.0 \pm 6.4) \times 10^6$  частиц/мл. Численность вириопланктона превышала численность бактериопланктона в  $3.4$ – $11.9$  (в среднем в  $7.9 \pm 0.6$ ) раз. Между количествами вирио- и бактериопланктона обнаружена высокая положительная корреляция ( $r = 0.79$ ,  $p = 0.05$ ).

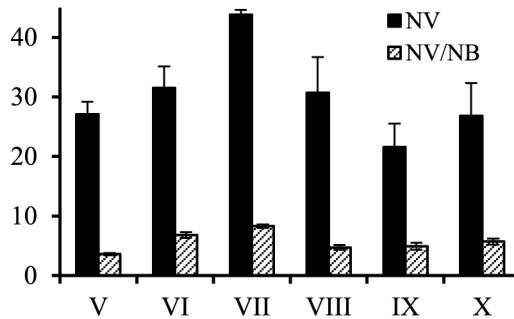
<sup>2</sup> Авторы раздела А.И. Копылов, Д.Б. Косолапов, Е.А. Заботкина, И.В. Рыбакова, Е.В. Румянцева.

В течение мая–октября на шести глубоководных станциях Волжского и Главного плесов средняя для столба воды  $N_V$  изменялась от  $11.0 \times 10^6$  вирусов/мл в октябре до  $57.4 \times 10^6$  вирусов/мл в августе и составила в среднем для водохранилища  $31 \times 10^6$  вирусов/мл. Отношение  $N_V/N_B$  изменялось от 3.0 в сентябре до 9.4 в июле. В среднем для всей исследованной акватории водохранилища  $N_V$  и  $N_V/N_B$  достигали наибольших значений в июле (рис. 8.7).



**Рис. 8.6.** Распределение численности свободных вирусов ( $N_V$ ,  $10^6$  частиц/мл) и отношения численности вирусов к численности бактерий по акватории водохранилища в августе 2007 г. Станции: 1 – Шексна, выше Череповца, Кабачино; 2 – Кошта; 3 – Любец; 4 – Мякса; 5 – литораль против Мяксы; 6 – Коприно; 7 – Молога; 8 – Наволок; 9 – Ср. Двор; 10 – Измайлово; 11 – Брейтово; 12 – Противье; 13 – литораль у Противья; 14 – Первомайка.

Корреляционный анализ выявил тесную прямую связь численности вирусов с продукцией бактерий ( $r = 0.77$ ,  $p = 0.05$ ) и темновой ассимиляцией  $\text{CO}_2$  ( $r = 0.78$ ,  $p = 0.05$ ). Более слабая корреляция обилия вирусов обнаружена с общей численностью бактериопланктона ( $r = 0.49$ ,  $p = 0.05$ ) и первичной продукцией фитопланктона ( $r = 0.42$ ,  $p = 0.05$ ). Установлены также слабые положительные корреляции между количеством планктонных вирусов и температурой воды ( $r = 0.51$ ,  $p = 0.05$ ), прозрачностью воды ( $r = 0.32$ ,  $p = 0.05$ ). Отрицательная зависимость выявлена между концентрацией вирусов и содержанием в воде взвешенного вещества ( $r = -0.42$ ,  $p = 0.05$ ).



**Рис. 8.7.** Сезонная динамика численности свободных вирусов ( $N_V$ ,  $10^6$  вирусов/мл) и отношения численности вирусов к численности бактерий в мае–октябре 2005 г.

**Таблица 8.14.** Численность бактерий с прикрепленными к их клеткам вирусами ( $N_{BV}$ ) и численность вирусов, прикрепленных к клеткам бактерий ( $N_{VB}$ ).

| Плес        | $N_{BV}$ , $10^6$<br>кл/мл | $N_{BV}/N_B$ , % | $N_{VB}$ , $10^6$<br>вирусов/мл | $N_{VB}/N_V$ , % |
|-------------|----------------------------|------------------|---------------------------------|------------------|
| р. Шексна   | 1.92                       | 24.5             | 3.36                            | 6.2              |
| Шекснинский | <u>1.0–2.1</u>             | <u>20.2–46.6</u> | <u>2.5–6.1</u>                  | <u>3.3–10.1</u>  |
|             | 1.6±0.3                    | 30.8±5.7         | 4.4±1.0                         | 6.7±1.4          |
| Центральный | <u>0.4–2.3</u>             | <u>8.1–43.5</u>  | <u>0.6–4.2</u>                  | <u>2.3–20.0</u>  |
|             | 1.3±0.4                    | 28.2±7.8         | 2.3±0.7                         | 8.7±3.9          |
| Волжский    | <u>1.2–2.0</u>             | <u>20.2–30.5</u> | <u>3.4–4.7</u>                  | <u>7.8–9.3</u>   |
|             | 1.6                        | 25.3             | 4.1                             | 8.5              |
| Моложский   | <u>1.6–2.1</u>             | <u>18.4–20.6</u> | <u>2.8–3.2</u>                  | <u>3.2–3.7</u>   |
|             | 1.9±0.1                    | 19.7±0.7         | 3.0±0.1                         | 3.4±0.1          |

**Примечание:** над чертой – пределы колебаний (min–max), под чертой – среднее с его ошибкой.

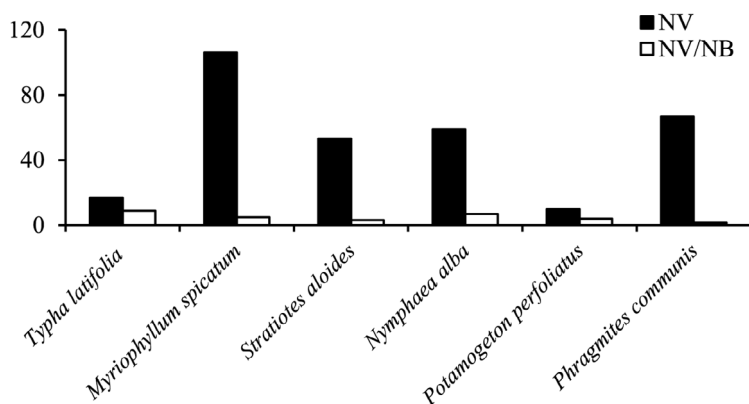
В вириопланктоне водохранилища присутствовали вирусные частицы, размеры капсидов которых изменялись от 19 до 435 нм. Среднее для пробы воды значение этого параметра составляло  $80 \pm 4$  нм (диапазон колебаний от 49 до 111 нм). Средние доли разных размерных групп в общем количестве вирусов были следующими: <40 нм –  $9.5 \pm 2.6\%$  (пределы 0–28.9%), 40–60 нм –  $24.2 \pm 5.0\%$  (0–49.0%), 60–100 нм –  $41.5 \pm 3.7$  (24.3–64.0%), 100–150 нм –  $20.0 \pm 5.8\%$  (0–66.7%), 150–200 нм –  $4.2 \pm 1.5\%$  (0–13.6%) и >200 нм –  $0.6 \pm 0.4\%$  (0–5.1%).

В водохранилище обнаружено большое количество вирусов, прикрепленных к бактериальным клеткам (табл. 8.14). На поверхности одной клетки бактерий находилось до 19 вирусных частиц, но в среднем для пробы их численность варьировала в пределах 1.3–3.1 частиц/кл. Среднее количество бактерий с прикрепленными к их клеткам вирусными частицами составило  $(1.58 \pm 0.16) \times 10^6$  кл/мл или  $24 \pm 2\%$  общей численности бактериопланктона, а численность прикрепленных к бактериям вирусов –  $(3.40 \pm 0.40) \times 10^6$  вирусов/мл или  $7 \pm 1\%$  общей численности вириопланктона.

**Обрастания высших водных растений.** Изучали вириозеифитон макрофитов *Typha latifolia* L. (рогоз широколистный), *Myriophyllum spicatum* L. (уруть колосистая), *Stratiotes aloides* L. (телорез обыкновенный), *Nymphaea alba* L. (кувшинка белая), *Potamogeton perfoliatus* L. (рдест прон-

зеннолистный), *Phragmites communis* Trin. (тростник обыкновенный). Минимальная величина  $N_V$  обнаружена в обрастаниях *Potamogeton perfoliatus*, максимальная – в обрастаниях *Myriophyllum spicatum* (рис. 8.8). В среднем для шести видов макрофитов численность вириоперифитона составила  $(51.7 \pm 14.4) \times 10^6$  кл/см<sup>2</sup> или около  $(517 \pm 144) \times 10^6$  кл/см<sup>3</sup>, что существенно выше численности вирусов в водной толще. Отношение  $N_V/N_B$  в эпифитоне исследованных видов растений оказалось равным (1.6–9.4, в среднем  $5.2 \pm 1.2$ ), что ниже, чем в водной толще.

В бактериоэпифитоне присутствовало большое количество бактерий с прикрепленными к их клеткам вирусами (табл. 8.15). На поверхности одной клетки бактерий находилось до 15 вирусных частиц. Среднее количество бактерий с прикрепленными к их клеткам вирусными частицами составило  $(2.96 \pm 0.98) \times 10^6$  кл/см<sup>2</sup> или  $21 \pm 2\%$  общей численности бактериоэпифитона, а численность прикрепленных к бактериям вирусов –  $(6.33 \pm 2.17) \times 10^6$  вирусов/мл или  $11 \pm 2\%$  общей численности вириоэпифитона.



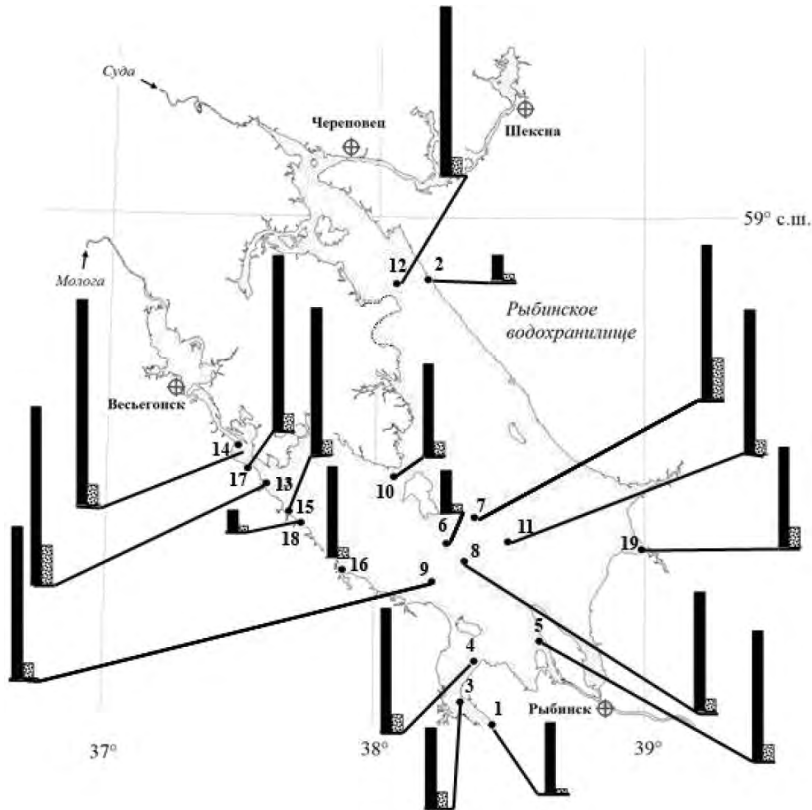
**Рис 8.8.** Численность свободных вирусов ( $N_V$ ,  $10^6$  кл./см<sup>2</sup>) и отношение численности вирусов к численности бактерий ( $N_V/N_B$ ) в эпифитоне высших водных растений.

**Таблица 8.15.** Численность бактерий с прикрепленными к их клеткам вирусами ( $N_{BV}$ ) и количество вирусов, прикрепленных к клеткам бактерий ( $N_{VB}$ ).

| Параметры                                 | Растение            |                    |                   |                |                       |                    |
|---|---------------------|--------------------|-------------------|----------------|-----------------------|--------------------|
|   | <i>T. latifolia</i> | <i>M. spicatum</i> | <i>S. aloides</i> | <i>N. alba</i> | <i>P. perfoliatus</i> | <i>P. communis</i> |
| $N_{BV}, 10^6$<br>кл./см <sup>2</sup>     | 0.33                | 5.60               | 4.40              | 1.80           | 0.42                  | 5.18               |
| $N_{BV}, \% N_B$                          | 19.0                | 26.5               | 26.8              | 21.8           | 20.0                  | 12.0               |
| $N_{VB}, 10^6$<br>вирусов/см <sup>2</sup> | 0.73                | 10.64              | 8.36              | 3.96           | 0.80                  | 13.47              |
| $N_{VB}, \% NV$                           | 4.4                 | 10.1               | 15.9              | 6.7            | 8.4                   | 20.4               |

**Донные отложения.** На различных участках Рыбинского водохранилища общая численность вириобентоса изменялась в широких пределах ( $1127\text{--}10355$ )  $\times 10^6$  вирусов/см<sup>3</sup> (в среднем  $(5910 \pm 614) \times 10^6$  вирусов/см<sup>3</sup>).

Отношение общего количества бентосных вирусов к общему количеству бентосных бактерий находилось в пределах 0.2–2.1 (в среднем  $0.8 \pm 0.1$ ) (рис. 8.9). Максимальные значения численности бентосных вирусов  $((9.0\text{--}10.4) \times 10^9$  вирусов/см<sup>3</sup>) были обнаружены в центральной глубоководной части водохранилища. Между численностью вирусов и численностью и биомассой бактерий наблюдалась положительная корреляция:  $r = 0.35$  и  $r = 0.51$ ,  $p = 0.05$ , соответственно.



**Рис. 8.9.** Распределение численности вириобентоса ( $N_v$ ,  $10^9$  вирусов/см<sup>3</sup>), численность бактерий с прикрепленными к клеткам вирусам ( $N_{bv}$ , % общей численности бактериобентоса), численность вирусов, прикрепленных к бактериям ( $N_{vb}$ ,  $10^6$  вирусов/см<sup>3</sup>) в донных осадках Рыбинского водохранилища. Мелководные станции: 1 – Югский залив; 2 – мелководье у Мяксы; глубоководные станции: 3 – Коприно; 4 – Молога; 5 – Каменники; 6 – Наволок; 7 – Измайлово; 8 – Средний Двор; 9 – Брейтово; 10 – Центральный мыс; 11 – Всехсвятское; 12 – Мякса; 13 – Себла; 14 – Противье; 15 – Первомайка; устьевые области рек: 16 – р. Сить; 17 – р. Ламь; 18 – р. Тереха; 19 – р. Ухра.

Таким образом, в Рыбинском водохранилище численность бентосных вирусов была на три порядка выше, чем численность планктонных вирусов, в то же время в донных отложениях отношение численности вирусов к численности бактерий было существенно ниже, а корреляция между количествами вирусов и бактерий была слабее, чем в водной толще.

На исследованных биотопах водохранилища средние размеры бентосных вирусов колебались в пределах 71–113 нм, составляя в среднем для водохранилища 100 нм. Во всех плесах водохранилища в вириобентосе наиболее многочисленной группой чаще всего были фаги размером 60–100 нм. В отличие от водной толщи, в донных осадках водохранилища было зарегистрировано существенное количество крупных фагов 200–289 нм, размер которых был близок к таковому у наиболее мелких бактериальных клеток. В итоге, в среднем для водохранилища, вклад вирусов размером 20–40 нм, 40–60 нм, 50–100 нм, 100–150 нм, 150–200 нм и >200 нм в общую численность вириобентоса составил соответственно 2.6%, 12.8%, 44.4%, 32.0%, 6.4% и 1.7%.

**Таблица 8.16.** Численность бактерий с прикрепленными к клеткам вирусами ( $N_{BV}$ ), численность вирусов, прикрепленных к бактериям ( $N_{VB}$ ) в донных осадках Рыбинского водохранилища.

| Группы станций* | $N_{BV}$ , $10^9$<br>вирусов/см <sup>3</sup> | $N_{BV}/N_B$ , %           | $N_{VB}$ , $10^9$<br>вирусов/см <sup>3</sup> | $N_{VB}/N_V$ , %            |
|-----------------|--|----------------------------|--|-----------------------------|
| Мелководные     | <u>0.4–2.1</u><br>1.2                        | <u>8.1–10.1</u><br>9.1     | <u>0.4–1.5</u><br>1.0                        | <u>31.6–42.8</u><br>37.2    |
| Глубоководные   | <u>0.4–1.1</u><br>0.6±0.1                    | <u>5.6–10.5</u><br>8.6±0.4 | <u>0.4–1.4</u><br>0.8±0.1                    | <u>5.0–31.8</u><br>14.3±2.0 |
| Устья рек       | <u>0.3–1.3</u><br>0.7±0.2                    | <u>6.9–14.5</u><br>9.9±1.7 | <u>0.3–1.3</u><br>0.8±0.2                    | <u>9.6–30.6</u><br>20.6±5.1 |

**Примечание:** Здесь и далее над чертой – пределы колебаний (min– max), под чертой – среднее с его ошибкой; \* – группировка станций как на рис. 8.9.

В поверхностном слое донных осадков присутствовало существенное количество гетеротрофных бактерий с прикрепленными к их клеткам вирусами (табл. 8.16). Их количество колебалось в пределах 5.6–14.5% (в среднем  $9\pm0.4\%$ ) общей численности бактериобентоса. На одной бактериальной клетке находилось до 11 прикрепленных вирусов. Численность прикрепленных к бактериальным клеткам вирусов изменялась от 345 до 1517 млн. вирусов/см<sup>3</sup> (в среднем  $872\pm85$  млн. вирусов/см<sup>3</sup>), что составляло 5–43% (в среднем  $18\pm2\%$ ) численности свободных вирусов.

### 8.2.2. Зараженность гетеротрофных бактерий вирусами-бактериофагами и вирус-индуцированная смертность бактериопланктона

**Водная толща.** В августе 2007 г. частота видимых инфицированных вирусами планктонных бактерий ( $FVIC$ ), т.е. доля в  $N_B$  клеток, содержащих внутри зрелые фаговые частицы, изменялась от 1%  $N_B$  в центральной части водохранилища до 3.5%  $N_B$  в прибрежном мелководье, в среднем по водохранилищу  $2\pm0.2\%$   $N_B$  (табл. 8.17). На основе этих данных рассчитано, что от 7% до 22% (в среднем  $13\pm1\%$ ) всех бактерий на исследованных участках было инфицировано вирусами. Вирусы инфицировали гетеротрофных бактерий различной морфологии. Среди инфицированных бактерий в среднем

41±6% составляли палочки, 25±5% – вибрионы, 27±5% – кокки и 7±3% – нити. Бактерии содержали в клетке до 192 фагов. Средние для пробы воды значения количества фагов в клетке варьировали от 11 до 39 (в среднем 22±2) вирусов/кл (табл. 8.17).

Вирус-индуцированная смертность бактериопланктона (*VMB*) изменялась в широких пределах (табл. 8.17), составляя, в среднем для исследованных участков водохранилища, 17±2% суточной продукции бактериопланктона. Количество бактерий, отмирающих в результате вирусного лизиса (*VIM*), существенно различалось между плесами (табл. 8.17). Среднее значение *VIM* составило (1.18±0.13) (пределы колебаний 0.43–2.08×10<sup>6</sup> кл/(мл сут)).

Продукция вирусов (*P<sub>v</sub>*) по акватории водохранилища колебалась в значительных пределах (табл. 8.17). Минимальное и максимальное значения этого параметра различались почти в 8 раз, средняя *P<sub>v</sub>* составила (26.9±5.2)×10<sup>6</sup> вирусов/(мл×сут). Время оборота количества вирусов оказалось высоким 0.4–8.4 (в среднем 3.0±0.6) сут.

**Таблица 8.17.** Частота видимых инфицированных бактерий (*FVIC*), вирус-индуцированная смертность бактерий (*VMB*), количество вирусов внутри клеток бактерий (*BS*), продукция вирусов (*P<sub>v</sub>*) в водной толще Рыбинского водохранилища.

| Плес        | <i>FVIC</i> ,<br>% <i>N<sub>B</sub></i> | <i>VMB</i> ,<br>% <i>P<sub>B</sub></i> | <i>BS</i> ,<br>вирусы/кл | <i>P<sub>v</sub></i> 10 <sup>6</sup><br>частиц/(мл×сут) |
|-------------|---|--|--------------------------|---|
| р. Шексна   | 1.9                                     | 16.1                                   | 18±7                     | 20.0  |
| Шекснинский | <u>1.5–3.5</u><br>2.3±0.4               | <u>12.2–34.1</u><br>20.6±4.8           | <u>11–39</u><br>25±6     | 12.5–81.1<br>36.3±16.2                                  |
| Центральный | <u>1.0–3.3</u><br>1.9±0.5               | <u>7.8–31.6</u><br>16.6±5.2            | <u>15–34</u><br>23±4     | <u>11.6–51.0</u><br>24.8±9.2                            |
| Волжский    | <u>1.4–2.5</u><br>2.0                   | <u>11.3–22.2</u><br>16.8               | <u>16–30</u><br>23       | <u>29.4–30.0</u><br>30.0                                |
| Моложский   | <u>1.4–1.9</u><br>1.7±0.2               | <u>11.3–16.1</u><br>14.1±1.4           | <u>15–17</u><br>16±0.7   | <u>10.4–21.8</u><br>17.7±3.7                            |

**Таблица 8.18.** Частота видимых инфицированных бактерий (*FVIC*), вирус-индуцированная смертность бактерий (*VMB*), количество вирусов внутри клеток бактерий (*BS*), продукция вирусов (*P<sub>v</sub>*) в мае–октябре 2005 г.

| Месяц    | <i>FVIC</i> ,<br>% <i>N<sub>B</sub></i> | <i>VMB</i> ,<br>% <i>P<sub>B</sub></i> | <i>BS</i> ,<br>вирусы/кл | <i>P<sub>v</sub></i> 10 <sup>6</sup><br>вирусов/(мл×сут) |
|----------|---|--|--------------------------|--|
| Май      | <u>0.5–3.3</u><br>1.7±0.5               | <u>3.7–31.4</u><br>15.3±4.7            | <u>7–15</u><br>12±1      | <u>0.86–7.36</u><br>2.99±1.00                            |
| Июнь     | <u>0.8–3.8</u><br>1.8±0.6               | <u>6.1–37.9</u><br>16.3±5.9            | <u>8–22</u><br>12±3      | <u>1.12–5.09</u><br>2.46±0.72                            |
| Июль     | <u>1.0–2.9</u><br>1.8±0.4               | <u>7.8–26.8</u><br>15.8±3.5            | <u>7–19</u><br>10±2      | <u>1.86–4.61</u><br>3.22±0.5                             |
| Август   | <u>1.0–4.1</u><br>2.8±0.6               | <u>7.8–41.8</u><br>26.5±6.1            | <u>7–20</u><br>13±2      | <u>1.56–13.01</u><br>6.43±1.77                           |
| Сентябрь | <u>2.4–4.0</u><br>3.4±0.2               | <u>21.2–40.6</u><br>33.0±2.8           | <u>7–15</u><br>11±1      | <u>2.11–8.33</u><br>4.51±1.09                            |
| Октябрь  | <u>1.4–4.0</u><br>2.9±0.4               | <u>11.3–40.6</u><br>27.5±4.7           | <u>9–14</u><br>12±1      | <u>0.94–6.80</u><br>3.96±0.94                            |

В Главном и Волжском плесах водохранилища в мае–октябре *FVIC* изменялась в пределах 0.5–4% (в среднем  $2.4 \pm 0.2\%$ ) общей численности бактерий (табл. 8.18). На основе этих данных рассчитано, что от 3.5 до 25% (в среднем,  $15.6 \pm 1.2\%$ ) всех бактерий в водной толще водохранилища инфицированы фагами, причем, в большинстве случаев инфицированные бактерии имели палочковидную форму. В итоге, вирус-индуцированная смертность гетеротрофных бактерий варьировала от 4%  $P_B$  в мае до 41–42%  $P_B$  в августе–октябре, в среднем за период исследования  $23 \pm 2\%$   $P_B$ .

В среднем по акватории величины *FVIC*, *FIC* и *VMB* были более высокими в сентябре (табл. 8.18). Расчеты показали, что вирусы лизировали бактерий с минимальной скоростью  $(2.4\text{--}2.8) \times 10^3$  кл/(мл×ч) в мае и октябре, с максимальной –  $32.0 \times 10^3$  кл/(мл×ч) в августе. Наибольшая гибель бактерий в результате вирусного лизиса наблюдалась в августе  $21.0 \times 10^3$  кл/(мл×ч). Количество зрелых фагов в инфицированных бактериях колебалось от 5 до 80 вирусов/кл, в среднем для пробы воды от 7 до 22 вирусов/кл. Продукция вирусов варьировала в пределах  $(0.86\text{--}13.01) \times 10^6$  вирусов/(мл×сут), достигая максимальных значений в августе (табл. 8.18). Время удвоения численности вириопланктона изменялось от 1.2 до 21.1 сут (в среднем, 7.6 сут).

**Обрастания высших водных растений.** Величина *FVIC* в эпифитоне высших водных растений, за исключением *Typha latifolia*, была низкой, доля *FVIC* в общей численности бактериоэпифитона не превышала 1% и в среднем для шести видов макрофитов составила  $0.8 \pm 0.2\%$  (табл. 8.19). В одной бактериальной клетке находилось до 36 вирусов/кл, а в среднем для всех зараженных бактерий 11 вирусов/кл. Доля инфицированных клеток бактерий в общей численности эпифитных бактерий (*FIC*) и вирус-индуцированная смертность бактерий (*VMB*) оказались невысокими (табл. 8.19). Для всех видов макрофитов средние величины *FIC* и *VMB* составили, соответственно,  $5 \pm 1\%$  общей численности бактерий и  $6 \pm 2\%$  суточной бактериальной продукции. Средняя продукция бактериофагов составила  $(1.4 \pm 0.3) \times 10^6$  вирусов/(см<sup>2</sup>×сут) и достигала наибольших значений в эпифитоне *Typha latifolia* и *Nymphaea alba* (табл. 8.19).

Время оборота численности вириоэпифитона, за исключением *T. latifolia* (8 сут), оказалось очень высоким (23–105 сут).

**Таблица 8.19.** Частота видимых инфицированных бактерий (*FVIC*), частота инфицированных бактерий (*FIC*), вирус-индуцированная смертность бактерий (*VMB*), скорость вирусного лизиса бактерий (*VIM*), количество зрелых фагов в клетке бактерий (*BS*), продукция вирус-бактериофагов ( $P_v$ ) в обрастаниях высших водных растений Рыбинского водохранилища.

| Параметры   | Растение            |                    |                   |                |                       |                    |
|---|---------------------|--------------------|-------------------|----------------|-----------------------|--------------------|
|   | <i>T. latifolia</i> | <i>M. spicatum</i> | <i>S. aloides</i> | <i>N. alba</i> | <i>P. perfoliatus</i> | <i>P. communis</i> |
| <i>FVIC</i> , % $N_B$                             | 1.8                 | 0.2                | 0.5               | 1.0            | 0.8                   | 0.4                |
| <i>FIC</i> , % $N_B$                              | 12.0                | 1.4                | 3.5               | 6.8            | 5.5                   | 2.8                |
| <i>VMB</i> , % $P_B$                              | 15.0                | 1.4                | 3.7               | 7.8            | 6.1                   | 2.9                |
| <i>VIM</i> ,<br>$10^3$ кл/(см <sup>2</sup> ×сут)  | 169.5               | 47.0               | 131.4             | 192.7          | 47.0                  | 207.4              |
| <i>BS</i> , вирусов/кл                            | 12±3                | 16±2               | 11±3              | 11±5           | 9±1                   | 8±2                |
| $P_v$ , $10^6$ вирусов/<br>(см <sup>2</sup> ×сут) | 2.03                | 0.75               | 1.45              | 2.12           | 0.42                  | 1.66               |



Доля лизогенных бактерий, содержащих умеренные вирусы-бактериофаги, в общей численности бактериоэпифитона у разных видов макрофитов изменялась от 1–1.5% (*N. alba*, *P. communis*) до 7–17% (*M. spicatum*, *P. perfoliatus*, *S. aloides*). В перифитоне *T. latifolia* лизогенные бактерии не были обнаружены.

**Донные отложения.** В большинстве донных осадков водохранилища электронно-микроскопический анализ выявил очень небольшое количество или полное отсутствие вирус-инфицированных клеток бактерий, несмотря на высокую численность бентосных вирусов и большую долю бактерий с прикрепленными к их клеткам вирусами в общем количестве бактериобентоса (табл. 8.20). В грунтах 8 из 19 исследованных станций бактерии, содержащие внутри клеток зрелые фаговые частицы, не были обнаружены. Еще на 10 станциях частота видимых инфицированных клеток бактерий (*FVIC*) не превышала 0.5%  $N_B$ , и только на одной станции (Всехсвятское) в центральной части водохранилища величина *FVIC* была высокой (табл. 8.20). Здесь инфицированными оказались только нитевидные бактерии длиной 1.6–6.4 мкм и диаметром 0.2–0.4 мкм, содержавшие внутри своих клеток 4–21 (в среднем  $8 \pm 1$ ) вирусов/кл.

**Таблица 8.20.** Частота видимых инфицированных бактерий (*FVIC*), вирус-индуцированная смертность бактерий (*VMБ*), количество вирусов внутри клеток бактерий (*BS*) и продукция вирусов ( $P_v$ ) в донных отложениях Рыбинского водохранилища.

| Станция          | <i>FVIC</i> , % $N_B$ | <i>VMБ</i> , % $P_B$ | <i>BS</i> , вирусов/кл | $P_v$ , $10^7$ вирусов/(см <sup>3</sup> ×сут) |
|------------------|-----------------------|----------------------|------------------------|---|
| Мелководные:     |                       |                      |                        |   |
| Югский залив     | 0.5                   | 3.7                  | $5 \pm 0.7$            | 150   |
| Глубоководные:   |                       |                      |                        |   |
| Всехсвятское     | 2.1                   | 18.1                 | $8 \pm 1$              | 1664  |
| Прочие 8 станций | <u>0.1–0.5</u>        | <u>0.7–3.7</u>       | <u>5–11</u>            | <u>75–738</u>                                 |
|                  | 0.25±0.05             | 1.8±0.4              | 7±1                    | 211±81  |
| Устья рек:       |                       |                      |                        |   |
| Устье р. Ламь    | 3.5                   | 3.7                  | 4                      | 88  |

Данное явление, когда при высокой численности вириобентоса наблюдается очень низкая зараженность бактерий вирусами или ее отсутствие, получило название “инфекционный парадокс” (“infection paradox”) (Weinbauer, 2004). Приводят много возможных причин, объясняющих “инфекционный парадокс” в пресноводных осадках (механические препятствия, снижающие частоту контактов между вирусами и бактериями, адсорбция к поверхностям и пр.), но точный механизм, ответственный за очень низкую вирусную инфицированность гетеротрофных бентосных бактерий, пока неизвестен (Maranger, Bird, 1996; Danovaro et al., 2002, 2008; Filippini et al., 2006).

Другие ученые с использованием метода разведения и цианида калия определили в донных осадках достаточно высокую величину продукции вирусов (Fische et al., 2003; Mei, Danovaro, 2004). Вероятно, отсутствие или малое количество инфицированных бактерий в пресноводных донных осадках и в то же время высокая продукция вирусов могут свидетельствовать о важной роли других жизненных циклов вирусов, таких как лизогения, псевдолизогения и хроническая инфекция. Однако эти типы взаимодей-

ствия между вирусом и клеткой-хозяином изучены очень слабо, поэтому пока преждевременно делать выводы о роли тех или иных жизненных циклов вирусов в бентосных сообществах. Присутствием всех типов можно объяснить высокую численность и продукцию вирусов в пресноводных донных осадках (Danovaro et al., 2008).

Среди инфицированных вирусами бентосных бактерий нити составляли 55%, кокки и коккобациллы 36% и палочки 7%. В донных осадках водохранилища, где были выявлены инфицированные бактерии, за исключением ст. 11, доля инфицированных клеток в бактериобентосе не превышала 3.5%  $N_B$ , а его вирус-индуцированная смертность – 3.7% суточной  $P_B$  (табл. 8.20). На этих участках смертность бактериобентоса в результате вирусного лизиса составила  $(12-82) \times 10^7$  кл/(см<sup>3</sup>×сут), а на ст. 11 достигала  $208 \times 10^7$  кл/(см<sup>3</sup>×сут).

Количество фагов, обнаруженных внутри бактериальных клеток, составило в среднем для водохранилища  $6 \pm 1$  вирусов/кл. Продукция вириобентоса на большинстве исследованных станций была низкой. Исключением являлась ст. 11, где значение  $P_V$  было существенно выше, чем на остальных участках водохранилища, а время оборота численности вириобентоса было самым низким (табл. 8.20). В итоге, средние для всех исследованных станций величины  $FVIC$ ,  $FIC$ ,  $VMC$  и  $P_V$ , составили, соответственно,  $0.3 \pm 0.1\%$   $N_B$ ,  $2.1 \pm 0.7\%$   $N_B$ ,  $2.1 \pm 0.9\%$   $P_B$ ,  $(264 \pm 11.2) \times 10^6$  кл/(см<sup>3</sup>×сут) и  $(1889 \pm 91.2) \times 10^6$  вирусов/(см<sup>3</sup>×сут).

Таким образом, результаты исследований вирус-индуцированной смертности бентосных бактерий, полученные с использованием просвечивающей электронной микроскопии, свидетельствуют о незначительной роли вирусов-бактериофагов в контроле над численностью и продукцией бактериобентоса.

### **8.2.3. Вклад вириопланктона, вириоэпифитона и вириобентоса в общее количество и продукцию вирусов, суммарное вирусное заражение и вирус-индуцированную смертность гетеротрофных бактерий в экосистеме водохранилища**

В расчетах использовали результаты определения структурно-функциональных характеристик вирусов, полученные в августе 2007 г. (вириопланктон), в сентябре 2011 г. (вириоэпифитон), в июле 2012 г. (вириобентос), а также опубликованные сведения о площади зеркала, объеме, средней глубине и площади поверхности высшей водной растительности водохранилища (Литвинов, Рошупко, 2007; Папченков, 2013).

Численность вирусов в донных осадках значительно превышала таковую в обрастаниях макрофитов и в водной толще водохранилища. Соотношение численности вириопланктона, вириоэпифитона, вириобентоса в 1 см<sup>3</sup> в среднем было 1:9:104.

В то же время, отношение численности вирусов к численности бактерий в планктоне было существенно выше, чем в эпифитоне и бентосе. Частота инфицированных клеток бактерий и количество вирусов внутри бактери-

альных клеток в планктоне также значительно превышали таковые в эпифитоне и бентосе.

Результаты исследований вирус-индуцированной смертности гетеротрофных бактерий в водохранилище, полученные с использованием трансмиссионной электронной микроскопии, свидетельствуют, что вирусы в большей степени контролируют бактериальную продукцию в водной толще, чем в эпифитоне и донных осадках. Абсолютные значения количества бактерий, подвергающихся вирусному лизису, и вирусной продукции в донных отложениях оказались выше, чем в толще воды и обрастаниях высших водных растений, поскольку численность и продукция бактериобентоса в 1 см<sup>3</sup> превышает таковую бактериопланктона и бактериоперифитона.

По нашим оценкам, в экосистеме водохранилища обитает  $8643 \times 10^{20}$  бактерий, большая часть которых находится в донных осадках (табл. 8.21). Общая численность вирусов в водоеме составляет  $19847 \times 10^{20}$  частиц, и большая их часть находится в водной толще. Соотношение общего количества вирусов и бактерий в водохранилище составляет 2:3. Инфицированные вирусами бактерии в основном сосредоточены в водной толще. В среднем для всего водоема зараженные вирусами бактерии составляют 4% общей их численности. Количество бактерий, лизируемых вирусами в водной толще и донных осадках водоема, соизмеримо (табл. 8.21). Вирус-индуцированная смертность бактерий составляет 4.3% общей продукции бактерий. Основная продукция вирусов происходит в толще воды. В целом для экосистемы водохранилища время оборота общей численности вирусов составляет 2.4 сут.

**Таблица 8.21.** Количество бактерий ( $N_B$ ), вирусов ( $N_V$ ) и инфицированных бактерий ( $N_{IB}$ ), гибель бактерий в результате вирусного лизиса ( $IM$ ) и продукция вирусов ( $P_V$ ) в разных местообитаниях водохранилища.

| Параметр                   | Водная толща    | Обрастания     | Донные осадки  | Сумма |
|----------------------------|-----------------|----------------|----------------|-------|
| $N_B, 10^{20}$ кл          | 1682<br>(19.5)  | 1.33<br>(0.02) | 6960<br>(80.5) | 8643  |
| $N_V, 10^{20}$ вирусов     | 14524<br>(73.2) | 4.46<br>(0.02) | 5319<br>(26.8) | 19847 |
| $N_{IB}, 10^{20}$ кл       | 224<br>(64.2)   | 0.07<br>(0.02) | 125<br>(35.8)  | 349   |
| $IM, 10^{20}$ кл×сут       | 303<br>(55.8)   | 0.12<br>(0.02) | 240<br>(44.2)  | 543   |
| $P_V, 10^{20}$ вирусов×сут | 6370<br>(78.7)  | 1.21<br>(0.01) | 1719<br>(21.3) | 8090  |

**Примечание.** В скобках указана доля (%) в суммарном значении параметра.

В результате проведенных исследований установлено, что вирусы являются самым многочисленным компонентом биоты Рыбинского водохранилища, их количество более чем в 2 раза превышает количество бактерий. Численность вириоперифитона вириобентоса существенно выше численности вириопланктона, однако в экосистеме водохранилища количество вирусов и их роль как фактора, контролирующего численность и продукцию бактерий, значительно больше в водной толще, чем в обрастаниях высших водных растений и донных отложениях водохранилища.

### 8.3. Гетеротрофные жгутиконосцы в планктоне водохранилища<sup>3</sup>

Первые данные по бесцветным (гетеротрофным) жгутиконосцам Рыбинского водохранилища получены Б. Ф. Жуковым в 1971 и 1988 гг. (Жуков, 1973, 1974, 2001). Изучение планктонных гетеротрофных жгутиконосцев водохранилища продолжено автором в 2000-х годах. В 2007–2009 гг. в пелагиали Волжского и Главного плесов (стандартные станции) обнаружено 73 вида и формы флагеллят, относящихся к 12 отрядам и группе неопределенного систематического положения, из которых 20 видов отмечены впервые для водохранилища. В 2007 г. зарегистрировано 50 видов, в 2008 г. – 53 и в 2009 г. – 55 видов жгутиконосцев. Для сравнения, в 1988 г. в пелагиали отмечено только 26 видов (Жуков, 2001).

На всех исследованных участках водоема основу разнообразия составляли представители четырех отрядов: Kinetoplastida, Cercomonadida, Chrysomonadida, и Choanomonada, общее число зарегистрированных видов на разных станциях почти не различалось (табл. 8.22). Наиболее часто встречались виды *Codonosiga botrytis* Kent, 1880; *Bodo designis* Skuja, 1948; *B. saltans* Ehrenberg, 1832; *Monosiga ovate* Kent, 1880; *Goniomonas truncata* (Fresenius) Stein, 1887; *Rhynchomonas nasuta* (Stokes) Klebs, 1893; *Paraphysomonas imperforata* Lucas, 1967 и виды из рода *Spumella*.

Только 21 вид (29% списка) присутствовал на всех шести станциях. Своеобразие фауны жгутиконосцев различных участков определяли редкие виды (встречаемость  $\leq 20\%$ ), которые составляли  $>60\%$  общего списка. Постоянные виды (встречаемость  $\geq 50\%$ ) повсеместно составляли небольшую ( $<15\%$ ) часть суммарного числа видов (табл. 8.23). Некоторые представители флагеллят встречались на единичных станциях. Наибольшее количество (4 вида) таких оригинальных форм зарегистрировано в западной части водохранилища (ст. Молога и Брейтово).

**Таблица 8.22.** Видовое богатство гетеротрофных нанофлагеллят (ГНФ) на исследованных станциях Рыбинского водохранилища в 2007–2009 гг.

| Таксономическая группа   | Станции |    |    |    |    |    |
|--|---------|----|----|----|----|----|
|  | К       | М  | Н  | И  | СД | Б  |
| Choanomonada Kent, 1880  | 8       | 6  | 6  | 7  | 5  | 4  |
| Bicosoecida Grassé 1926, emend. Karpov, 1998                             | 3       | 3  | 4  | 4  | 4  | 5  |
| Kinetoplastida Honigberg, 1963   | 8       | 10 | 9  | 9  | 9  | 7  |
| Euglenida Bütschli, 1884, emend. Simpson, 2003                           | 1       | 1  | 2  | 1  | 2  | 2  |
| Chrysomonadida Engler, 1898  | 7       | 7  | 7  | 6  | 6  | 5  |
| Cryptophyceae Pascher, 1913, emend. Schoenichen, 1927                    | 2       | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  |
| Cercomonadida (Poche, 1913), emend. Vickers, 1983, emend. Mylnikov, 1986 | 9       | 9  | 7  | 10 | 7  | 10 |
| Pedinellales Zimmermann, Möestrup and Hällfors, 1984                     | 1       | 1  | 1  | 0  | 2  | 1  |
| Colpodellida Cavalier-Smith, 1993, emend. Adl et al., 2005               | 1       | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  |
| Protista incertae sedis  | 3       | 4  | 5  | 4  | 4  | 5  |
| Всего видов  | 43      | 43 | 43 | 43 | 41 | 41 |

**Примечание.** Станции: К – Коприно, М – Молога, Н – Наволок, И – Измайлово, СД – Средний Двор, Б – Брейтово.

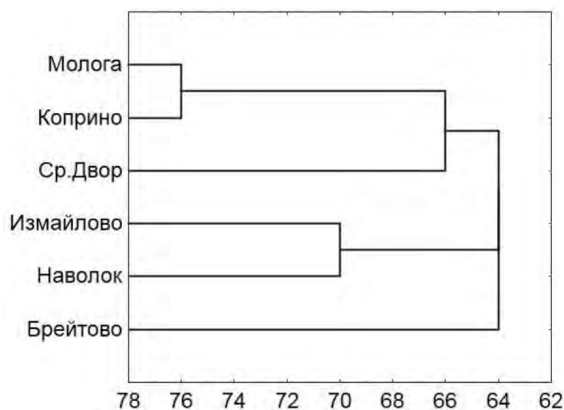
<sup>3</sup> Автор раздела Н.Г. Косолапова

**Таблица 8.23.** Доля (%) видов ГНФ с различной встречаемостью (*P*) в Рыбинском водохранилище в 2007–2009 гг.

| <i>P</i> , % | Станции |        |         |           |         |          |
|--------------|---------|--------|---------|-----------|---------|----------|
|              | Коприно | Молога | Наволоч | Измайлово | Ср.Двор | Брейтово |
| ≥50          | 9       | 14     | 7       | 7         | 5       | 12       |
| >20...<50    | 16      | 12     | 30      | 33        | 32      | 24       |
| ≤20          | 75      | 74     | 63      | 60        | 63      | 64       |

По способу питания большинство видов жгутиконосцев относились к бактериодетритофагам, эта трофическая группа преобладала и по обилию. Четыре вида являлись эврифагами (*Goniomonas truncata*, *Paraphysomonas imperforata*, *P. vestita*, *Paraphysomonas* sp.) и пять – хищниками (*Allantionta hyploon*, *Aulacomonas hyalina*, *Colpodella angusta*, *Katablepharis* sp. и *Phyllomitus apiculatus*).

Сравнение фауны гетеротрофных жгутиконосцев разных участков водохранилища показало высокую степень (>60%) ее сходства (рис. 8.10). Наибольшее сходство (76%) отмечено между станциями Волжского плеса (Молога и Коприно), также в один кластер (сходство 70%) объединены сообщества гетеротрофных жгутиконосцев мелководных участков в открытом водохранилище (ст. Измайлово и Наволок). Западная часть Главного плеса (ст. Брейтово) характеризовалась наиболее специфичным набором видов и заметно отличалась от остальных.

**Рис. 8.10.** Дендрограмма биоценотического сходства (коэффициент Серенсена, %) ГНФ в пелагиали Рыбинского водохранилища.

Во все годы наблюдений наибольшее число видов жгутиконосцев чаще всего регистрировали на границе Волжского и Главного плесов (ст. Молога), в западной части Главного плеса (ст. Брейтово) и в его центре (ст. Наволок) (табл. 8.24). С 2010 г. отмечено заметное увеличение видового богатства ГНФ. Так, в 2011 г. наибольшее видовое богатство жгутиконосцев на отдельной станции достигало >50 видов, в 2012–2013 гг. – более 40, тогда как в 2007–2008 гг. обычно не превышало 30 видов. Максимальные значения численности и биомассы жгутиконосцев на большинстве иссле-

дованных участков отмечены в 2011 г., только в Волжском плесе (ст. Коприно) – в 2013 г. (табл. 8.25). На мелководье в Главном плесе (ст. Измайлово) численность флагеллят была наибольшей в 2011 г., а биомасса – в 2013 г. На всех участках наименьшую численность жгутиконосцев отмечали в 2009 г. Минимальные значения биомассы на большинстве участков регистрировали в 2009 г.

**Таблица 8.24.** Число видов гетеротрофных жгутиконосцев в пелагиали Рыбинского водохранилища в 2007–2013 гг.

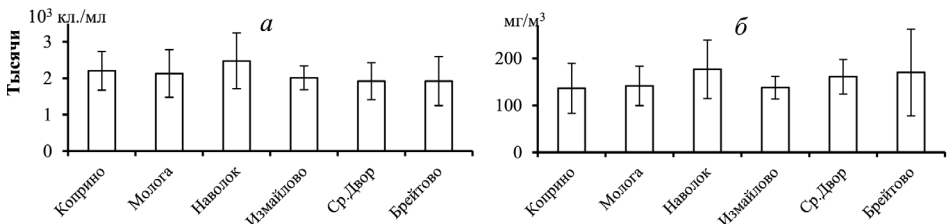
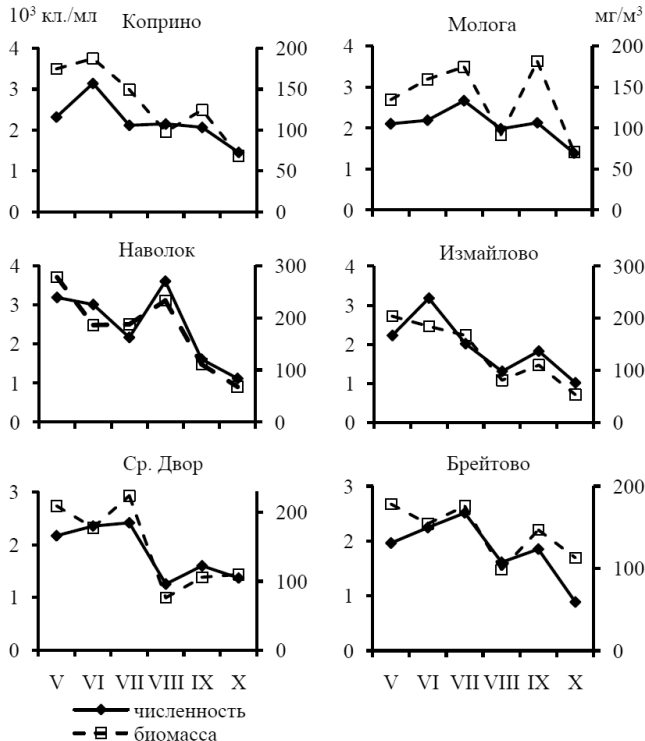
| Станции   | Годы |      |      |      |      |      |      |
|-----------|------|------|------|------|------|------|------|
|           | 2007 | 2008 | 2009 | 2010 | 2011 | 2012 | 2013 |
| Коприно   | 19   | 24   | 28   | 30   | 41   | 37   | 30   |
| Молога    | 24   | 26   | 25   | 30   | 52   | 43   | 42   |
| Наволоч   | 25   | 25   | 29   | 28   | 50   | 43   | 38   |
| Измайлово | 20   | 29   | 35   | 34   | 40   | 44   | 36   |
| Ср. Двор  | 17   | 31   | 27   | 26   | 34   | 35   | 39   |
| Брейтово  | 26   | 27   | 22   | 30   | 35   | 37   | 41   |

Средняя за семь лет численность гетеротрофных жгутиконосцев варьировала между станциями в пределах 1920–2470 кл./мл, биомасса – 136...177 мг/м<sup>3</sup> (рис. 8.11). Максимальные значения отмечали в центре Главного плеса (ст. Наволоч), минимальные – в западной (ст. Брейтово) и восточной (ст. Ср. Двор) его частях. В целом, средние за вегетационный период показатели обилия ГНФ различались незначительно. Однако в течение сезона на всех станциях наблюдали заметные колебания численности и биомассы.

Количественное развитие жгутиконосцев зависит от численности бактериопланктона и зоопланктона. Бактерии служат флагеллятам пищей и контролируют их развитие снизу, а инфузории и многоклеточный зоопланктон сами потребляют ГНФ и контролируют их сверху (Weisse, 1990). Сезонная динамика обилия гетеротрофных жгутиконосцев на различных станциях водохранилища имела особенности. Ранее установлено, что ГНФ характерны весенне-летний и летне-осенний пики численности и биомассы (Жуков, 1988; Косолапова, 2007, 2012). Такой сезонный ход развития флагеллят отмечен и на исследованных участках пелагиали водохранилища. Однако сроки пиков численности и биомассы на отдельных станциях не совпадали. Так, Волжском плесе (ст. Коприно) максимумы численности регистрировали в июне и августе, а биомассы – в июне и сентябре (рис. 8.12). На границе с Главным плесом (ст. Молога) оба пика численности и биомассы наблюдали позже в июле и в сентябре, их сроки совпадали с таковыми на глубоководных станциях Главного плеса (Средний Двор и Брейтово). На сравнительно неглубоких участках Главного плеса (ст. Наволоч и Измайлово) первый максимум численности ГНФ регистрировали раньше в мае–июне, а второй в те же сроки (август–сентябрь), что и на прочих участках. В октябре на всех исследованных участках происходило снижение обилия гетеротрофных жгутиконосцев.

**Таблица 8.25.** Численность ( $N \times 10^3$ , кл./мл) и биомасса ( $B$ , мг/м<sup>3</sup>) гетеротрофных жгутиконосцев в пелагиали Рыбинского водохранилища в разные годы.

| Станция \ Год | 2007 |     | 2008 |     | 2009 |     | 2010 |     | 2011 |     | 2012 |     | 2013 |     |
|---------------|------|-----|------|-----|------|-----|------|-----|------|-----|------|-----|------|-----|
|               | N    | B   | N    | B   | N    | B   | N    | B   | N    | B   | N    | B   | N    | B   |
| Коприно       | 2.4  | 130 | 1.8  | 73  | 1.6  | 104 | 1.8  | 128 | 2.8  | 126 | 2.1  | 149 | 2.9  | 244 |
| Молога        | 2.2  | 128 | 2.0  | 109 | 1.1  | 97  | 1.7  | 160 | 3.2  | 206 | 2.2  | 106 | 2.4  | 183 |
| Измайлово     | 2.0  | 109 | 1.8  | 124 | 1.8  | 130 | 1.8  | 160 | 2.5  | 148 | 1.7  | 117 | 2.3  | 175 |
| Ср. Двор      | 1.8  | 205 | 1.9  | 152 | 1.3  | 121 | 1.7  | 122 | 3.0  | 207 | 1.9  | 182 | 1.7  | 140 |
| Наволоч       | 2.1  | 125 | 2.9  | 270 | 1.4  | 123 | 2.3  | 155 | 3.9  | 259 | 2.3  | 166 | 2.4  | 141 |
| Брейтово      | 1.6  | 125 | 1.6  | 104 | 1.3  | 108 | 1.8  | 210 | 3.2  | 358 | 1.5  | 107 | 2.4  | 176 |
| Среднее:      | 2.1  | 137 | 2.0  | 139 | 1.4  | 114 | 1.8  | 156 | 3.1  | 217 | 1.9  | 138 | 2.4  | 177 |

**Рис. 8.11.** Средняя численность (а) и биомасса (б) гетеротрофных жгутиконосцев в пелагиали Рыбинского водохранилища в 2007–2013 гг. (стандартные станции).**Рис. 8.12.** Сезонные изменения средней за 2007–2013 гг. численности ( $10^3$  кл./мл) и биомассы (мг/м<sup>3</sup>) ГНФ в пелагиали Рыбинского водохранилища.

Таким образом, в планктоне водохранилища идентифицировано 73 вида и формы гетеротрофных жгутиконосцев, 20 из них впервые отмечены для его фауны. Основу разнообразия всех исследованных участков составляли представители Kinetoplastida, Cercomonadida, Chrysomonadida и Choanomonada. На большинстве исследованных станций максимальная численность гетеротрофных жгутиконосцев отмечена в 2011 г. Среднегодовые значения численности и биомассы флагеллят в центре Главного плеса водохранилища (ст. Наволок) превышали таковые на других исследованных участках. В современный период, как и ранее, в сезонной динамике численности и биомассы жгутиконосцев наблюдали два максимума.



## Глава 9. Зоопланктон

### 9.1. Зоопланктон пелагиали водохранилища<sup>1</sup>

**Состав и структура сообщества.** Первые сведения о составе зоопланктона (Cladocera, Cyclopoida, Calanoida, Rotatoria) Рыбинского водохранилища относятся к 1946–1953 гг. (Киселева, 1954; Воронина, 1959; Мордухай-Болтовская, 1956). Первый достаточно большой список видов составлен сотрудниками Института биологии внутренних вод по материалам 1950–1960-х годов (Рыбинское водохранилище..., 1972). До и после неоднократно публиковали дополнения к нему и частные списки зоопланктона отдельных участков акватории водохранилища.

Наиболее полный список зоопланктона (>350 таксонов в ранге вида) всей акватории водохранилища составлен В.И. Лазаревой (2007) по собственным материалам 1982–2006 гг., данным стандартных наблюдений 1956–1999 гг. и публикациям (Киселева, 1954; Воронина, 1959; Трибуш, 1960; Преображенская, 1960; Смирнов, 1971; Владимирова, 1971, 1978; Рыбинское водохранилище..., 1972; Мордухай-Болтовской, Чиркова, 1972; Мордухай-Болтовской и др., 1975; Лещинская, 1975; Маркевич, 1978, 1985; Ривьер, 1986, 1993; Гусаков, 2002; Столбунова, 2003; Крылов, 2005). В Рыбинском водохранилище найдена основная часть (>90%) видов, указанных в обширных (>300 видов) списках фауны Верхней Волги (Волга и ее жизнь, 1978; Экологические проблемы..., 2001). В данном разделе представлен анализ изменения состава фауны зоопланктона за последние 20 лет и приведены сведения о находках новых для водоема видов в период с 2007 по 2014 гг.

Список видов зоопланктона, зарегистрированных в Рыбинском водохранилище с 1946 по 2014 г., насчитывает более 420 таксонов в ранге вида и постоянно пополняется. За восемь лет (2007–2014 гг.) с момента опубликования последнего большого списка (Лазарева, 2007) в пелагиали водохранилища обнаружено 163 вида: Rotifera – 83, Cladocera – 52 и Copepoda – 28.

Среди них четыре новых для Верхней Волги: *Ceriodaphnia setosa* (Matile, 1890); *Trichocerca (Diurella) inermis* (Linder, 1904); *Filinia aseta* (Fadeev, 1925); *Rotaria elongata* (Weber, 1888) и один новый для Рыбинского водохранилища *Latona setifera* (O.F. Müller, 1776). Кроме того, зарегистрирован еще один вид *Cyclops bohater* (Kozminski, 1933), находки которого в России ранее были редки и даже считались ошибкой идентификации (Монченко, 1974).

В различных участках литорали Волжского плеса, в том числе находящихся под влиянием гидрофильных птиц, в 2008–2010 гг. зарегистрированы 116 видов зоопланктона (Rotifera – 60, Cladocera – 40 и Copepoda – 16) (Крылов и др., 2012). Сравнение этого списка с опубликованными ранее показало, что в нем присутствуют два вида коловраток, новых для Верхней Волги (*Filinia cornuta* (Weisse, 1847) и *Lacinularia ismailoviensis* (Poggenpol,

<sup>1</sup> Авторы раздела В.И. Лазарева и Е.А. Соколова

1872)). Еще один вид бделлоид *Macrotrachela quadricornifera* (Milne, 1886) ранее был указан для Рыбинского водохранилища только в сводке (Кутикова, 2005).

В устьевых областях малых рек – притоков водохранилища в 2007–2011 гг. выявлено 247 видов зоопланктона (Rotifera – 160, Cladocera – 60 и Copepoda – 27) (Гидробиология устьевых..., 2015). Среди них впервые отмечены для Верхней Волги восемь видов ракообразных *Daphnia curvirostris* (Eylmann, 1887); *Ceriodaphnia rotunda* (Sars, 1862); *Megaphenestra aurita* (Fischer, 1849); *Moina macrocopa* (Straus, 1820); *Macrohtrix odiosa* (Gurney, 1916); *Eurycercus (Teretifrons) glacialis* (Lilljeborg, 1887); *Acroperus angustatus* (Sars, 1863), *Diacyclops nanus* (Sars, 1863) и 33 вида коловраток *Notommata falcinella* (Harr. et Myers, 1922); *N. pachyura* (Gosse, 1886); *Cephalodella fluviatilis* (Sawadowsky, 1926); *C. megaloccephala* (Glasscott, 1893); *Trichocerca (s.str.) multicrinis* (Kellicott, 1897); *T. (s.str.) agnata* (Wulfert, 1939); *T. (Diurella) rutneri* (Donner, 1953); *T. (D.) sulcata* (Jennings, 1894); *Synchaeta cylindrica* (Althaus, 1957); *Encentrum martoides* (Fott, 1960); *Aspelta angusta* (Harring et Myers, 1928); *Lecane (s.str.) brachydactyla* (Stenroos, 1898); *L. (s.str.) ligona* (Dunlop, 1901); *L. (Monostyla) crenata* (Harring, 1913); *L. (M.) obtuse* (Murray, 1913); *Lindia janickii* (Wiszniewski, 1934); *L. torulosa* (Dujardin, 1841); *Lophocharis naias* (Wulfert, 1942); *L. lepadelloides* (Rodewald, 1935); *Lepadella costata* (Wulfert, 1940); *Euchlanis pyriformis* (Gosse, 1851); *Brachionus plicatilis* (O.F. Müller, 1786); *Ptygura rotifer* (Stenroos, 1898); *Conochiloides dossuarius* (Hudson, 1885); *Testudinella parva* (Ternetz, 1892); *T. semiparva* (Hauer, 1938); *Filinia passa* (O.F. Müller, 1786); *Atrochus tentaculatus* (Wierzejski, 1893); *Macrotrachela crucicornis* (Murray, 1905); *Philodina acuticornis* (Murray, 1902), *P. citrine* (Ehrenberg, 1832); *P. tridentate* (Rodewald, 1935) и *Adineta vaga* (Davis, 1873).

Таким образом, наиболее богаты видами сообщества зоопланктона литорали и устьевые области притоков. Дополнительно к общему списку зоопланктона водохранилища (Лазарева, 2007) за восемь лет выявлены 50 видов (Rotifera – 39, Cladocera – 9 и Copepoda – 2). Новые для водоема формы зарегистрированы как в прибрежье, так и в открытом водохранилище. Это указывает на постоянное пополнение фауны водоема за счет интенсивного обмена видами с водными объектами соседних регионов. Расширению фаунистического списка зоопланктона водохранилища способствует также увеличение численности редких форм, благодаря чему они стали регулярно встречаться в сборах планктона. Ранее их не находили или находили единично и не включали в списки, полагая случайными заносными формами.

Следует отметить, что, несмотря на высокую интенсивность исследования различных биотопов водоема, в водохранилище после 2000 г. не обнаружены около 50 видов (12 – Cladocera, 9 – Copepoda и >30 эвпланктонных Rotifera), присутствующих в списках (Рыбинское водохранилище, 1972; Волга и ее жизнь, 1978; Экологические проблемы..., 2001). В течение 15 лет не находили ни разу такие заметные формы, как *Daphnia pulex* (De Geer), *Bosmina (Eubosmina) coregoni thersites* (Poppe), *Acantholeberis*

*curvirostris* (O.F. Müller), *Ophryoxus gracilis* (Sars), *Lathonura rectirostris* (O.F. Müller), *Alonopsis elongatus* (Sars), *Cyclops lacustris* (Sars), *C. furcifer* (Claus), *Acanthodiptomus denticornis* (Wierzejski), *Asplanchna brightwelli* (Gosse), *Asplanchnopus multiceps* (Schränk), *Diplois daviesiae* (Gosse), *Platias polyacanthus* (Ehrenberg), *Keratella serrulata* (Ehrenberg) и *Filinia brachiata* (Russek). Это свидетельствует если не о полном их исчезновении, то о значительном снижении встречаемости и численности.

Большинство новых видов в пелагиали и на мелководьях водохранилища регистрировали единично, регулярно находили только три вида. Так, с 2007 г. ежегодно в придонном горизонте глубоководных участков в небольшом количестве обнаруживали крупного ( $>1.5$  мм) донного рачка *Latona setifera*. Он отмечен в списке зоопланктона Верхней Волги (Волга и ее жизнь, 1978), но в последующие 30 лет вид не регистрировали ни в одном из верхневолжских водохранилищ. Ветвистоусого рачка *Daphnia curvirostris* впервые обнаружили в 2004 г. во временных водоемах на побережье Рыбинского водохранилища, его количество в июне превышало 300 тыс. экз./м<sup>3</sup> (Кирдяшева, 2005). В устьевой области р. Ильдь *D. curvirostris* единично обнаружена С.Э. Болотовым (Гидроэкология устьевых..., 2015).

Крупный (1.8–2.4 мм) пелагический холодноводный циклоп *Cyclops bohater* впервые единично зарегистрирован в начале зимы 2013/2014 гг. на затопленном русле р. Молога в западной части Главного плеса водохранилища (ст. Первомайка), а зимой 2014/2015 гг. – на границе этого плеса с Волжским (ст. Молога). В марте 2014 г. на русле р. Шексна в восточной части Главного плеса (ст. Средний Двор) обнаружена небольшая ( $<50$  экз. м<sup>3</sup>) размножающаяся популяция, представленная яйценосными самками, самцами и копеподами IV–V стадий. Значительная ( $>40$  км) удаленность друг от друга биотопов, в которых вид зарегистрирован, указывает на его широкое распространение по акватории водохранилища. Тот факт, что его не находили ранее, связан с большим ( $>20$  лет) перерывом в исследовании зимнего зоопланктона.

С конца 1990-х годов до 2014 г. существенно изменилась встречаемость и численность ряда обычных видов пелагического зоопланктона водохранилища (табл. 9.1). В начале 2000-х годов резко снизилась численность и встречаемость ранее многочисленных коловратки *Polyarthra vulgaris* и рачка *Bosmina coregoni*. К настоящему времени обилие босмины восстановилось, но встречаемость все еще осталась вдвое ниже таковой в конце 1990-х годов. Более многочисленными в пелагиали стали *B. crassicornis* и *B. longirostris*, которые почти во всех плесах летом локально входят в состав доминантов. Среди дафний участились находки скоплений (до 18 тыс. экз. м<sup>3</sup>) ранее редкой *Daphnia longiremis*. При сравнительно невысокой ( $<50\%$  проб) встречаемости заметно возросло количество копепод *Cyclops vicinus* и, особенно, *Thermocyclops crassus*. Последний в мелководных заливах и устьевых областях рек достигал очень высокой ( $>50$  тыс. экз./м<sup>3</sup>) численности, которая в несколько раз выше по сравнению с обилием обычного в водохранилище *T. oithonoides*.

**Таблица 9.1.** Изменение встречаемости (В, %) и “пиковой” численности ( $N_{\text{макс}}$ , тыс. экз./м<sup>3</sup>) некоторых видов летнего зоопланктона Рыбинского водохранилища в 1996–2014 гг.

| Вид                          | 1996–1998 гг.<br>(n = 115) |                   | 2005–2007 гг.<br>(n = 209) |                   | 2008–2014 гг.<br>(n = 441) |                   | Локально<br>доминирует |
|------------------------------|----------------------------|-------------------|----------------------------|-------------------|----------------------------|-------------------|------------------------|
|                              | В                          | $N_{\text{макс}}$ | В                          | $N_{\text{макс}}$ | В                          | $N_{\text{макс}}$ |                        |
| <i>Bosmina coregoni</i>      | 90                         | 11–19             | 60                         | 2–3               | 45                         | 14–19             | М, В                   |
| <i>Bosmina crassicornis</i>  | 75                         | 1–5               | 85                         | 14–15             | 70                         | 19–23             | В, Ш, Г                |
| <i>Cyclops vicinus</i>       | 60                         | 1–4               | 45                         | 2–10              | 40                         | 2–5               | М, В                   |
| <i>Thermocyclops crassus</i> | 50                         | 14–20             | 14                         | 10–16             | 35                         | 47–88             | Ш, В, Г, М             |
| <i>Polyarthra major</i>      | 50                         | 40–56             | 70                         | 17–38             | 75                         | 40–80             | М, В, Ш, Г*            |
| <i>Polyarthra vulgaris</i>   | 30                         | 40–120            | 7                          | 1–2               | 1                          | 1                 | В**                    |
| <i>Bosmina longirostris</i>  | 15                         | 2–4               | 50                         | 42–46             | 45                         | 26–90             | М, Г, В                |
| <i>Daphnia longiremis</i>    | 10                         | ед.               | 5                          | 1–18              | 3                          | 3–4               | В, М, Г                |
| <i>Polyarthra luminosa</i>   | 3                          | ед.               | 50                         | 3–6               | 40                         | 14–19             | Г                      |
| <i>Synchaeta tremula</i>     | 0                          | 0                 | 30                         | 4–7               | 30                         | 6–9               | М, В, Г, Ш             |

Примечание. Плесы водохранилища: Г – Главный, В – Волжский, М – Моложский, Ш – Шекснинский; ед. – единично. \* – вид доминирует повсеместно; \*\* – до 2000 г. вид был многочислен, теперь редок.

В последние 10 лет стала редким и очень малочисленным видом коловратка *Polyarthra vulgaris*. В доминантном комплексе зоопланктона пелагиали водохранилища ее заменили *P. major* и *P. luminosa*. Первая многочисленна с 1990-х годов по всей акватории водохранилища (Лазарева, 2005, 2010 а). Встречаемость и обилие *P. luminosa* резко возросли в середине 2000-х годов, особенно в Главном плесе. В т от же период повсеместно стала многочисленной (>4 тыс. экз./м<sup>3</sup>) ранее крайне редкая коловратка *Synchaeta tremula*. Все перечисленные виды хотя бы изредка входят в состав доминантов зоопланктона (табл. 9.1), некоторые (*S. tremula*) стали постоянными доминантами (табл. 9.2).

В доминантный комплекс зоопланктона пелагиали водохранилища вошли 12 видов ракообразных и 14 видов коловраток. Во всех плесах наибольшее число доминантов (11–17 видов) зарегистрировано во второй половине лета и, следовательно, в это время распределение обилия между видами в сообществе наиболее выровнено. В течение всего вегетационного периода многочисленны только восемь видов. Из них четыре (*Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides*, *Keratella quadrata* и *Synchaeta pectinata*) в мае–октябре формировали высокую численность по всей акватории водохранилища, остальные были обильны в отдельных его плесах (табл. 9.2). В Главном и Шекснинском плесах это *Eudiaptomus gracilis*, в Моложском и Шекснинском – *Conochilus unicornis*, в Главном и Моложском – *Bosmina longispina*, в Шекснинском – *B. crassicornis*. Ряд видов специфичны исключительно для весеннего и/или летнего зоопланктона, например, *Cyclops kolensis*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia galeata*, *Synchaeta tremula*, *Conochilus hippocrepis*, *Euchlanis luksiana*, *Polyarthra major*). Те из них, которые формировали высокую абсолютную и относительную численность в среднем за май–октябрь, включены в число доминантов для всего вегетационного периода (табл. 9.2).

Наибольшую относительную численность ракообразных (40–45% общего количества в среднем за вегетационный период) повсеместно образовывали циклопоидные копеподы родов *Mesocyclops* и *Thermocyclops* (табл.9.2). Среди коловраток в каждом плесе водохранилища преобладали разные виды. В Главном плесе это *Conochilus hippocrepis* и *Keratella quadrata* (40% численности коловраток), в речных – *Synchaeta pectinata*, *Keratella quadrata* и *Conochilus unicornis* в разном соотношении (45–50%).

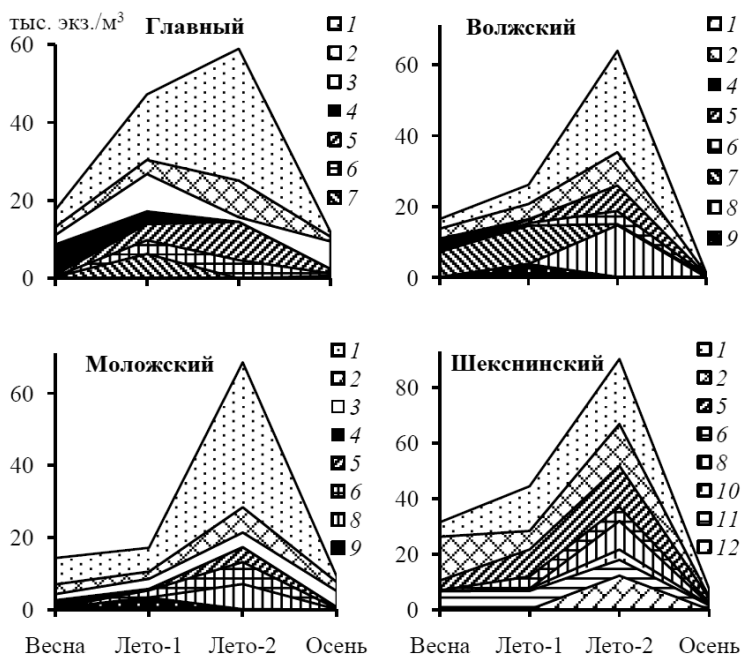
**Таблица 9.2.** Группировки доминантных видов зоопланктона пелагиали Рыбинского водохранилища в 2007–2014 гг. (среднее за май–октябрь)

| Виды                             | Главный плес<br>(n = 185) |             | Волжский плес<br>(n = 61) |             | Моложский плес<br>(n = 38) |             | Шекснинский плес<br>(n = 38) |             |
|----------------------------------|---------------------------|-------------|---------------------------|-------------|----------------------------|-------------|------------------------------|-------------|
|                                  | $N_{sp}$                  | % $N_{cr}$  | $N_{sp}$                  | % $N_{cr}$  | $N_{sp}$                   | % $N_{cr}$  | $N_{sp}$                     | % $N_{cr}$  |
| Crustacea                        |                           |             |                           |             |                            |             |                              |             |
| <i>Mesocyclops leuckarti</i>     | 15.8±3.0                  | 28±4        | 11.2±1.8                  | 21±5        | 16.7±3.7                   | 32±5        | 12.8±3.9                     | 25±5        |
| <i>Thermocyclops oithonoides</i> | 4.6±0.8                   | 11±2        | 4.7±1.3                   | 16±4        | 4.0±1.2                    | 14±3        | 10.0±2.1                     | 19±4        |
| <i>Bosmina longispina</i>        | 4.6±1.3                   | 16±4        | 1.2±0.4                   | 6±3         | 3.4±0.5                    | 9±3         | <1                           | <1          |
| <i>Eudiaptomus gracilis</i>      | 4.4±0.8                   | 9±2         | 2.6±0.8                   | <4          | 1.6±0.6                    | <3          | 8.4±2.1                      | 15±3        |
| + <i>E. graciloides</i>          |                           |             |                           |             |                            |             |                              |             |
| <i>Daphnia galeata</i>           | 2.4±0.8                   | 5±1         | 1.4±0.6                   | <3          | 2.5±0.6                    | 6±2         | 2.8±0.5                      | 6±2         |
| <i>Cyclops kolensis</i>          | 2.3±1.2                   | 13±5        | <1                        | 7±4         | <1                         | <3          | <1                           | <2          |
| <i>Bosmina crassicornis</i>      | <1                        | <1          | 1.5±0.6                   | <2          | <1                         | <1          | 5.0±1.4                      | 11±2        |
| <i>Bosmina longirostris</i>      | <1                        | <5          | 3.9±0.8                   | 11±5        | <1                         | <4          | <1                           | <1          |
| Rotifera                         | $N_{sp}$                  | % $N_{rot}$ | $N_{sp}$                  | % $N_{rot}$ | $N_{sp}$                   | % $N_{rot}$ | $N_{sp}$                     | % $N_{rot}$ |
| <i>Conochilus hippocrepis</i>    | 22.2±4.4                  | 25±5        | 2.7±1.2                   | 7±4         | 1.4±0.6                    | <5          | 3.3±0.8                      | 5±2         |
| <i>Conochilus unicornis</i>      | 3.4±0.6                   | 9±3         | 1.2±0.4                   | 5±1         | 2.2±0.6                    | 14±4        | 5.5±1.3                      | 24±6        |
| <i>Synchaeta pectinata</i>       | 5.7±1.0                   | 10±3        | 8.0±1.2                   | 29±6        | 2.3±0.8                    | 17±5        | 2.6±0.9                      | 16±5        |
| <i>Keratella quadrata</i>        | 2.9±0.8                   | 18±4        | 3.5±0.9                   | 17±5        | 1.0±0.3                    | 13±3        | 1.2±0.4                      | 11±3        |
| <i>Euchlanis lucksiana</i>       | 1.3±0.4                   | 7±3         | 2.0±0.7                   | 9±5         | 1.1±0.5                    | 7±3         | 1.9±0.8                      | <3          |
| <i>Polyarthra major</i>          | 2.1±0.4                   | <5          | <1                        | <5          | 1.1±0.6                    | 9±4         | 1.0±0.3                      | 8±3         |
| <i>Keratella cochlearis</i>      | 1.5±0.3                   | <5          | <1                        | <4          | 1.0±0.5                    | 6±2         | <1                           | <4          |
| <i>Synchaeta tremula</i>         | <1                        | 8±4         | <1                        | <4          | <1                         | 7±4         | 1.1±0.5                      | 10±3        |

Примечание:  $N_{sp}$  – численность вида, тыс. экз./м<sup>3</sup>;  $N_{cr}$  – численность ракообразных;  $N_{rot}$  – численность коловраток.

По акватории водохранилища наиболее сходная (индекс сходства Чекановского-Серенсена 60–70%) структура доминантного комплекса зоопланктона зарегистрирована во второй половине лета. Минимальное сходство (<50%) наборов доминантных видов отмечено весной и осенью. По структуре зоопланктона и сезонной динамике доминантов речные плесы существенно отличались от Главного (рис. 9.1 и 9.2). Характерной их особенностью было присутствие в летнем комплексе зоопланктона *Chydorus sphaericus*, а также низкая пиковая численность коловраток (в 3–8 раз ниже, чем в Главном плесе), вызванная изменением соотношения между видами рода *Conochilus* в пользу сравнительно малочисленного *C. unicornis*. Наиболее сильно выделялась структура зоопланктона Шекснинского плеса, в котором

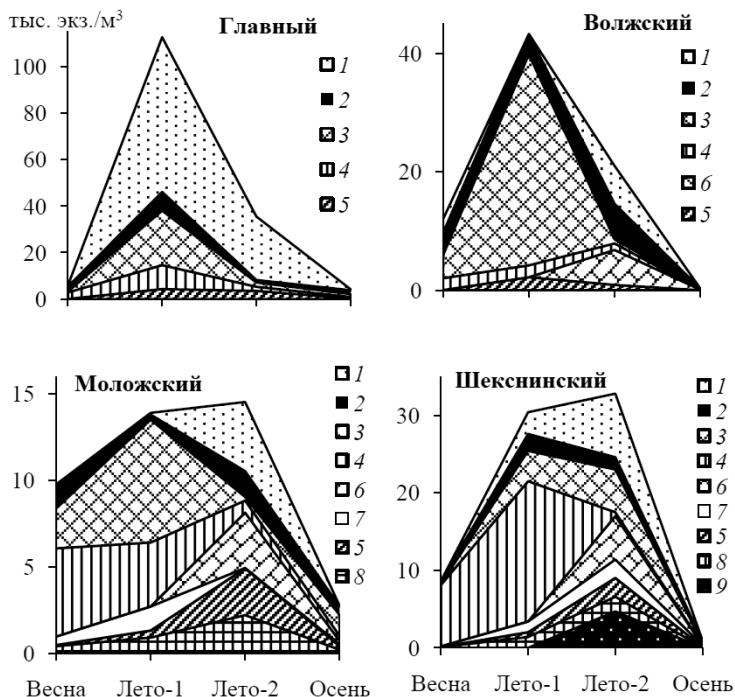
в число доминантных входили *Bosmina crassicornis*, *Thermocyclops crassus*, *Brachionus angularis*, немногочисленные в других плесах водоема. Весной зоопланктон этого плеса характеризовался наименьшим (<40%) сходством с Главным и Волжским плесами, летом – с Волжским и Моложским (45–50%), осенью – со всеми прочими участками водохранилища (<45%).



**Рис. 9.1.** Сезонные изменения численности доминантных видов ракообразных зоопланктона в пелагиали плесов Рыбинского водохранилища (среднее 2007–2014 гг.). 1 – *Mesocyclops leuckarti*, 2 – *Thermocyclops oithonoides*, 3 – *Bosmina longispina*, 4 – *Cyclops kolensis*, 5 – *Eudiaptomus gracilis* + *E. graciloides*, 6 – *Daphnia galeata*, 7 – *Bosmina longirostris*, 8 – *Chydorus sphaericus*, 9 – *Cyclops vicinus*, 10 – *Daphnia cucullata*, 11 – *Bosmina crassicornis*, 12 – *Thermocyclops crassus*.

Количество видов-индикаторов эвтрофных условий в составе доминантов зоопланктона различалось от плеса к плесу. Также различались коэффициент трофии *E* Мяэметса (Мяэметс, 1980) и показатель трофии *E/O* (Hakkari, 1972), рассчитанные по набору видов, которые формировали не менее 5% численности ракообразных или коловраток весной, летом или осенью, то есть по доминантам (табл. 9.3). Количество доминантов – индикаторов эвтрофных условий в речных плесах, особенно в Волжском и Шекснинском, заметно выше (в 1.6–1.8 раза) по сравнению с Главным плесом водохранилища. По всей акватории водохранилища значения индексов *E* и *E/O* укладывались в пределы колебаний (1.3–3.0), которые характерны для эвтрофных вод (Андроникова, 1996). В речных плесах они чаще всего были выше, чем в Главном, реже близки к наблюдаемым в нем. Встречаемость таких индикаторов эвтрофных условий, как представители

рода *Brachionus* (*B. angularis*, *B. calyciflorus* и *B. diversicornis*), в речных плесах водохранилища в 3–6 раз выше, чем в Главном (табл. 9.3). Максимальная их численность отмечена во второй половине лета в Шекснинском плесе.



**Рис. 9.2.** Сезонные изменения численности доминантных видов коловраток зоопланктона в пелагиали различных плесов Рыбинского водохранилища (среднее 2007–2014 гг.). 1 – *Conochilus hippocrepis*, 2 – *Keratella quadrata*, 3 – *Synchaeta pectinata*, 4 – *Conochilus unicornis*, 5 – *Polyarthra major*, 6 – *Euchlanis luksiana*, 7 – *Synchaeta tremula*, 8 – *Keratella cochlearis*, 9 – *Brachionus angularis*.

В Шекснинском и Волжском плесах зарегистрирована наиболее высокая ( $>25$  тыс. экз./м<sup>3</sup>) пиковая численность еще одного вида-индикатора эвтрофии *Chydorus sphaericus*. В целом, перечисленные показатели указывают на тот факт, что по структуре зоопланктона Главный плес водохранилища менее эвтрофирован (умеренно эвтрофный), чем речные. Речные плесы по зоопланктону могут быть отнесены к эвтрофным, особенно эвтрофированы Волжский и Шекснинский. В целом, наши данные хорошо согласуются с оценкой трофического статуса вод водохранилища по фитопланктону (см. главу 6).

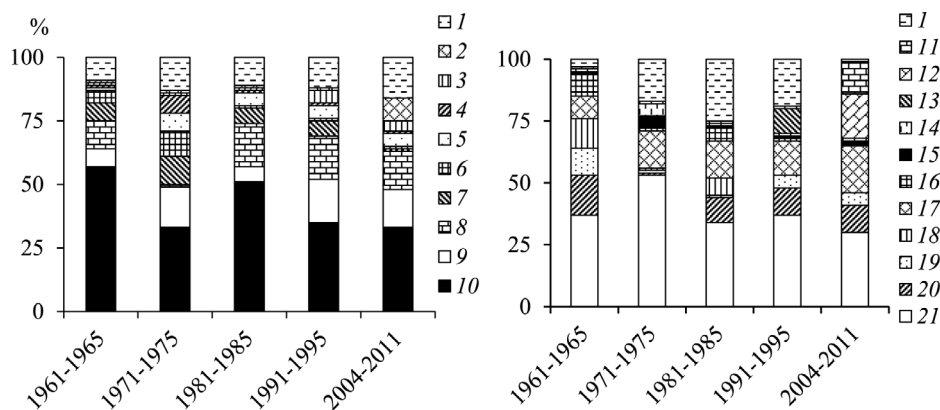
Анализ данных мониторинга зоопланктона водохранилища по шести стандартным станциям свидетельствует о том, что за 50 лет с 1961 по 2011 гг. состав доминантов пелагиали водохранилища изменился (рис. 9.3). В 1990-х годах в доминантный комплекс зоопланктона вошли *Daphnia galeata* и *Polyarthra major*, которые сохранили свое значение и в новом

веке. В 2000-х годах впервые за весь период наблюдений в число доминантов вошли *Euchlanis lucksiana* (13% численности коловраток за V–X) и *Cyclops kolensis* (9% обилия ракообразных за V–X). Последний вид ранее доминировал только в зимне-весеннем планктоне (Ривьер, 1986). Сейчас его количество в Главном плесе остается достаточно высоким ( $>3$  тыс. экз./м<sup>3</sup>) до конца июня (рис. 9.1), а в мае достигает  $>10$  тыс. экз./м<sup>3</sup> или  $>50\%$  численности ракообразных. Наряду с этим выявлено снижение ( $<5$  тыс. экз./м<sup>3</sup>) численности *Chydorus sphaericus* во второй половине лета, этот вид в 2000-х годах не входил в состав доминантов Главного плеса водохранилища.

**Таблица 9.3.** Оценка трофического статуса пелагиали плесов Рыбинского водохранилища по зоопланктону в период 2007–2014 гг.

| Показатель                                    | Плеса водохранилища       |                           |                            |                              |
|---|---------------------------|---------------------------|----------------------------|------------------------------|
|   | Главный<br><i>n</i> = 185 | Волжский<br><i>n</i> = 53 | Моложский<br><i>n</i> = 46 | Шекснинский<br><i>n</i> = 38 |
| Доминанты*                                    | 18                        | 20                        | 19                         | 19                           |
| Индикаторы эвтрофии*                          | 5                         | 9                         | 6                          | 8                            |
| Коэффициент трофии <i>E</i>                   | 1.9                       | 2.5                       | 2.1                        | 1.8                          |
| Показатель трофии <i>E/O</i>                  | 1.3                       | 3.0                       | 2.0                        | 2.0                          |
| Встречаемость (%) рода <i>Brachionus</i>      | 12                        | 49                        | 35                         | 66                           |
| <i>Chydorus</i> ** , тыс. экз./м <sup>3</sup> | 19                        | 26                        | 16                         | 29                           |

**Примечание.** \* – приведено число видов, \*\* – максимальная численность *Chydorus sphaericus*.



**Рис. 9.3.** Многолетние изменения структуры доминантного комплекса зоопланктона Рыбинского водохранилища (стандартные станции). Виды: 1 – прочие, 2 – *Cyclops kolensis*, 3 – *Daphnia galeata*, 4 – *D. cucullata*, 5 – *Eudiaptomus gracilis* + *E. graciloides*, 6 – *Bosmina coregoni*, 7 – *Chydorus sphaericus*, 8 – *Bosmina longispina*, 9 – *Thermocyclops oithonoides*, 10 – *Mesocyclops leuckarti*, 11 – *Euchlanis lucksiana*, 12 – *Polyarthra major*, 13 – *P. major* + *P. vulgaris*, 14 – *Brachionus angularis*, 15 – *Asplanchna* spp., 16 – *Keratella cochlearis*, 17 – *K. quadrata*, 18 – *Polyarthra vulgaris*, 19 – *Kellicottia longispina*, 20 – *Synchaeta pectinata*, 21 – *Conochilus hippocrepis* + *C. unicornis*.



**Таблица 9.4.** Виды, формировавшие основную часть биомассы зоопланктона в пелагиали Рыбинского водохранилища в 2004–2010 гг. (стандартные станции).

| Таксон   | Относительная биомасса, % |         |         |         |         |
|--|---------------------------|---------|---------|---------|---------|
|  | Весна                     | Лето-1  | Лето-2  | Осень   | Среднее |
| <i>Bosmina longispina</i>  | 7±2                       | 25±4    | 7±3     | 62±5    | 24±1    |
| <i>Mesocyclops leuckarti</i>   | 13±3                      | 10±2    | 22±5    | 7±3     | 13±1    |
| <i>Daphnia galeata</i>   | <1                        | 14±5    | 14±4    | <2      | 10±2    |
| <i>Thermocyclops oithonoides</i>   | 7±2                       | 3±1     | 11±3    | 6±1     | 9±2     |
| <i>Eudiaptomus gracilis</i>  | 3±1                       | 9±2     | 14±2    | 6±1     | 9±1     |
| <i>Cyclops kolensis</i> + <i>C. vicinus</i>  | 41±8                      | 3±0.5   | <1      | <2      | 8±1     |
| <i>Asplanchna</i> spp. ( <i>A. priodonta</i> + <i>A. herricki</i> + <i>A. henrietta</i> )  | 11±5                      | 7±2     | 7±2     | <1      | 7±1     |
| <i>Leptodora kindtii</i> + <i>Bythotrephes</i> × <i>hybridus</i> (= <i>B. longimanus</i> ) | <1                        | 9±1     | 14±1    | <3      | 6±1     |
| $B_{\text{общ}}, \text{г/м}^3$   | 0.8±0.2                   | 1.6±0.1 | 1.0±0.1 | 0.5±0.1 | 1.0±0.1 |

Не так заметно изменение биомассы доминантных видов и основных таксономических групп зоопланктона. В современный период, как и ранее, ~80% биомассы сообщества формировали ракообразные. Весной преобладали (>60%) представители Cyclopoida, в первой половине лета и осенью – Cladocera (~60%), во второй половине лета – Cyclopoida и Calanoida (~50%) (табл. 9.4).

В ретроспективе с 1956 г. наибольшее, но обратимое, изменение структуры зоопланктона водохранилища зарегистрировано в начале 1970-х годов (Лазарева и др., 2001; Лазарева, 2010 а). Ее трансформация в 2000-х годах сопоставима с таковой в 1970-х. При этом, в абсолютном выражении средняя за вегетационный период численность доминантных рачков резко увеличилась в 1980-х годах, а доминантных коловраток снизилась в 1990-х (Лазарева, 2010 а). В настоящее время происходит изменение сезонной динамики доминантов и перераспределение обилия между видами в пространстве акватории. Следствием этого является заметное изменение структуры сообщества. Результаты десятилетнего (2004–2014 гг.) регулярного мониторинга зоопланктона как на шести стандартных станциях, так и по всей акватории водохранилища указывают на то, что структура сообщества изменяется направленно. По-видимому, это не обратимый в обозримом будущем процесс, связанный с потеплением климата.

Сравнение двух периодов: до начала потепления климата (1963–1977 гг.) и после него (2004–2010 гг.) показало, что в 1.7 раза возросла численность мелких (длина тела <1 мм) всеядных Cyclopoida, представленных в основном родами *Mesocyclops* и *Thermocyclops*. Они составляют летом основную массу копепоид водохранилища (табл. 9.5). Количество крупных (длина тела >1 мм) представителей рода *Cyclops*, доминирующих в мае–июне увеличилось более чем в 6 раз. Численность крупных (длина тела 0.6–1.8 мм) фильтраторов Cladocera *Bosmina longispina* и *Daphnia galeata* увеличилась втрое, а Diaptomidae *Eudiaptomus gracilis* – почти вдвое (Лазарева, Соколова, 2013).

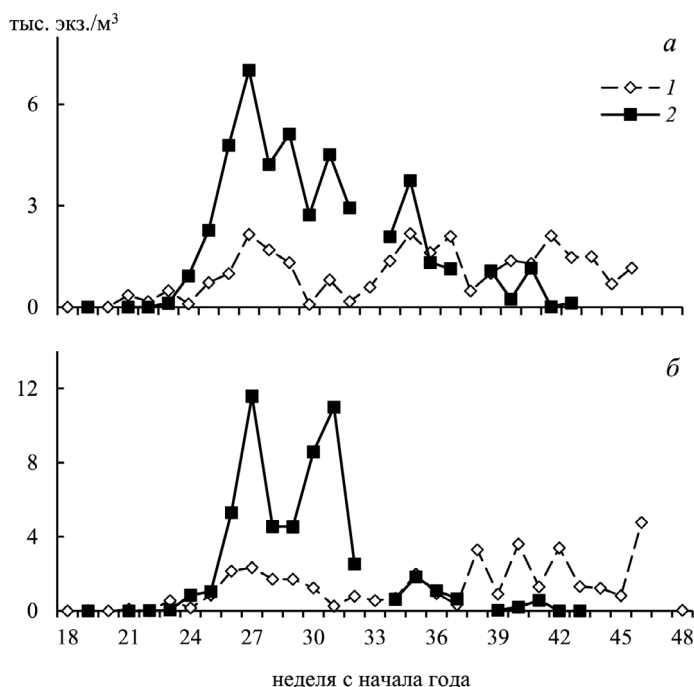
Фактически не изменилось суммарное количество наиболее заметных (длина тела 1.5–9 мм) для планктофагов хищных кладоцер (роды *Bythotrephes* и *Leptodora*) (табл. 9.5), которых избирательно потребляют многие виды рыб (Половкова, Халько, 1981; Кияшко и др., 2007, 2012).

Количество сравнительно крупных (0.4–1.5 мм) всеядных коловраток рода *Asplanchna* сократилось в два раза, тогда как численность мелких (<0.4 мм) мирных и наиболее многочисленных форм осталась близкой к таковой в предыдущий маловодный период. Как результат, не изменилось и общее количество Rotifera (табл. 9.5).

**Таблица 9.5.** Численность основных таксономических групп зоопланктона Рыбинского водохранилища до потепления (1963–1976 гг.) и в современный период (2004–2011 гг. стандартные станции).

| Таксон           | 1963–1976 гг.            |                   | 2004–2011 гг.            |                   |
|------------------|--------------------------|-------------------|--------------------------|-------------------|
|                  | тыс. экз./м <sup>3</sup> | %N <sub>общ</sub> | тыс. экз./м <sup>3</sup> | %N <sub>общ</sub> |
| Cladocera        | 11±2                     | 13                | 15±1                     | 14                |
| Copepoda         | 20±2                     | 22                | 34±2                     | 32                |
| Rotifera         | 56±13                    | 65                | 57±5                     | 54                |
| Хищные Cladocera | 0.11±0.02                | <1                | 0.13±0.01                | <1                |
| Cyclopoida       | 18±2                     | 21                | 30±2                     | 28                |
| N <sub>общ</sub> | 86±14                    | —                 | 106±7                    | —                 |

**Примечание.** Приведено среднее за вегетационный период (V–X) с его ошибкой, N<sub>общ</sub> – общая численность зоопланктона.



**Рис. 9.4.** Сезонная динамика *Daphnia galeata* в Рыбинском водохранилище в 1968–1975 (1) и в 2004–2010 гг. (2), по: (Лазарева, Соколова, 2013). Плесы: а – Главный (ст. Брейтово), б – Волжский (ст. Молога).

Общая направленность изменения структуры зоопланктона в период потепления определялась непропорционально сильным ростом (на 10%) доли

копепод в сообществе. К 2010 г. это привело к формированию явственно “копеподного” облика летнего зоопланктона водохранилища. По данным западноевропейских исследователей (Wagner, Adrian, 2009; Adrian et al., 2006), рост температуры воды и продолжительности вегетационного периода обычно сопровождается увеличением количества зоопланктона, особенно копепод, наиболее сильно *Cyclops kolensis* весной и *Thermocyclops oithonoides* летом. То же зарегистрировано и в Рыбинском водохранилище (Лазарева, Соколова, 2013).

В новом веке выявлена тенденция к смещению сроков фенологических событий сезонного цикла доминантных видов ракообразных, для некоторых видов установлено достоверное изменение сроков на 1 нед. относительно 1960–1970-х годов (Лазарева, Соколова, 2013). Так, *Daphnia galeata* на неделю позже появлялась в планктоне и на две недели раньше заканчивала сезонный цикл, второй летний пик численности также сместился на две недели раньше (с начала сентября – на середину августа). Однако не выявлено значимого сдвига сроков первого (июнь) пика численности вида. Это связано со сдвигом теплой фазы сезонного цикла на вторую половину лета (табл. 2.11), в то время как сроки и интенсивность прогрева вод весной фактически не изменились. Весь цикл развития дафний “сжался” до 17–22 нед., ранее он продолжался 21–23 нед.

Вдвое возросла пиковая численность дафний (рис. 9.4). Летний минимум их обилия в речных плесах водохранилища был кратковременным (<2 нед.), а в Главном плесе отсутствовал. Крупные дафнии стали главным компонентом летнего зоопланктона водохранилища. При этом их осенняя (сентябрь–октябрь) численность снизилась в 4 раза с  $1.7 \pm 0.3$  до  $0.4 \pm 0.1$  тыс. экз./м<sup>3</sup>, ранее она была сравнима с позднелетней. Напротив, для *Bosmina longispina* – основного конкурента дафний за пищевые ресурсы, не зарегистрировано достоверного изменения фенологии. А пиковая численность босмин увеличилась в 1.5–3 раза. Осенью в пелагиали они стали единственным массовым видом ветвистоусых рачков (Лазарева, Соколова, 2013; Лазарева, 2010 а).

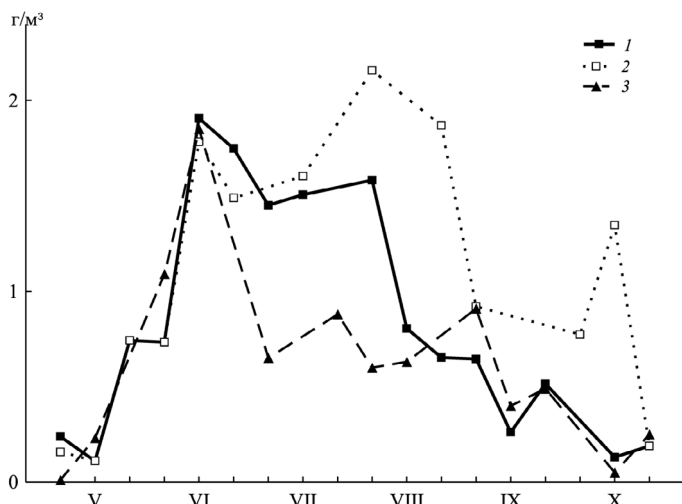
У доминантных видов копепод осенью отмечена тенденция к раннему (на 1 нед.) завершению пелагической фазы сезонного цикла (Лазарева, Соколова, 2013). Для *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops oithonoides*, кроме того, выявлено значимое увеличение пиковой численности. Подобные изменения в динамике популяций пелагических циклопов указаны для мелководного эвтрофного оз. Мюгельзее (Германия), там особенно сильно возросла численность *T. oithonoides* (Sars) (Adrian et al., 2006).

**Динамика численности и биомассы.** В водохранилищах, образованных на равнинных реках, функционирует озерный комплекс зоопланктона. Сезонный ход его развития различен в низкопродуктивных и высокопродуктивных озерах, вследствие этого некоторые авторы выделяют “типы сезонной динамики”, соответствующие крайним трофическим типам водоемов (Hillbricht-Ilkowska, 1983). Для ряда водохранилищ Волги (Иваньковское, Угличское, Куйбышевское) характерна сезонная кривая обилия зоопланктона с одним летним (июль–август) максимумом (Иваньковское водохранилище, 1978; Столбунова, 1985, 1999, 2007; Тимохина, 2000). В других водохра-

нилищах (Шекснинское, Горьковское) чаще отмечают два пика (Луферова, 1963, 1966), а в ряде случаев – три пика биомассы (Антропогенное влияние..., 1981).

В Рыбинском водохранилище в первое десятилетие после заполнения (в 1950-х годах) сезонный цикл развития зоопланктона характеризовался двумя пиками численности и биомассы: в июне и в сентябре–октябре (Мордухай-Болтовская, 1956; Монаков, 1958; Воронина, 1959). Между этими пиками отмечали продолжительное – до трех месяцев – снижение биомассы  $< 1 \text{ г/м}^3$ , которое считали отличительной особенностью этого водоема. В последующие годы продолжительность летней депрессии зоопланктона уменьшилась, вместо нее к концу 1990-х годов сформировался летний подъем обилия, особенно четко выраженный в динамике численности сообщества (Лазарева, 2010 *a*).

К изменению сезонной кривой динамики биомассы сообщества привело увеличение количества дафний и циклопоидных копепод, высокая численность которых характерна для второй половины лета. А также изменение фенологии доминантных видов зоопланктона, в частности, дафний. Кроме того, вследствие потепления удлинился период массового развития летнего зоопланктона, в среднем продолжительность “биологического” лета (период с температурой воды  $> 10^\circ\text{C}$ ) возросла на 14 дней (см. главу 2). Потепление проявлялось также в том, что летом (июль–август) существенно ( $> 30\%$ ) увеличилось количество дней с температурой воды  $\geq 20^\circ\text{C}$  и наблюдался сдвиг сроков максимального прогрева воды на конец июля–начало августа (табл. 2.11, рис. 2.5).



**Рис. 9.5.** Сезонная динамика общей биомассы зоопланктона в Рыбинском водохранилище в разные годы (среднее для шести стандартных станций), (по: Лазарева, Соколова, 2015). Годы: 1 – 2004–2009 гг., 2 – 2010 г., 3 – 1977 г.

В динамике зоопланктона сформировался ярко выраженный второй летний пик развития сообщества в июле–августе, сопоставимый с первым

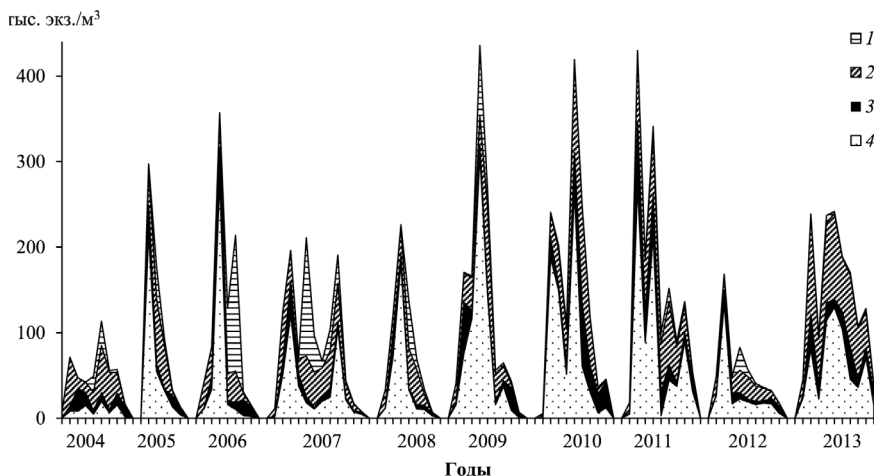
июньским (рис. 9.5.). В 2004–2009 гг. пиковая биомасса сообщества в июне была сравнима с таковой в 1977 г., а в июле–августе вдвое превышала отмечавшуюся ранее. Максимальные значения биомассы ( $3.4\text{--}6.4\text{ г/м}^3$ ) наблюдали в центре (ст. Наволок) и восточной части Главного плеса (ст. Средний Двор и Измайлово) обычно во второй половине июня. В Волжском плесе наибольшую биомассу ( $3.8\text{--}4.2\text{ г/м}^3$ ) регистрировали в первой декаде августа всегда на границе с Главным плесом (ст. Молога). Осенний пик биомассы зоопланктона повсеместно был почти не заметен, что наблюдали и в 1970-х годах.

Жарким летом 2010 г. пик биомассы зоопланктона в августе был заметно выше июньского, особенно в речных плесах (в 1.5 раза), воды которых наиболее сильно прогреваются. В Главном плесе водохранилища высокую биомассу ( $>1\text{ г/м}^3$ ) регистрировали всю осень до середины октября, в Волжском – до конца августа.

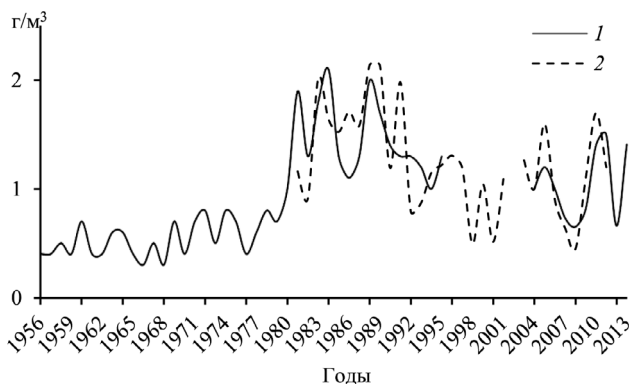
Вариации год от года сезонной динамики численности зоопланктона существенно заметнее, чем его биомассы. Они связаны с уровнем развития микропланктона (Rotifera) и меропланктона (велигеры Dreissenidae). За восемь лет (2004–2011 гг.) на стандартных станциях в пелагиали водохранилища четырежды регистрировали мощный пик численности коловраток ( $>100\text{ тыс. экз./м}^3$ ) в конце июня–начале июля (2005, 2006, 2008 и 2011 гг.), дважды – в начале августа (2004 и 2009 гг.) и дважды – в оба срока (2007 и 2010 гг.) (рис. 9.6). Велигеры были наиболее обильны ( $>50\text{ тыс. экз./м}^3$ ) в июле 2006–2009 гг. Общая численность зоопланктона в сезонных максимумах развития резко возросла с 2009 г.

В речных плесах водохранилища сезонный ход развития зоопланктона существенно отличался от наблюдаемого в Главном. Особенно четко эти различия прослеживались в Шекснинском и Моложском плесах. Так, в Волжском плесе, как и в Главном, коловратки формировали первый июньский пик численности. В Шекснинском и Моложском плесах они участвовали в образовании обоих летних пиков (в июне и августе) (рис. 9.2). Напротив, ракообразные в речных плесах всегда достигали максимума численности во второй половине лета, тогда как в Главном плесе они были многочисленны в течение всего лета (рис. 9.1).

Для экосистемы водохранилища характерны значительные межгодовые вариации характеристик всех планктонных сообществ. Период колебаний концентрации хлорофилла фитопланктона, количества бактериопланктона и численности зоопланктона составляет  $\sim 10$  лет, биомассы зоопланктона –  $\sim 20$  лет (Романенко, 1985; Пырина, 2000; Лазарева и др., 2001; Копылов, Косолапов, 2008; Лазарева, 2010). До 1990-х гг. на фоне этих колебаний наблюдалось увеличение средней за вегетационный период биомассы зоопланктона, вызванное ростом количества ракообразных. Максимум обилия сообщества отмечен в 1980–1990-х годах (рис. 9.7). В последующие годы отмечено снижение биомассы и увеличение размаха вариаций год от года. Тем не менее, в пелагиали водохранилища современные значения биомассы сообщества в 1.6 раза превышали таковые до потепления климата (до 1977 г.).



**Рис. 9.6.** Сезонная динамика численности зоопланктона и меропланктона в пелагиали Рыбинского водохранилища (стандартные станции) в 2004–2013 гг. 1 – меропланктон (велигеры *Dreissenidae*), 2 – *Copepoda*, 3 – *Cladocera*, 4 – *Rotifera*.



**Рис. 9.7.** Динамика биомассы зоопланктона в пелагиали Рыбинского водохранилища в 1956–2013 гг. (стандартные станции). 1 – среднее (май – октябрь); 2 – среднее (июль – август).

Средняя за вегетационный период численность зоопланктона сильно варьировала год от года (40–200 тыс. экз./м³), ее минимумы регистрировали в конце 1960-х, 1970-х и начале 2000-х годов (Лазарева, Соколова. 2013). Направленных многолетних ее изменений не отмечено, также не выявлено значимой разницы между периодами 2004–2011 гг. и до начала потепления (до 1976 г.) (табл. 9.5).

В современный период максимальную численность (112–162 тыс. экз./м³) отмечали в 2005 и 2009–2011 гг., минимальную (45–54 тыс. экз./м³) – в 2004 и 2012 гг. (табл. 9.6 и рис. 9.6). Количество велигеров дрейссенид было наибольшим (>20 тыс. экз./м³) в 2006–2007 гг., с 2010 г. снизилось <6 тыс. экз./м³. Резкий подъем численности коловраток (почти вдвое) зарегистрирован с 2009 г. Количество ракообразных возросло в следующие два теплых года (2010–2011 гг.): кладоцер – более чем вдвое и копепод – в 1.5 раза.

Биомасса коловраток и копепод увеличилась пропорционально их численности, а биомасса кладоцер в годы с их высокой численностью оказалась сопоставима с отмеченной при низкой (2004–2006 гг.) (табл. 9.6). Причиной такого несоответствия явились колебания обилия крупной *Daphnia galeata* (1–4 тыс. экз./м<sup>3</sup> в среднем за вегетационный период) (рис. 9.8). В 2010–2011 гг. ее доля в общей численности кладоцер была существенно ниже (9–13%) по сравнению с 2004–2006 гг. (24–30%). Высокую численность с 2010 г. формировали в основном сравнительно мелкие формы ветвистых ракообразных (*Bosmina longispina*, *B. crassicornis*).

Таким образом, современные значения биомассы зоопланктона в пелагиали водохранилища ниже, чем были на пике развития в 1980–1990-х годах, но в 1.6 раза превышают таковые до потепления климата (до 1976 г.). Зарегистрировано увеличение в 1.5–3 раза численности циклопоидных копепод, а также большинства видов крупных кладоцер. Это существенно изменило структуру сообщества в сторону “укрупнения” организмов и могло быть важным фактором успешной натурализации нового планктофага – тюльки. Начиная с аномально жаркого 2010 г., в планктоне резко снизилось количество велигеров *Dreissenidae*, а среди кладоцер стали преобладать виды рода *Bosmina*.

Увеличение продолжительности “биологического” лета на две недели при потеплении способствовало удлинению периода массового развития летнего зоопланктона, а смещение сроков максимального прогрева воды на июль–август привело к формированию мощного пика его биомассы в эти сроки. Наибольшие изменения обилия сообщества и его сезонного хода развития зарегистрированы в Главном плесе водохранилища.

**Продукция зоопланктона.** Продукция зоопланктона за вегетационный период представляет функцию биомассы, составляющих его популяций, соотношения обилия основных трофических групп и их сезонной динамики. Суточная удельная скорость продукции популяций ракообразных (суточный *P/B* коэффициент) зависит от температуры воды и количества доступной пищи, определяющих скорость соматического и генеративного роста особей, а также от пресса хищников, регулирующих возрастную структуру популяций (Иванова, 1985).

**Таблица 9.6.** Численность и биомасса (среднее с ошибкой) крупных таксонов зоопланктона и меропланктона в пелагиали Рыбинского водохранилища в 2004–2013 гг. (стандартные станции,  $n = 483$ ).

| Год     | Численность, тыс. экз./м <sup>3</sup> |           |          |         | Биомасса, мг/м <sup>3</sup> |           |          |         |
|---------|---------------------------------------|-----------|----------|---------|-----------------------------|-----------|----------|---------|
|         | Rotifera                              | Cladocera | Copepoda | Veliger | Rotifera                    | Cladocera | Copepoda | Veliger |
| 2004    | 9±1                                   | 10±2      | 26±3     | 6±2     | 16±3                        | 673±112   | 270±33   | 6±2     |
| 2005    | 64±23                                 | 13±3      | 35±6     | 11±3    | 383±170                     | 430±105   | 328±69   | 15±6    |
| 2006    | 51±17                                 | 13±2      | 26±3     | 34±14   | 145±44                      | 638±130   | 227±27   | 33±15   |
| 2007    | 38±8                                  | 9±2       | 28±3     | 22±7    | 98±29                       | 372±91    | 262±31   | 24±8    |
| 2008    | 46±12                                 | 7±2       | 25±3     | 11±3    | 127±43                      | 323±69    | 196±28   | 9±3     |
| 2009    | 80±18                                 | 14±3      | 31±5     | 13±5    | 179±34                      | 375±68    | 255±43   | 11±4    |
| 2010    | 86±18                                 | 26±5      | 46±6     | <2      | 232±56                      | 652±85    | 461±52   | <2      |
| 2011    | 87±15                                 | 25±4      | 49±5     | 6±2     | 235±80                      | 705±98    | 574±58   | 7±2     |
| 2012    | 30±8                                  | 7±1       | 17±2     | 5±1     | 102±53                      | 342±48    | 213±31   | 5±2     |
| 2013    | 64±9                                  | 18±3      | 64±6     | 2±1     | 145±47                      | 668±109   | 602±55   | 3±1     |
| Среднее | 56±8                                  | 14±2      | 35±4     | 11±3    | 166±32                      | 518±51    | 339±48   | 11±3    |

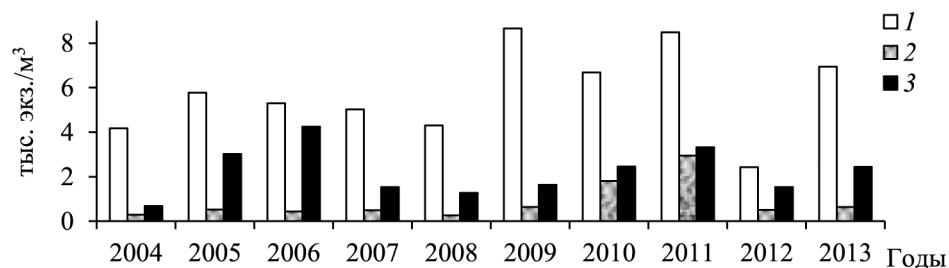


Рис. 9.8. Изменение численности массовых видов кладоцер в Рыбинском водохранилище в 2004–2013 гг. 1 – *Bosmina longispina*, 2 – *B. crassicornis*, 3 – *Daphnia galeata*.

Оценку продукции зоопланктона водохранилища проводили на основе массива данных, полученных при мониторинге сообщества на шести стандартных станциях с 2004 по 2010 г. Работу выполняли в четыре этапа. Во-первых, сообщество подразделяли на восемь трофических групп животных, которых объединяли в три класса: мирные, всеядные и хищные. К мирным относили все виды кладоцер, кроме представителей родов *Leptodora* и *Bythotrephes*, науплиусы Cyclopoida и все возрастные стадии рода *Eudiaptomus*, все виды коловраток, кроме рода *Asplanchna*, личинок (велигеров) моллюсков рода *Dreissena*. Аспланхн и копепоидов I–III стадий Cyclopoida выделяли в группу всеядных животных (факультативных хищников). К хищникам относили кладоцер *Leptodora* и *Bythotrephes*, взрослых особей и копепоидов IV–V стадий циклопоидных копепоид *Mesocyclops*, *Thermocyclops*, *Cyclops*, *Megacyclops*, *Acanthocyclops* и каляноидных копепоид *Heteroscope*. Для каждой группы определяли сырую биомассу и ее эквивалент в углероде на всех станциях отбора проб и для всех сроков наблюдения.

Во-вторых, для каждой трофической группы рассчитывали параметры суточного баланса вещества ( $\text{мг C/м}^3$ ) и энергии ( $\text{ккал/м}^3$ ): продукцию ( $P$ ), дыхание (траты на обмен,  $R$ ), рацион (количество усвоенной пищи,  $C$ ) и количество неусвоенной пищи, переходящее в детрит ( $F$ ). Для определения этих показателей применяли наиболее часто используемые коэффициенты и формулы (см. главу 1). Суточную продукцию рассчитывали на основании биомассы трофических групп и среднесезонных значений их удельной скорости продукции (Лазарева, Копылов, 2011).

В-третьих, с учетом глубины в точках отбора проб рассчитывали все элементы суточного баланса вещества в толще воды под  $1 \text{ м}^2$ . Для оценки средних значений этих характеристик пелагиали Главного и Волжского плесов делали расчет на среднюю глубину этих участков водохранилища в сроки наблюдений.

В-четвертых, вегетационный период продолжительностью 180 сут подразделяли на четыре сезона: весна (1 мая – 9 июня) – 40 сут, первая половина лета (лето–1, 10 июня – 14 июля) – 35 сут, вторая половина лета (лето–2, 15 июля – 12 сентября) – 60 сут и осень (13 сентября – 27 октября) – 45 сут. Для каждого сезона, каждого года определяли все элементы баланса веще-



ства ( $\text{мг С/м}^2$ ) и энергии ( $\text{ккал/м}^2$ ). Их значения для четырех сезонов суммировали и, наконец, получали характеристику баланса вещества и энергии за вегетационный период.

**Таблица 9.7.** Продукция ( $P$ ,  $\text{ккал/м}^2$ ) и рацион ( $C$ ,  $\text{ккал/м}^2$ ) трофических групп зоопланктона Рыбинского водохранилища в разные годы.

| Трофическая группа        | 1990–1995 гг. |             | 2004–2009 гг. |           | 2010 г. |       |
|---------------------------|---------------|-------------|---------------|-----------|---------|-------|
|                           | $P$           | $C$         | $P$           | $C$       | $P$     | $C$   |
| Мирные:                   | 64.0*         | 302.7*      | 42.9          | 202.7     | 53.5    | 256.1 |
| Cladocera                 | 47.2±4.0      | 214.6±18.2  | 25.5±2.7      | 115.9±6.9 | 29.3    | 133.0 |
| Copepoda                  | 6.9±1.2       | 43.1±7.4    | 4.4±0.4       | 27.6±1.3  | 7.7     | 48.0  |
| Rotifera                  | 9.9±2.2       | 45.0±9.9    | 10.4±1.4      | 47.4±3.7  | 16.4    | 74.5  |
| Велигеры <i>Dreissena</i> | –             | –           | 2.6±1.3       | 11.8±5.8  | 0.1     | 0.6   |
| Всеядные:                 | 2.9           | 15.2        | 6.8           | 27.9      | 9.0     | 34.8  |
| Copepoda                  | 1.8±0.2       | 11.3±1.4    | 1.3±0.1       | 8.2±0.4   | 0.9     | 5.8   |
| Rotifera                  | 1.1±0.3       | 3.9±0.9     | 5.5±1.3       | 19.7±2.5  | 8.1     | 29.0  |
| Хищные:                   | 5.8           | 24.8        | 7.1           | 29.1      | 10.5    | 44.3  |
| Cladocera                 | 3.5±0.3       | 10.4±1.1    | 4.9±0.6       | 15.3±1.0  | 6.8     | 21.3  |
| Copepoda                  | 2.3±0.3       | 14.4±1.7    | 2.2±0.2       | 13.8±0.7  | 3.7     | 23.0  |
| Весь зоопланктон          | 72.7±6.7*     | 297.7±20.5* | 57.0±4.5      | 259.7±8.5 | 73.0    | 335.2 |

**Примечание.** Приведены средние значения за май–октябрь с их ошибкой. Прочерк – параметр не рассчитывали, \* – без учета велигеров.

**Таблица 9.8.** Многолетняя динамика средней за вегетационный период биомассы ( $B_{\text{общ}}$ ) и продукции ( $P_{\text{общ}}$ ) зоопланктона пелагиали Рыбинского водохранилища.

| Год        | $B_{\text{общ}}, \text{г/м}^3$ | $P_{\text{общ}}$ |                |                   |
|------------|--------------------------------|------------------|----------------|-------------------|
|            |                                | $\text{г/м}^3$   | $\text{г/м}^2$ | $\text{ккал/м}^2$ |
| 1956–1960* | 0.5±0.05                       | 14.4±2.2         | 80.1±12.2      | 40.1±6.1          |
| 1961–1975* | 0.6±0.05                       | 12.3±2.6         | 68.2±14.3      | 34.1±7.2          |
| 1977       | 0.6±0.05                       | 13.6±1.4         | 71.6±7.4       | 39.7±3.7          |
| 1988       | 1.8±0.1                        | 41.8±5.5         | 217.4±28.6     | 108.7±14.3        |
| 1990–1995  | 1.2±0.05                       | 27.2±1.9         | 135.0±17.0     | 72.7±6.7          |
| 2004       | 0.9±0.1                        | 18.7±3.2         | 104.3±17.9     | 52.9±9.0          |
| 2005       | 1.2±0.3                        | 31.7±9.9         | 180.5±62.9     | 82.9±31.4         |
| 2006       | 1.0±0.2                        | 22.0±4.4         | 123.7±26.2     | 60.6±13.1         |
| 2007       | 0.7±0.1                        | 14.9±3.2         | 83.5±18.8      | 42.0±9.4          |
| 2008       | 0.7±0.1                        | 12.9±3.8         | 75.8±23.3      | 37.8±11.6         |
| 2009       | 0.9±0.1                        | 19.3±3.1         | 110.4±18.4     | 58.2±9.2          |
| 2010       | 1.4±0.1                        | 26.4±4.6         | 148.5±26.5     | 72.9±12.2         |
| 2004–2009  | 0.9±0.05                       | 20.8±2.5         | 113.0±15.3     | 54.4±4.5          |

**Примечание.** Здесь и в табл. 9.12 продукция под  $1 \text{ м}^2$  рассчитана на среднюю глубину Главного и Волжского плесов водохранилища с учетом уровня его наполнения в мае–октябре, по: (Бакулин, 1968), она приведена без учета меропланктона. Источники: \* – (Владимирова, 1974; Пидгайко, 1978), остальное – расчет авторов.

Полученные результаты свидетельствовали о том, что в современный период основу продукции (в среднем 45%) зоопланктона водохранилища формировали кладоцеры (табл. 9.7). Доля меропланктона (велигеры) составляла

6% продукции мирных животных и менее 5% общей. В 2004–2009 гг. общий уровень продуктивности зоопланктона составил в среднем 57 ккал/м<sup>2</sup>. В аномально жарком 2010 г. он увеличился незначительно до 73 ккал/м<sup>2</sup> или на 30% выше среднего за предыдущие шесть лет, в основном за счет коловраток. Их продукция возросла в 1.6 раза. Год от года продукция зоопланктона варьировала почти вдвое от 44 до 85 ккал/м<sup>2</sup>, минимальную наблюдали в 2007 г., максимальную – в 2005 г. (табл. 9.8). Продукция сообщества в 2005 и 2010 гг. была близка к таковой в 1990-е годы.

Ракообразные фильтраторы формируют основную часть продукции зоопланктона водохранилища с конца 1970-х годов (Лазарева, 2010 а; Лазарева, Копылов, 2011). В 1980–1990-е годы на пике обилия сообщества их вклад в продукцию сообщества достигал 65–70%. В 2004–2010 гг. доля *Cladocera* снизилась до 40–47%, а доля мирных *Rotifera* осталась такой же низкой (19–22%), как и в 1990-х годах. Для сравнения, в 1960-х годах кладоцеры-фильтраторы формировали 32%, коловратки – 53% общей продукции сообщества (Владимирова, 1974). В общем, в новом веке вклад мирных кладоцер в продуктивность сообщества снизился и приблизился к таковому до потепления, а мирных коловраток уменьшился более, чем вдвое.

Рацион фильтраторов за вегетационный период 2004–2009 гг. (203 ккал/м<sup>2</sup>) сопоставим с таковым конца 1970-х годов (171 ккал/м<sup>2</sup>) (Лазарева, Соколова, 2015). По сравнению с 1990-ми годами (303 ккал/м<sup>2</sup>) он уменьшился в 1.5 раза (табл. 9.7). Можно утверждать, что в той же мере снизилось воздействие фильтраторов на фитопланктон. Вклад меропланктона в фильтрационную активность сообщества варьировал год от года более, чем на порядок. Рацион велигеров был максимальным в 2006 г. (40 ккал/м<sup>2</sup>), минимальным – в 2004 (2.6 ккал/м<sup>2</sup>) и 2010 г. (<1 ккал/м<sup>2</sup>), в другие годы он составлял 4–11 ккал/м<sup>2</sup>. Пищевые потребности велигеров обычно не превышали 6% (максимум 15%) общего количества пищи, потребляемой фильтраторами.

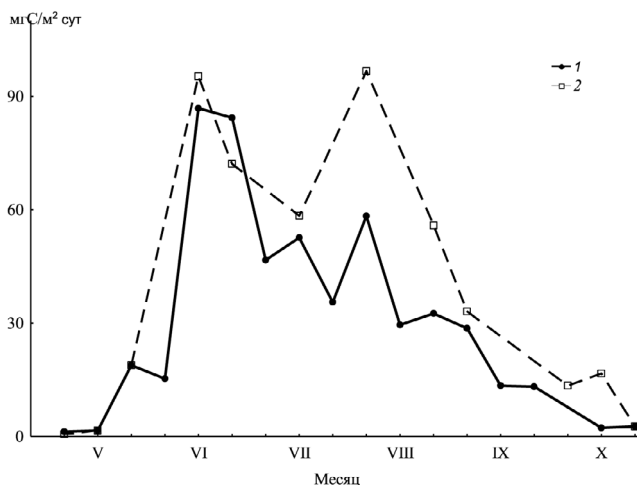
В 2004–2009 гг. заметно возросла роль в сообществе всеядных и хищных видов. По сравнению с 1960–1970-ми годами их доля в продукции зоопланктона увеличилась на ~8%, с 1990-ми – почти вдвое: с 9 до 17% (табл. 9.7). Особенно сильно возросла доля хищных *Cladocera* (в два раза) и коловраток *Asplanchna* (в пять раз). В рационе всеядного зоопланктона водохранилища содержится ~30% животной пищи (Лазарева, Копылов, 2011). С учетом этого суммарный уровень хищничества внутри планктонного сообщества увеличился на ~40%: рацион облигатных и факультативных хищников с 60-х годов прошлого века по 2009 г. вырос с 27 до 37 ккал/м<sup>2</sup>. Наибольший уровень хищничества наблюдали в экстремально жарком 2010 г., когда пищевые потребности планктонных хищников достигли 55 ккал/м<sup>2</sup> за вегетационный период (вдвое больше, чем до потепления климата). Таким образом, потепление привело к увеличению уровня хищничества и способствовало формированию напряженных трофических отношений внутри сообщества метазоопланктона.

Сезонная динамика суточной продукции зоопланктона фактически повторяла динамику биомассы, максимальная интенсивность продукции зарегистрирована в июне (рис. 9.9). В аномально жарком 2010 г. отмечено рез-

кое увеличение продукции во второй половине лета (август), что наблюдали также в динамике биомассы (рис. 9.5).

До потепления уровень продуктивности метазоопланктона Рыбинского водохранилища соответствовал таковому олиготрофных и мезотрофных озер (Владимирова, 1974). Он был почти вдвое ниже, чем в мезотрофном Горьковском водохранилище (Пидгайко, 1978). В 1990-х годах суточная продукция сообщества достигла  $0.40 \text{ ккал/м}^2$  и оказалась сопоставима с таковой в высокопродуктивных озерах Неро ( $0.35 \text{ ккал/м}^2$ ) (Копылов и др., 2008), Рогайжу ( $0.41 \text{ ккал/м}^2$ ) и Бисерово ( $0.37 \text{ ккал/м}^2$ ) (Андроникова, 1996). В 2004–2010 гг. уровень суточной продукции ( $0.34\text{--}0.52 \text{ ккал/м}^2$ ) остался близок к наблюдаемому в эвтрофных водоемах.

В общем, в современный период биомасса и продукция зоопланктона водохранилища возросли в  $\sim 1.5$  раза относительно 1960–1970-х годов, но уменьшились на  $\sim 30\%$  относительно 1990-х годов. В 1980–1990-х годах, когда регистрировали максимум обилия сообщества, его продуктивность была в 2–3 раза выше, чем до потепления. Уровень продуктивности зоопланктона с 1980-х годов соответствует наблюдаемому в эвтрофных экосистемах.



**Рис. 9.9.** Сезонная динамика суточной продукции зоопланктона в пелагиали Рыбинского водохранилища в 2004–2010 гг. (среднее для шести стандартных станций). 1 — 2004–2009 гг., 2 — 2010 г.

**Распределение зоопланктона по акватории.** Зоопланктон распределен по акватории неравномерно, продукционный потенциал различных участков водохранилища существенно отличается. Особенно четко прослеживаются различия между сообществами Главного и речных (Волжского, Шекнинского и Моложского) плесов водоема.

Распределение биомассы зоопланктона по акватории водохранилища изменялось в течение сезона. Весной и осенью она повсеместно была не велика ( $<0.7 \text{ г/м}^3$ ) (табл. 9.9), наибольшие значения отмечали в Главном плесе в местах скопления крупных циклопов рода *Cyclops*, которые локально формировали  $>40\%$  общей биомассы. В начале лета высокую биомас-

су ( $>2 \text{ г/м}^3$ ) наблюдали в Главном плесе вблизи торфяников Центрального мыса (ст. Пчелье) и на затопленном русле Шексны (ст. Всехсвятское), а также в Волжском плесе в устьевом створе р. Сутка. Во второй половине лета такие значения биомассы зоопланктона чаще всего отмечали по затопленному руслу р. Шексны в Шекснинском плесе водохранилища.

**Таблица 9.9.** Распределение биомассы зоопланктона по акватории Рыбинского водохранилища в разные сезоны 2004–2014 гг.

| Плес                | Станция            | Биомасса, $\text{г/м}^3$ |                       |                       |                      |
|---------------------|--------------------|--------------------------|-----------------------|-----------------------|----------------------|
|                     |                    | Весна<br>( $n=120$ )     | Лето-1<br>( $n=160$ ) | Лето-2<br>( $n=331$ ) | Осень<br>( $n=145$ ) |
| Главный             | Наволоч            | $0.5 \pm 0.14$           | $1.2 \pm 0.2$         | $1.4 \pm 0.3$         | $0.42 \pm 0.13$      |
|                     | Измайлово          | $0.4 \pm 0.21$           | $2.0 \pm 0.4$         | $1.1 \pm 0.2$         | $0.60 \pm 0.16$      |
|                     | Средний Двор       | $0.4 \pm 0.22$           | $1.2 \pm 0.4$         | $0.9 \pm 0.1$         | $0.67 \pm 0.28$      |
|                     | Брейтово           | $0.3 \pm 0.19$           | $0.9 \pm 0.2$         | $1.4 \pm 0.3$         | $0.74 \pm 0.23$      |
|                     | Сить               | –                        | $1.5 \pm 0.2$         | $2.6 \pm 1.1$         | $0.14 \pm 0.08$      |
|                     | Первомайка         | $0.07 \pm 0.01$          | $0.7 \pm 0.2$         | $1.0 \pm 0.2$         | $0.40 \pm 0.17$      |
|                     | Тереха             | $0.13 \pm 0.09$          | 1.4                   | $1.7 \pm 0.4$         | $0.38 \pm 0.10$      |
|                     | Центральный мыс    | $0.4 \pm 0.20$           | $2.4 \pm 0.7$         | $2.5 \pm 1.2$         | $0.24 \pm 0.09$      |
|                     | Ягорба             | 0.05                     | $0.6 \pm 0.1$         | $0.9 \pm 0.2$         | $0.16 \pm 0.02$      |
|                     | Мякса              | $0.4 \pm 0.20$           | $0.7 \pm 0.05$        | $1.1 \pm 0.3$         | $0.36 \pm 0.07$      |
|                     | Ухра               | 0.06                     | 1.7                   | $0.8 \pm 0.3$         | 0.23                 |
|                     | Всехсвятское       | 0.3                      | $3.1 \pm 0.8$         | $1.3 \pm 0.4$         | $0.14 \pm 0.07$      |
| Волжский            | Волково            | 0.56                     | $1.1 \pm 0.02$        | $0.8 \pm 0.2$         | –                    |
|                     | Мышкин             | –                        | –                     | $1.0 \pm 0.6$         | –                    |
|                     | Глебово            | –                        | $1.2 \pm 0.1$         | $0.7 \pm 0.1$         | –                    |
|                     | Сутка*             | $0.11 \pm 0.04$          | 3.6                   | $3.4 \pm 1.2$         | –                    |
|                     | Коприно            | $0.19 \pm 0.09$          | $0.7 \pm 0.1$         | $1.0 \pm 0.3$         | $0.04 \pm 0.02$      |
|                     | Молога             | $0.52 \pm 0.18$          | $0.7 \pm 0.2$         | $1.2 \pm 0.3$         | $0.25 \pm 0.07$      |
|                     | Каменники          | $0.1 \pm 0.02$           | $1.1 \pm 0.1$         | $1.3 \pm 0.4$         | $0.1 \pm 0.05$       |
| Шекснинский         | Югский залив       | 0.02                     | 0.1                   | $0.8 \pm 0.3$         | 0.01                 |
|                     | Любец              | 0.07                     | $0.8 \pm 0.1$         | $2.4 \pm 0.6$         | $0.24 \pm 0.01$      |
|                     | Мелководье у Любца | –                        | 0.1                   | $0.8 \pm 0.5$         | $0.11 \pm 0.03$      |
|                     | Кошта              | 0.84                     | $1.2 \pm 0.3$         | $2.6 \pm 0.7$         | 0.12                 |
|                     | Торово             | –                        | $0.3 \pm 0.02$        | $2.6 \pm 1.8$         | 0.01                 |
| Молож-<br>ский плес | Кабачино           | –                        | 2.7                   | $3.8 \pm 1.9$         | –                    |
|                     | Противье           | $0.1 \pm 0.05$           | $0.4 \pm 0.2$         | $1.4 \pm 0.3$         | $0.05 \pm 0.02$      |
|                     | Ламь               | –                        | $0.5 \pm 0.1$         | $2.0 \pm 0.3$         | $0.05 \pm 0.01$      |
|                     | Себла              | $0.5 \pm 0.22$           | $0.4 \pm 0.1$         | $2.0 \pm 0.6$         | $0.22 \pm 0.11$      |

**Примечание.** Приведено среднее с его ошибкой, без ошибки – данные единичных съемок, прочерк – данные отсутствуют;  $n$  – количество проб за сезон. Описание основных станций приведено в главе 1 (табл. 1.1), \* – устьевая область р. Сутка в Волжском плесе.

**Таблица 9.10.** Сезонные изменения биомассы зоопланктона различных плесов Рыбинского водохранилища в 2004–2014 гг.

| Плес        | Весна<br>( $n=120$ ) | Лето-1<br>( $n=160$ ) | Лето-2<br>( $n=331$ ) | Осень<br>( $n=145$ ) |
|-------------|----------------------|-----------------------|-----------------------|----------------------|
| Главный     | $0.30 \pm 0.05$      | $1.42 \pm 0.20$       | $1.35 \pm 0.17$       | $0.37 \pm 0.06$      |
| Волжский    | $0.19 \pm 0.09$      | $1.27 \pm 0.49$       | $1.34 \pm 0.35$       | $0.10 \pm 0.05$      |
| Шекснинский | $0.46 \pm 0.39$      | $1.02 \pm 0.46$       | $2.44 \pm 0.48$       | $0.12 \pm 0.05$      |
| Моложский   | $0.30 \pm 0.15$      | $0.43 \pm 0.03$       | $1.80 \pm 0.12$       | $0.11 \pm 0.06$      |

**Таблица 9.11.** Биомасса зоопланктона различных участков Рыбинского водохранилища в 2004–2014 гг. (среднее май–октябрь).

| Плес        | Биомасса, г/м <sup>3</sup> |                                   |                   |
|-------------|----------------------------|-----------------------------------|-------------------|
|             | Пелагиаль                  | Устьевые области крупных притоков | Мелководья (<4 м) |
| Главный     | 0.8±0.2                    | 1.3±0.6                           | 1.0±0.4           |
| Волжский    | 0.6±0.2                    | 1.9±0.9                           | 0.3±0.1           |
| Шекснинский | 1.4±0.4                    | 1.0±0.5                           | 0.3±0.1           |
| Моложский   | 0.6±0.2                    | 0.9±0.3                           | 0.8±0.2           |

Средняя биомасса зоопланктона в Шекснинском и Моложском плесах была максимальной во второй половине лета (табл. 9.10). В Главном и Волжском она была фактически одинаково высокой все лето. Во всех плесах водохранилища устьевые области крупных притоков характеризовались наиболее высокими значениями биомассы (табл. 9.11). Следует отметить низкую биомассу зоопланктона в мелководной зоне водохранилища. Если в Главном и Моложском плесах биомасса сообщества на мелководьях сопоставима с таковой в пелагиали, то в Волжском и Шекснинском – в 2–5 раз меньше (табл. 9.11). Можно предположить, что в заливах значительную часть крупного планктона выедают планктофаги. В мелководной зоне водохранилища сравнительно многочисленны (в среднем 4 экз./м<sup>2</sup>) молодь плотвы и уклейки (Столбунов, 2011).

До середины 1970-х годов прошлого века в Волжском плесе биомасса зоопланктона была выше, чем в Главном (Ривьер и др., 1982). В 1977 г. в этих двух плесах средние за вегетационный период ее значения достоверно не различались, а продукция была в 1.6 раза выше в Волжском плесе (табл. 9.12). В 2004–2009 гг. на стандартных станциях в Главном плесе биомасса в 1.7 раза превышала таковую в Волжском, в 2010 г. – в 1.4 раза (табл. 9.12). Сравнение ее значений, полученных для всей акватории этих плесов, показало, что летом биомасса зоопланктона в них фактически не различалась (табл. 9.10), а средняя за май–октябрь была на 30% выше в пелагиали Главного плеса (табл. 9.12). Высокие значения продукции отмечали не только на выходе из Волжского плеса, но также в западной (ст. Брейтово) и восточной (ст. Средний Двор) частях Главного плеса. Как результат, продукция в Главном плесе оказалась вдвое выше, чем в Волжском (табл. 9.12).

**Таблица 9.12.** Распределение биомассы ( $B_{\text{общ}}$ ) и продукции ( $P_{\text{общ}}$ ) зоопланктона в центральной части Рыбинского водохранилища (стандартные станции).

| Годы           | $B_{\text{общ}}$ , г/м <sup>3</sup> |           |          | $P_{\text{общ}}$ , ккал/м <sup>2</sup> |           |       |
|----------------|-------------------------------------|-----------|----------|--|-----------|-------|
|                | 1977                                | 2004–2009 | 2010     | 1977                                   | 2004–2009 | 2010  |
| Участок        |                                     |           |          |  |           |       |
| Наволоч        | 0.6±0.2                             | 0.9±0.16  | 1.5±0.23 | 46.7                                   | 84.3      | 123.2 |
| Средний Двор   | 0.6±0.2                             | 1.0±0.17  | 1.7±0.43 | 41.9                                   | 102.5     | 173.6 |
| Измайлово      | 0.7±0.2                             | 1.0±0.14  | 1.5±0.38 | 39.5                                   | 80.8      | 108.6 |
| Брейтово       | 0.5±0.1                             | 1.0±0.12  | 1.4±0.25 | 38.0                                   | 134.5     | 161.6 |
| Молога         | 0.8±0.1                             | 1.0±0.14  | 1.5±0.47 | 118.0                                  | 136.3     | 189.7 |
| Коприно        | 0.6±0.2                             | 0.3±0.06  | 0.7±0.31 | 87.1                                   | 41.3      | 62.1  |
| Главный плес*  | 0.6±0.1                             | 1.0±0.07  | 1.5±0.16 | 30.2                                   | 65.5      | 87.5  |
| Волжский плес* | 0.7±0.1                             | 0.6±0.08  | 1.1±0.29 | 48.1                                   | 31.1      | 44.4  |

В современный период максимальную биомассу зоопланктона регистрировали в пелагиали Шекснинского плеса водохранилища ( $1.4 \text{ г/м}^3$ ), это в 1.8 раза выше по сравнению с Главным плесом и в 2.3 раза – по сравнению с Волжским и Моложским (табл. 9.11).

В 2004–2009 гг. распределение по акватории продукции зоопланктона указывало на четкие различия между Главным и речными плесами водоема. Наиболее продуктивным участком пелагиали водохранилища была граница (ст. Молога) Волжского и Главного плесов (табл. 9.12). Основная часть акватории водохранилища сравнительно мелководна, средняя глубина 5.6 м (Рыбинское водохранилище..., 1972). Поэтому на участках затопленного русла рек (глубина  $>7$  м) значения продукции зоопланктона были в 1.3–2.5 раза выше, чем средние для плесов.

В сезонном аспекте характер различий продуктивности зоопланктона между плесами водохранилища был близок к таковому биомассы (табл. 9.13 и 9.10), весь сезон продукция сообщества в Главном плесе была выше, чем в Волжском. На русле Шексны (ст. Средний Двор) четко выделялся раннелетний ее пик. На других участках этого не наблюдали, продукция зоопланктона в первой и второй половинах лета характеризовалась близкими значениями.

**Таблица 9.13.** Сезонные изменения продукции (среднее с его ошибкой) зоопланктона в разных участках Рыбинского водохранилища в 2004–2009 гг.

| Участок       | Средняя<br>глубина, м | $P_{\text{общ}}, \text{ккал/м}^2$ |                        |                         |                       |
|---------------|-----------------------|-----------------------------------|------------------------|-------------------------|-----------------------|
|               |                       | Весна<br>( $n = 47$ )             | Лето-1<br>( $n = 71$ ) | Лето-2<br>( $n = 102$ ) | Осень<br>( $n = 60$ ) |
| Коприно       | $12.0 \pm 0.1$        | $3.2 \pm 1.8$                     | $16.4 \pm 3.7$         | $20.9 \pm 5.3$          | $0.8 \pm 0.5$         |
| Молога        | $13.3 \pm 0.1$        | $16.9 \pm 8.5$                    | $61.2 \pm 13.1$        | $54.9 \pm 11.2$         | $3.4 \pm 1.1$         |
| Наволоч       | $8.0 \pm 0.2$         | $7.7 \pm 4.1$                     | $34.4 \pm 7.3$         | $38.7 \pm 14.5$         | $3.5 \pm 1.6$         |
| Измайлово     | $7.1 \pm 0.2$         | $5.4 \pm 2.5$                     | $32.2 \pm 6.8$         | $37.0 \pm 5.3$          | $6.2 \pm 2.4$         |
| Средний двор  | $9.8 \pm 0.2$         | $8.8 \pm 4.7$                     | $56.8 \pm 14.0$        | $31.0 \pm 5.9$          | $6.1 \pm 2.0$         |
| Брейтово      | $11.8 \pm 0.2$        | $7.1 \pm 3.2$                     | $52.1 \pm 8.6$         | $59.5 \pm 12.0$         | $15.8 \pm 6.3$        |
| Главный плес  | $6.0 \pm 0.02$        | $4.8 \pm 1.1$                     | $29.8 \pm 3.2$         | $26.0 \pm 3.2$          | $4.9 \pm 1.0$         |
| Волжский плес | $4.6 \pm 0.01$        | $3.5 \pm 1.6$                     | $13.6 \pm 2.7$         | $13.2 \pm 2.3$          | $0.7 \pm 0.2$         |

**Примечание.**  $n$  – количество проб за период.

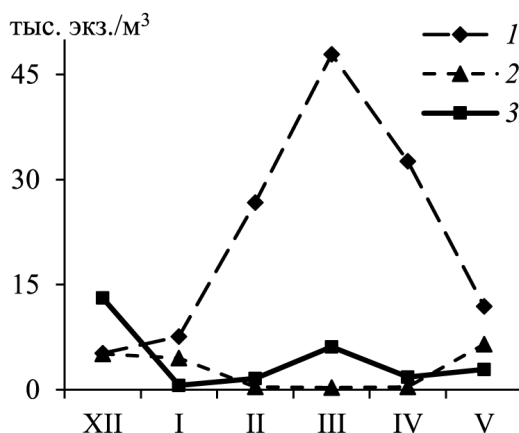
Таким образом, в 2004–2014 гг. наибольшая средневегетационная биомасса зоопланктона отмечена в пелагиали Шекснинского плеса водохранилища. В Главном плесе биомасса и продукция сообщества существенно выше, чем в Волжском и Моложском. Повсеместно устьевые области крупных притоков водохранилища отличались наиболее высокими значениями биомассы, а минимальные регистрировали в мелководной зоне. Особенно низким ( $<0.5 \text{ г/м}^3$  в среднем за вегетационный период) количество зоопланктона было в мелководных заливах Волжского и Шекснинского плесов водохранилища.

**Зимний зоопланктон.** Зимний и зимне-весенний зоопланктон водохранилища изучали неоднократно в 1940–1980-х годах XX века (Мордухай-

Болтовская, 1956; Преображенская, 1960; Мордухай-Болтовской, Монаков, 1963; Лазарева, 1986; Ривьер, 1982, 1986). Наиболее подробное его описание, в том числе результаты наблюдений 2008 и 2010 гг., приведено в монографиях И.К. Ривьер (1986, 2012) и В.И. Лазаревой (2010 а).

В современный период (2008–2016 гг.) изучены сезонная динамика и вертикальное распределение зимнего зоопланктона, также состав и распределение обилия сообщества в Главном и Волжском плесах водохранилища. Полученные результаты свидетельствовали о том, что на мелководьях и в речных плесах количество зоопланктона существенно (в 2.5–3 раза) меньше, чем в пелагиали Главного плеса (рис. 9.10 и табл. 9.14). Повсеместно его основу составляли коловратки (60–70% общей численности). Среди них в пелагиали доминировали *Synchaeta kitina* Rouss. (31%  $N_{rot}$ ), *S. tremula* (18%), *Notholca cinetura* Skorikov (17%), *Keratella quadrata* (14%) и *Polyarthra dolichoptera* Jdelsion (7%). В литорали Волжского плеса была сравнительно многочисленна только *Synchaeta pectinata* (80%  $N_{rot}$ ). Наибольшая численность коловраток зарегистрирована в центре и западной части Главного плеса водохранилища (ст. Наволок и Брейтово), здесь сразу после ледостава (декабрь) и в конце зимы (март) она достигала 50–54 тыс. экз./м<sup>3</sup>.

Циклопидные копеподы формировали заметную численность (>1 тыс. экз./м<sup>3</sup>) только в марте, наибольшую (14 тыс. экз./м<sup>3</sup>) отмечали на русле Шексны (ст. Средний Двор). В Главном плесе их количество было в среднем в 3 раза выше, чем в Волжском и в пелагиали почти в 6 раз выше, чем на мелководьях (табл. 9.14). Доминировал (>50%  $N_{cop}$ ) один вид *Cyclops kolensis* (преимущественно копеподиты). Помимо этого вида, регулярно в течение зимы регистрировали небольшое количество *C. vicinus*, изредка и в основном единично *C. strenuus*, *C. insignis*, *C. bohater* и *Megacyclops viridis*.



**Рис. 9.10.** Сезонная динамика численности зимнего зоопланктона в Рыбинском водохранилище в разные годы.

1 – 1978–1983 гг. Главный плес, по: (Ривьер, 1986); 2 – 1982–1988 гг. Моложский плес, по: (Лазарева, 2010 а); 3 – 2008–2016 гг. Главный и Волжский плесы.

**Таблица 9.14.** Распределение численности и биомассы зоопланктона по акватории Рыбинского водохранилища зимой (декабрь–апрель) 2008–2016 гг. ( $n = 54$ ).

| Плес     | Станция      | Вобщ,<br>мг/м <sup>3</sup> | Численность, тыс. экз./м <sup>3</sup> |                  |                 |                  |
|----------|--------------|----------------------------|---------------------------------------|------------------|-----------------|------------------|
|          |              |                            | $N_{\text{общ}}$                      | $N_{\text{rot}}$ | $N_{\text{cl}}$ | $N_{\text{cop}}$ |
| Волжский | Коприно      | 3.3                        | 0.8                                   | 0.3              | <0.1            | 0.5              |
|          | Молога       | 50.0                       | 5.4                                   | 2.5              | 0.6             | 1.9              |
|          | Липняги      | 9.7                        | 3.4                                   | 2.8              | 0.1             | 0.5              |
|          | Шуморовский  | 0.7                        | 0.4                                   | 0.3              | <0.1            | 0.1              |
| Главный  | Наволоч      | 20.2                       | 7.9                                   | 6.4              | 0.1             | 1.4              |
|          | Измайлово    | 30.7                       | 3.1                                   | 2.4              | 0.1             | 0.5              |
|          | Средний Двор | 315.5                      | 9.7                                   | 1.1              | 0.7             | 7.9              |
|          | Милушино     | 2.0                        | 1.3                                   | 1.2              | <0.1            | 0.1              |
|          | Брейтово     | 45.6                       | 23.8                                  | 22.4             | 0.6             | 0.7              |
|          | Первомайка   | 29.6                       | 1.4                                   | 0.5              | 0.3             | 0.6              |
| Среднее  | Главный      | 74±49                      | 7.9±3.5                               | 5.7              | 0.3             | 1.9              |
|          | Волжский     | 16±12                      | 2.5±1.2                               | 1.5              | 0.2             | 0.7              |
| Среднее  | пелагиаль    | 46±18                      | 6.5±2.2                               | 4.6              | 0.3             | 1.7              |
|          | мелководья   | 7±4                        | 2.5±1.9                               | 1.6              | <0.1            | 0.3              |

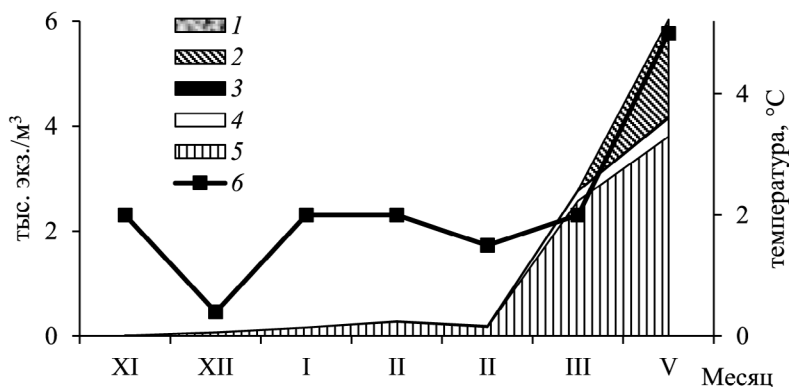
Примечание.  $B_{\text{общ}}$  – общая биомасса,  $N_{\text{общ}}$  – общая численность,  $N_{\text{rot}}$ ,  $N_{\text{cl}}$ ,  $N_{\text{cop}}$  – численность Rotifera, Cladocera и Copepoda, соответственно.

В конце марта на отдельных станциях (ст. Средний Двор, температура воды 1–3°C) популяция *Cyclops kolensis* приступала к размножению. Количество яйценосных самок (длина тела 1.2 мм) было небольшим <50 экз./м<sup>3</sup> (~4% численности взрослых самок), они несли по 18–20 яиц в каждом из двух мешков. Чаше в марте на большей части акватории водохранилища присутствовали только взрослые самцы этого вида, значительная доля (20–50%) копеподитов (4–5 стадии развития) находилась в состоянии диапаузы (рис. 9.11). Интенсивное созревание копеподитов отмечали поздно в начале мая, в 2010 г. в первой декаде мая при температуре воды в пелагиали Главного плеса 3–6°C доля взрослых самок составляла только 6%, яйценосных <1% численности популяции. Для сравнения, в те же сроки 2007 г. при температуре 6–7°C фактически вся популяция была представлена взрослыми размножающимися особями, доля яйценосных самок достигала 30–40%, незрелых (зимних) копеподитов пятой стадии – не превышала 5%. Соотношение самок и самцов составляло 56 и 44%, соответственно, что характерно для пика размножения этого вида (Ривьер, 1986).

Во все годы пик размножения вида приходился на начало–середину мая. В третьей декаде мая количество взрослых особей резко сокращалось, и с этого времени в популяции доминировали (>90% численности) копеподиты новой весенней генерации. Популяция переходила к диапаузе не ранее конца июня (Лазарева, 2010 а). В 1980-х годах это обычно происходило почти на месяц раньше, в первой декаде июня, длительный период размножения *Cyclops kolensis* с переходом к диапаузе в конце месяца отмечали в отдельные годы (Ривьер, 1986).



В марте 2014 г. в восточной части Главного плеса (ст. Средний Двор) единственный раз за пять зим наблюдений обнаружена малочисленная ( $<30$  экз./м<sup>3</sup>) размножающаяся популяция нового для водохранилища крупного (1.8–2.4 мм) *C. bohater*. Она была представлена в основном ( $>80\%$ ) яйценосными самками, которые несли  $\sim 30$  яиц в каждом мешке. В глубоких озерах Западной Европы (Боденское, Цюрихское, Миндельзе), где этот вид обычен, его считают зимней моноциклической формой с периодом размножения в январе–марте и диапаузой летом на пятой копеподитной стадии развития (Einsle, 1993).



**Рис. 9.11.** Динамика численности и структуры популяции *Cyclops kolensis* в Главном плесе Рыбинского водохранилища в конце ноября–начале мая 2010–2014 гг. 1 – копеподиты 1–3 стадий развития, 2 – самцы, 3 – яйценосные самки, 4 – самки без яиц, 5 – копеподиты 4–5 стадий, 6 – температура воды в слое 1–5 м над дном.

В Рыбинском водохранилище в современный период в течение всей зимы находили каляноидных копепод *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*. В отдельные годы (например, зимой 2013/2014 гг.) на большинстве станций в пелагиали Главного и Волжского плесов они размножались с декабря по март при температуре 0.3–3.4°C, самки несли по 5–12 субитанных яиц.

Кладоцеры зимой были малочисленны (табл. 9.14), с декабря до конца марта единично встречали *Daphnia galeata*, *D. cristata*, *Bosmina longispina*, *B. longirostris*, *Chydorus sphaericus* и изредка *Daphnia longiremis* и *Bosmina coregoni*. Почти ежегодно в феврале и изредка в декабре и марте у дна водоема (температура воды 0.5–2°C) регистрировали размножение *Bosmina longirostris*, самки несли по 1–2 эмбриона. В марте 2014 г. при температуре воды 1–3°C отмечено размножение подо льдом *Daphnia galeata* (ст. Средний Двор). Численность популяции достигала  $>1$  тыс. экз./м<sup>3</sup>, самки (длина тела 1.2–1.3 мм) несли по 1–4 эмбриона в выводковой камере. Количество молоди составляло  $>50\%$  численности популяции. Другие виды ветвистоусых в это время года не размножались.

Следует отметить существенное снижение (на порядок и более) обилия зимнего зоопланктона в Главном плесе водохранилища по сравнению с таковым в 1970–1980-х годах. Однако по-прежнему пик его численности

приходился на март (рис. 9.10). В течение всей зимы основная масса зоопланктона концентрировалась в 2-метровом придонном наиболее прогретом (1–3°C) слое воды (рис. 9.12). В современный период зимой в водах водохранилища крайне редко регистрировали дефицит кислорода, в основном его содержание составляло 8–13 мг/л. В условиях недостатка кислорода (концентрация у дна <2 мг/л) скопление зоопланктона отмечают над слоем скачка (Ривьер, 1986, 2012). Вертикальная структура сообщества с декабря по февраль характеризовалась преобладанием коловраток в верхних слоях воды и концентрацией рачков у дна. В марте копеподиты циклопов встречались во всем столбе воды, но наибольшую численность формировали в придонном слое.

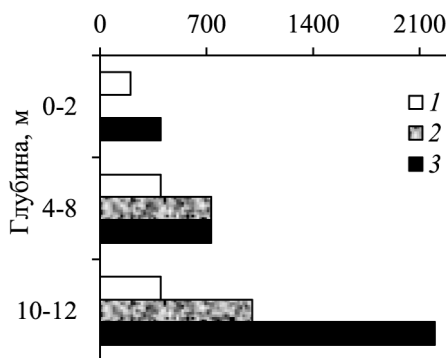


Рис. 9.12. Вертикальное распределение численности (экз./м³) зоопланктона в Рыбинском водохранилище зимой 2010 г. (ст. Молога). 1 – январь, 2 – февраль, 3 – март.

В целом, в 2008–2016 гг. обилие зоопланктона зимой было не велико, на большинстве станций численность <10 тыс. экз./м³, биомасса <0.1 г/м³. Это на порядок ниже, чем регистрировали в 1970–1980-х годах. Наибольшее количество зоопланктона наблюдалось на глубоководных участках пелагиали Главного плеса водохранилища, на мелководьях и в речных плесах оно было в 2.5–3 раза меньше. Состав ракообразных был близок к описанному в монографии (Ривьер, 1986), среди них, как и прежде, преобладал *Cyclops kolensis*. Зарегистрирована размножающаяся популяция нового для водохранилища *C. bohater*. По сравнению с 1980-х годами произошли существенные изменения в составе зимнего сообщества коловраток. Сократилось видовое богатство и численность видов рода *Notholca*, фактически не встречался обильный в прежние годы *Conochiloides natans* (Seligo). Появились новые виды рода *Synchaeta* (*S. kitina* и *S. tremula*), которые стали доминантными в пелагиали водохранилища и формировали подо льдом в среднем ~50% численности коловраток. За пять зим наблюдений ни разу не зарегистрировано подледного зимне-весеннего пика численности коловраток. Причины указанных изменений не ясны и требуют дополнительного изучения. Весьма вероятно, что снижение численности подледного зоопланктона и смены видов вызваны индуцированной потеплением трансформацией гидрологического режима водохранилища.

## 9.2. Токсикозы Cladocera (Crustacea) из Рыбинского водохранилища<sup>2</sup>

В этом разделе изложены опубликованные ранее сведения о вызванных загрязнением изменениях тканей Cladocera (Crustacea) (Макрушин, 1995, 2003; Макрушин, Запруднова, 2000; Макрушин и др., 2013). В 1990 г. с помощью гистологической методики обследованы 33 особи, в 1991 г. – 121 особь, в 2010 г. – 100 особей *Bythotrephes longimanus* (Leydig, 1869) (Cerco-  
ragidae). С помощью этой методики обследовано также 10.

В особей *Limnosida frontosa* (Sars, 1862) (Sididae), собранных в 2010 г. и фиксированных в жидкости Буэна. Толщина парафиновых срезов была 7 мкм, их окрашивали гематоксилином по Гейденгайну. Вместо покровных стекол использовали полистирол по способу Д.С. Саркисова (1951). Пойманных в 1997, 2000 и 2010 гг. и фиксированных в жидкости Буэна *Leptodora kindtii* (Focke, 1844) (Leptodoridae), а также пойманных в 2010 г. и фиксированных в этой же жидкости *Limnosida frontosa* обследовали без применения гистологической методики.

У части особей *Bythotrephes longimanus* было нарушено строение пищеварительного эпителия. Его клетки местами отрывались от базальной мембраны в просвет кишки (рис. 9.13 а).

В 1997 г. впервые обнаружено, что у части особей *Leptodora kindtii* раковинка отечна. В пробах, собранных в 2000 и 2010 гг., она тоже была отечной. В 2010 г. особи с отечной раковинкой найдены в популяции *Limnosida frontosa*.

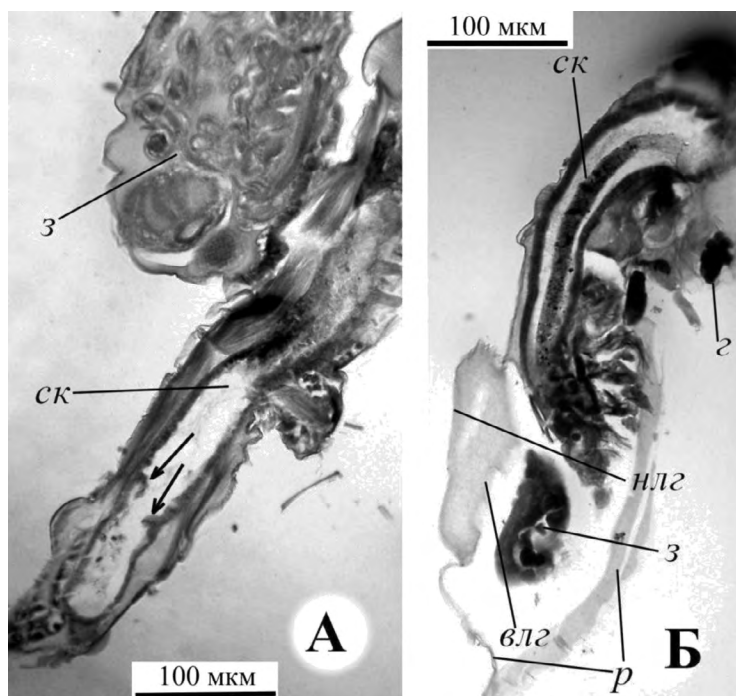
Отек – это избыточное накопление жидкости во внеклеточных пространствах организма. Раковинка у Cladocera (кроме Polyphemiformis и, вероятно, Moinidae и *Penilia avirostris* (Dana, 1849, Sididae)) состоит из двух слоев гиподермы, соединенных протоплазматическими мостиками. Между слоями гиподермы, омывая мостики, циркулирует кровь. Отек раковинки заключается в ее расслоении и заполнении жидкостью пространства, образовавшегося между разошедшимися слоями гиподермы. Расслаиваться может участок раковинки или она вся. Отеки раковинки видны у живых и фиксированных в формалине рачков. Но легче их выявить на материале, фиксированном жидкостью Буэна. Содержащаяся в ней пикриновая кислота окрашивает гемолимфу, заполняющую полость между разошедшимися слоями гиподермы, и делает отеки заметнее.

На рисунке 9.13 б изображен срез *Limnosida frontosa*, раковинка этого рачка отечна. Отек имеет вид пузыря. Наружная стенка пузыря – это наружный листок гиподермы раковинки (нлг). Стенка пузыря, обращенная внутрь выводковой сумки, – внутренний ее листок (влг). На рисунке 9.14 а изображена *L. frontosa*, пузырь на раковинке которой, заполненный окрашенной пикриновой кислотой жидкостью (о), – это отек.

У *Leptodora kindtii* раковинка имеет форму ложки. Она прижата к спинной стороне туловища. На рисунке 9.14 б показана *L. kindtii* с почти полностью расслоившейся и превращающейся в шар раковинкой. Находящийся

<sup>2</sup> Автор раздела А.В. Макрушин

внутри раковинки пузырь (выступающая наружу его часть показана стрелкой) не дает ей прижаться к туловищу и быть стенкой выводковой сумки. Выводковой сумки у этой самки нет. Яйца, образуемые ею, выбрасываются во внешнюю среду и, вероятно, погибают.



**Рис. 9.13.** Срезы Cladocera. А – *Bythotrephes longimanus*, стрелками указаны клетки эпителия средней кишки, отрывающиеся от базальной мембраны. Б – *Limnoscidea frontosa*, стенки пузыря, образовавшегося на раковинке, утратили при фиксации выпуклую форму. Обозначения: з – глаз, ск – средняя кишка, р – раковинка, з – зародыши в выводковой сумке, нлг – наружный листок гиподермы раковинки, влг – внутренний листок гиподермы раковинки.



**Рис. 9.14.** Зафиксированные в жидкости Буэна Cladocera с отежной раковинкой. А – *Limnoscidea frontosa*, Б – *Leptodora kindtii*, о – отек раковинки.

Доля особей с отежной раковинкой была разной на разных участках акватории водохранилища. У *Limnosida frontosa* она достигала 44% обследованных особей, у *Leptodora kindtii* – 23%. Среди других видов Cladocera в водохранилище особей с отежной раковинкой не встречено. При обсуждении с коллегами структуры, называемой здесь отеком, у них возникал вопрос – не является ли она следствием фиксации. Установлено, что не является. Отеки раковинки наблюдали не только у фиксированных, но и у живых особей *L. kindtii* (Макрушин, Запруднова, 2000; Макрушин, 2003). Гистологические фиксаторы (жидкость Буэна) сохраняют прижизненное состояние тканей. На рисунке 9.13 б изображен срез рачка с отежной раковинкой, зафиксированного жидкостью Буэна.

Впервые отек раковинки у Cladocera описан, вероятно, В.А. Сергеевой (1988). Она сообщала, что в Ладожском озере и Финском заливе встречаются *Bosmina longispina* (Leydig, 1860) (Bosminidae) с “крупным образованием типа опухоли”. Рисунок, который она приводит, не вызывает сомнения, что это отек раковинки. М. Омаир с соавторами наблюдали какую-то патологическую структуру, возможно, тоже отек у трех видов Cladocera из оз. Мичиган (Omair et al., 1999). Они назвали эту структуру опухолевидной аномалией (tumorlike abnormalities). В другой статье они сообщали, что особи с такой аномалией встречаются еще у нескольких видов Cladocera из других Великих озер Северной Америки (Omair et al., 2001). В ней они называют ее грыжевым выпячиванием (hernial protrusion). Отек раковинки обнаружен у Cladocera из Невской губы, ряда озер Ленинградской области и оз. Ильмень (Макрушин, Голубков, 2010; Голубков, Макрушин, 2012; Макрушин и др., 2013).

Эта болезнь в наше время, по-видимому, широко распространена среди Cladocera, но большинство планктологов не обращают на нее внимания. Она легко может быть выявлена и использована для оценки уровня загрязнения водоема. Отек раковинки и эрозия пищеварительного эпителия – это тяжелые заболевания. Вероятно, наряду с ними в популяциях Cladocera встречаются особи с менее тяжелыми болезнями, которые пока не выявлены.

## Глава 10. Макрозообентос

Макрозообентос – важная составляющая экосистемы любых водоемов, в том числе водохранилищ. Большинство видов, обнаруживаемых в составе этого сообщества, принадлежит к сем. Chironomidae, гетеротопным беспозвоночным, большую часть жизни проводящим в водной среде. Среди гомотопов наиболее широко представлены олигохеты и моллюски. На долю этих трех указанных групп приходится большая часть донного населения волжских водохранилищ.

Мониторинг сообществ донной фауны Рыбинского водохранилища сотрудники ИБВВ РАН проводили в течение >60 лет, начиная с момента его заполнения. Подробно изучен видовой состав донного населения, его распределение по биотопам, динамика численности и биомассы основных групп (Мордухай-Болтовской, 1955, 1971; Поддубная, 1958, 1988; Рыбинское водохранилище..., 1972; Волга и ее жизнь, 1978; Баканов, Митропольский, 1982; Бисеров, 1987; Перова, Щербина, 1998; Щербина, 1993, 1998, 2000, 2006; Экологические проблемы..., 2001; Перова, 2012).

### 10.1. Зообентос глубоководной зоны водохранилища

**Характеристика сообщества в XX в.**<sup>3</sup> С 1941 г. до конца XX в. в Рыбинском водохранилище было обнаружено около 500 видов донных макробеспозвоночных (Экологические проблемы..., 2001). Такое высокое видовое богатство связано, в первую очередь, с хорошей изученностью водохранилища, которое многие годы было базовым водоемом для ИБВВ РАН. Как показали исследования Ф.Д. Мордухай-Болтовского (1974) и других авторов, превращение Волги в каскад водоемов замедленного стока способствовало обогащению состава зоопланктона и повышению его количества, при этом происходило обеднение исходной речной фауны донных беспозвоночных (Митропольский, 1963, 1978; Баканов, Митропольский, 1982). В начальный период изучения видовой состав бентоса в глубоководной зоне водохранилища насчитывал не более 50-ти видов (Мордухай-Болтовской, 1955). Из них наиболее многочисленными были личинки хирономид и олигохеты. Т.Л. Поддубная (1988) по результатам анализа многолетней динамики населения 10-ти основных биотопов водохранилища сделала вывод о значительном сокращении видового разнообразия в глубоководной зоне на серых илах и песчанистых серых илах к началу 1980-х годов по сравнению с 1957–1958 гг., а также о стабилизации видового состава бентоса.

В 1980 г. в составе донного населения водохранилища было обнаружено лишь 36 видов. В начале 1990-х годов их число возросло приблизительно в 2 раза и достигло 88 (табл. 10.1). Наиболее богато были представлены моллюски, олигохеты и хирономиды.

<sup>3</sup> Авторы раздела Г.Х. Щербина и С.Н. Перова

**Таблица 10.1.** Таксономическая структура макрозообентоса Рыбинского водохранилища в различные периоды изучения.

| Таксон            | Период, годы |        |           |
|-------------------|--------------|--------|-----------|
|                   | 1952–1953*   | 1980** | 1990–1992 |
| Chironomidae      | 16–18        | 6      | 25        |
| Oligochaeta       | 12           | 11     | 24        |
| Mollusca          | <10          | 13     | 28        |
| Crustacea         | 1            | 1      | 2         |
| Hirudinea         | 3–4          | 5      | 5         |
| Ceratopogonidae   | –            | –      | 2         |
| Varia             | 2–3          | –      | 2         |
| Общее число видов | <50          | 36     | 88        |

**Примечание.** \* – приведены данные работы (Мордухай-Болтовской, 1955), \*\* – то же (Поддубная, 1988).

Увеличение числа обнаруженных нами видов связано не только с ростом видового богатства донного населения, но и с другими причинами. Так, некоторые представители донной фауны, ранее определявшиеся до рода или группы (например, хирономиды рода *Cryptochironomus*), были идентифицированы до вида и дополнили фаунистические списки. В течение всего периода наблюдений (1955–1992 гг.) в пробах макрозообентоса наиболее часто встречались моллюски *Viviparus viviparus* (Linnaeus), *Cincinna piscinalis* Mueller, *Bithynia tentaculata* (Linnaeus), *Amesoda solida* (Normand), *Henslowiana henslowana* (Sheppard), *Dreissena polymorpha* (Pallas), олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparède, *L. udekemianus* Claparède, *Potamothrix hammoniensis* (Michaelson), *Psammoryctides barbatus* (Grube), *P. moravicus* (Hrabe), *Spirosperma ferox* (Eisen), *Tubifex newaensis* (Michaelson), *Lumbriculus variegatus* (Mueller), *Stylodrilus heringianus* Claparède, хирономиды *Chironomus plumosus* (Linnaeus) и виды из родов *Procladius*, *Cryptochironomus*, *Tanytarsus* ex. gr. *gregarius*, пиявка *Helobdella stagnalis* (Linnaeus) и представитель ракообразных – *Asellus aquaticus* Linnaeus.

**Таблица 10.2.** Видовое богатство и разнообразие донного населения Рыбинского водохранилища в 1990 и 1992 гг.

| Показатель  | Плес водохранилища |                   |                  |                      | Весь водосм     |
|-------------|--------------------|-------------------|------------------|----------------------|-----------------|
|             | Волжский $n = 11$  | Моложский $n = 7$ | Главный $n = 22$ | Шекснинский $n = 14$ |                 |
| 1990 г.     |                    |                   |                  |                      |                 |
| Число видов | 43<br>10 (4–18)    | 30<br>10 (9–12)   | 34<br>6 (2–11)   | 44<br>9 (6–18)       | 66<br>8 (2–18)  |
| $H_N$       | 2.15               | 2.32              | 1.80             | 2.32                 | 2.15            |
| $H_B$       | 1.99               | 1.33              | 1.43             | 1.78                 | 1.66            |
| 1992 г.     |                    |                   |                  |                      |                 |
| Число видов | 47<br>12 (6–22)    | 35<br>13 (8–16)   | 30<br>7 (1–19)   | 47<br>11 (3–21)      | 78<br>10 (1–22) |
| $H_N$       | 2.58               | 2.81              | 1.85             | 2.57                 | 2.45            |
| $H_B$       | 1.91               | 1.89              | 1.23             | 1.32                 | 1.58            |

**Примечание.**  $H_N$ , бит/экз. – индекс Шеннона, рассчитанный по численности,  $H_B$ , бит/г – по биомассе; над чертой – количество обнаруженных видов, под чертой – среднее количество видов на одной станции, в скобках – минимум–максимум,  $n$  – количество обследованных станций.

В 1992 г. во всех плесах водохранилища увеличилось видовое богатство и разнообразие макрозообентоса по сравнению 1990 г. за счет личинок хи-рономид, цератопогонид, ручейников, а также пиявок и ракообразных (табл. 10.2). Возросло не только общее число обнаруженных видов, но и удельное видовое богатство (число видов в пробе), а также средние значения индекса Шеннона. Наибольшее количество видов обнаружено в Шекснинском пле-се водохранилища, наименьшее – в Моложском. Это вызвано не бедностью донной фауны, а небольшим количеством станций, обследованных в Мо-ложском плесе. Разнообразие сообщества, оцененное по индексу Шеннона, в этом плесе было выше, чем в других участках водохранилища (табл. 10.2).

В начале 1990-х годов, как и в предшествующее десятилетие, в донных сообществах водохранилища доминировали олигохеты *Tubifex newaensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothrix hammoniensis*, *P. moldaviensis* (Vej-dovsky et Mrazek) и хирономиды *Chironomus plumosus* и *Procladius choreus* (Meigen). По сравнению с 1980 г. заметно увеличилась их встречаемость, особенно олигохет из родов *Limnodrilus* и *Potamothrix* (табл. 10.3).

**Таблица 10.3.** Встречаемость (%) доминирующих видов макрозообентоса в глубоководной зоне Рыбинского водохранилища в различные годы.

| Вид                                      | Годы |      |      |
|--|------|------|------|
|  | 1980 | 1990 | 1992 |
| <i>Dreissena polymorpha</i>              | 25   | 25   | 30   |
| <i>Tubifex newaensis</i>                 | 45   | 66   | 58   |
| <i>Chironomus plumosus</i>               | 26   | 40   | 49   |
| <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>          | 64   | 81   | 91   |
| <i>Potamothrix hammoniensis</i>          | 15   | 66   | 57   |
| <i>P. moldaviensis</i>                   | 17   | 68   | 58   |
| <i>Procladius ex. gr. choreus</i>        | 40   | 58   | 75   |
| <i>Cryptochironomus obreptans</i> Walker | 0    | 57   | 55   |

Большинство представителей донной фауны чаще встречались в речных плесах, особенно в Волжском и Моложском, и значительно реже – в Глав-ном плесе водохранилища. В 1990–1992 гг. в Моложском плесе наблюда-ли наибольшую (до 100% станций) встречаемость доминантов *Tubifex newaensis* (100%), *Limnodrilus hoffmeisteri* (100%), *Procladius choreus* (93%), *Cryptochironomus obreptans* (79%).

По величине индекса плотности Арнольди *Chironomus plumosus* доми-нировал в Волжском (26–35%) и Шекснинском плесах (14–53%), а *Tubifex newaensis* – в Моложском (49–61%) и Главном (31–34%). Остальные четыре вида в различных плесах были доминантами или субдоминантами (Перова, Щербина, 1998).

Многолетние (1980–1992 гг.) изменения структуры макрозообентоса глубоководной зоны водохранилища заключались в увеличении видового разнообразия и доли доминантов в сообществе, возрастании численности и биомассы макрозообентоса, а также распространении видоввселенцев *D. bugensis* (Andrusov), *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) и *Hypania invalida* (Grube), что вызвало интенсивное повышение продуктивности макрозоо-бентоса (Щербина и др., 1997; Щербина, 2001, 2003; Перова, 2004).



Изменения структуры и обилия макрозообентоса водохранилища с периода его заполнения (1947 г.) и до начала 1990-х годов анализировали неоднократно (Рыбинское водохранилище..., 1972; Волга и ее жизнь, 1978; Современная экологическая..., 2000; Экологические проблемы..., 2001). В Рыбинском водохранилище, как и в других равнинных водохранилищах, формирование бентоса происходило в несколько стадий (Мордухай-Болтовской, 1961). Первая, самая кратковременная – стадия разрушения реофильных и фитофильных биоценозов, наступает сразу после начала залития водохранилища. Вторая – стадия “временного биоценоза мотыля”, начинается после замедления течения, когда в первое же лето происходит массовое вселение гетеротопных насекомых. Эта стадия характеризуется высокой биомассой бентоса, состоящего в основном из личинок хирономид, главным образом мотыля. Первые сведения о бентосе Рыбинского водохранилища относятся к осени 1941 г. (Ласточкин, 1947), когда уже началась вторая стадия формирования бентоса и наблюдалась вспышка его обилия, обусловленная поступлением в воду большого количества органического детрита вследствие разложения затопленной растительности. Биомасса бентоса варьировала от 4.3–9.1 г/м<sup>2</sup> на залитых водой торфяных болотах до 27.1–58.0 г/м<sup>2</sup> на низинных. Затем наступила третья стадия – образования постоянных биоценозов, для которой характерно снижение обилия бентоса, и в 1945–1947 гг. биомасса снизилась до 10.9–5.4 г/м<sup>2</sup> (Овчинников, 1950). При этом, гомотопная фауна (черви и моллюски) составляла 20–47% от общего количества бентоса.

Результаты бентосных съемок 1952–1978 гг. показали, что макрозообентос водохранилища был небогатым до начала 1970-х годов, его биомасса в Главном плесе колебалась от 0.4 до 4.7 г/м<sup>2</sup>, а в речных плесах – от 4.1 до 9.6 г/м<sup>2</sup>. К концу 1970-х годов в водохранилище на долю песков различной степени заиленности, серых и песчанистых серых илов приходилось 82% площади дна водоема, а доля затопленных почв снизилась с 55% в 1955 г. до 5% в 1978 г. (Законнов, 1981). В 1970-х годах наблюдался наиболее интенсивный рост биомассы макрозообентоса в глубоководной части водохранилища. Здесь только на торфянистых илах ее значения фактически не изменились, в то время как на почвах, песках, переходных, серых и песчанистых серых илах она увеличилась в 2–5 раз (Баканов, Митропольский, 1982).

Рост обилия донных организмов связывали как с естественной сукцессией экосистемы водоема, так и с повышением трофности в результате усиливающегося антропогенного воздействия. Особенно заметно возросла биомасса бентоса на серых илах (с 9.6 до 19.5 г/м<sup>2</sup>), причем обилие олигохет возросло в большей степени, чем хирономид. Для третьей стадии формирования бентоса в глубоководной зоне верхневолжских водохранилищ характерно появление плотных популяций отдельных видов и образование доминирующих комплексов. Дальнейшие изменения структуры донного населения определялись возрастанием значения отдельных видов и групп по мере повышения трофического статуса водоема и увеличения толщины слоя иловых отложений. Одним из таких видов-эдификаторов стал моллюск *Dreissena polymorpha*.

Интенсивный рост биомассы макрозообентоса водохранилища в 1970-е годы был вызван, по-видимому, вселением дрейссены, которая была обнаружена впервые на 15 год существования водоема (в 1954 г.). В 1968 г. *D. polymorpha* отмечена во всех плесах водохранилища (Рыбинское водохранилище..., 1972). Биоценоз *D. polymorpha* – один из самых продуктивных в различных водоемах (Львова и др., 1980; Дрейссена..., 1994; Щербина, 2003; Перова, Щербина, 1998, 2003; Shcherbina, Buckler, 2006). Его формирование способствовало большому поступлению на дно продуктов жизнедеятельности моллюсков (агглютинатов и фекалий), что привело к росту биомассы “мягкого” макрозообентоса.

В 1980-е годы увеличение биомассы донного населения прекратилось (Экологические проблемы..., 2001), в 1978–1984 гг. ее средние значения варьировали в пределах 5.3–7.8 г/м<sup>2</sup> (Баканов, 1984; Бисеров, Митропольский, 1985; Бисеров, 1987). Достоверный подъем биомассы в глубоководной зоне был отмечен вновь в начале 1990-х годов, когда ее средневзвешенное значение составило 11.4 г/м<sup>2</sup>, что более чем в 1.5 раза превысило таковое в 1970–1980-х годах (Щербина, 1996 б; Перова, Щербина, 1998). Возрастание биомассы объясняли вступлением Рыбинского водохранилища в 4-ю стадию эволюции – стадию нивелирования биотопов и биоценозов. Ранее эта стадия была выделена для Куйбышевского водохранилища (Ляхов, 1974).

**Таблица 10.4.** Биомасса (г/м<sup>2</sup>) основных групп макрозообентоса на различных грунтах Рыбинского водохранилища в 1980 и 1990 гг.

| Тип грунтов | Группа зообентоса |           |          |        |              |
|-------------|-------------------|-----------|----------|--------|--------------|
|             | Хирономиды        | Олигохеты | Моллюски | Прочие | Общий бентос |
| Серый ил    | 3.34              | 5.30      | 1.48     | 0.26   | 10.38        |
|             | 8.54              | 6.77      | 1.60     | 0.01   | 16.92        |
| Пески       | 0.19              | 2.95      | 1.44     | 0.07   | 4.65         |
|             | 0.70              | 4.62      | 0.37     | 0.03   | 5.72         |
| Ракушечник  | 1.60              | 2.85      | 5.10     | 0.31   | 9.86         |
|             | 1.86              | 17.90     | 1.36     | 0.38   | 21.50        |

**Примечание.** Над чертой – 1980 г., под чертой – 1990 г.; ракушечник – заиленный ракушечник дрейссены.

Основной причиной повторного подъема биомассы макрозообентоса явилось, по-видимому, увеличение более чем вдвое средней численности и биомассы дрейссены по сравнению с 1980-ми годами (Щербина, 2008). Косвенным подтверждением данного предположения послужило резкое увеличение разницы по биомассе между биотопами серого ила и ракушечника. Так, в 1980 г. биомасса “мягкого” макрозообентоса (без учета дрейссены) на биотопах серого ила и заиленного ракушечника была примерно одинаковой (табл. 10.4), к 1990 г. на илах она возросла в 1.5 раза, а на заиленном ракушечнике более чем в 2 раза. В последнем биотопе биомасса увеличилась преимущественно за счет олигохет (в 6 раз), в то время как биомасса хирономид достоверно не изменилась, моллюсков (в основном пизидий) снизилась в ~4 раза.

В 1990 г. самая низкая биомасса наблюдалась в Главном плесе (в среднем 8.14 г/м<sup>2</sup>), а наибольшая – в Моложском плесе (в среднем 24.37 г/м<sup>2</sup>). То

же регистрировали в предыдущие годы (Бисеров, 1987). Основу численности (60–80%) донного населения повсеместно составляли олигохеты. Доля хирономид в общей численности макрозообентоса варьировала в пределах 13–18%, по биомассе она была существенно выше (14–54%). В 1992 г. уровень развития донных сообществ снизился во всех плесах водохранилища. Наиболее заметное снижение биомассы (почти в 3 раза) отмечено в самом продуктивном Моложском плесе (до 8.65 г/м<sup>2</sup>). В Главном плесе водохранилища средняя биомасса уменьшилась почти вдвое до 4.59 г/м<sup>2</sup> (Перова, 2004).

Наибольшие значения биомассы макрозообентоса во все годы наблюдений отмечены на участках, расположенных по затопленному руслу рек Волга (ст. Коприно) и Молога (ст. Брейтово, Молога), где интенсивно аккумулируются серые илы (табл. 10.5). В 1994 г., как и в 1955 г., самым продуктивным участком была граница Главного и Волжского плесов (ст. Молога). На большей части стандартных станций биомасса зообентоса за 40 лет возросла в 3–13 раз, а на ст. Наволок – в >250 раз. При этом на последней станции вклад в биомассу основных групп (хирономиды, олигохеты, моллюски) был незначительным, доминировали ракообразные и пиявки (в сумме 86% общей биомассы).

В 1998 г. в биотопе серых илов на русловых станциях биомасса зообентоса была существенно выше, чем на участках затопленной поймы (ст. Измайлово и Наволок). На большинстве станций отмечали продолжающийся рост обилия макрозообентоса. В структуре общей биомассы уменьшилась доля олигохет и увеличилась доля личинок хирономид и моллюсков (табл. 10.5). Исключение составила ст. Наволок в центре водохранилища, где значение олигохет заметно возросло, они формировали 93% биомассы. На ст. Измайлово в биоценозе дрейссены доминировала группа “прочие” (ракообразные и пиявки). В период 1955–1998 гг. на всех стандартных станциях наблюдали значительное увеличение биомассы макрозообентоса (в 4–25 раз), а на ст. Наволок – почти в 300 раз (табл. 10.5).

**Таблица 10.5.** Биомасса различных групп макрозообентоса на стандартных станциях Рыбинского водохранилища в разные годы.

| Станции | Группа     | Биомасса, г/м <sup>2</sup> |       |       | Доля, % |      |      |
|---------|------------|----------------------------|-------|-------|---------|------|------|
|         |            | 1955                       | 1994  | 1998  | 1955    | 1994 | 1998 |
| Коприно | Хирономиды | 0.75                       | 16.55 | 21.65 | 34      | 66   | 91   |
|         | Олигохеты  | 0.90                       | 6.46  | 1.96  | 41      | 26   | 8    |
|         | Моллюски   | 0.54                       | 1.94  | 0.06  | 25      | 8    | 1    |
|         | Прочие     | 0                          | 0     | 0     | 0       | 0    | 0    |
|         | Общая      | 2.19                       | 24.98 | 23.67 | –       | –    | –    |
| Молога  | Хирономиды | 3.47                       | 4.05  | 9.45  | 56      | 12   | 42   |
|         | Олигохеты  | 2.61                       | 24.48 | 2.44  | 42      | 74   | 11   |
|         | Моллюски   | 0.07                       | 8.48  | 10.29 | 1       | 26   | 46   |
|         | Прочие     | 0                          | 0     | 0.07  | 0       | 0    | 1    |
|         | Общая      | 6.15                       | 33.01 | 22.25 | –       | –    | –    |
| Наволок | Хирономиды | 0                          | 0.02  | 0     | 0       | 0    | 0    |
|         | Олигохеты  | 0.04                       | 1.15  | 13.87 | 80      | 9    | 93   |

Продолжение таблицы 10.5

| Станции   | Группа     | Биомасса, г/м <sup>2</sup> |       |       | Доля, % |      |      |
|-----------|------------|----------------------------|-------|-------|---------|------|------|
|           |            | 1955                       | 1994  | 1998  | 1955    | 1994 | 1998 |
|           | Моллюски   | 0                          | 0.60  | 0.99  | 0       | 5    | 7    |
|           | Прочие     | 0.01                       | 10.97 | 0     | 20      | 86   | 0    |
|           | Общая      | 0.05                       | 12.74 | 14.86 | —       | —    | —    |
| Измайлово | Хирономиды | 0.04                       | 2.13  | 0.02  | 14      | 2    | 1    |
|           | Олигохеты  | 0.20                       | 4.72  | 2.16  | 68      | 88   | 29   |
|           | Моллюски   | 0.05                       | 0.07  | 0.39  | 17      | 1    | 5    |
|           | Прочие     | 0                          | 0.45  | 4.81  | 0       | 9    | 65   |
|           | Общая      | 0.29                       | 5.37  | 7.38  | —       | —    | —    |
| Брейтово  | Хирономиды | 3.53                       | 13.66 | 15.87 | 68      | 72   | 73   |
|           | Олигохеты  | 1.59                       | 3.78  | 2.71  | 31      | 20   | 13   |
|           | Моллюски   | 0.05                       | 1.47  | 3.06  | 1       | 8    | 14   |
|           | Прочие     | 0                          | 0     | 0     | 0       | 0    | 0    |
|           | Общая      | 5.17                       | 18.91 | 21.64 | —       | —    | —    |

Такому мощному подъему продуктивности в Главном плесе водохранилища способствовало образование на слабо заиленных песках и почвах биоценоза *Dreissena polymorpha*, биомасса моллюсков в котором достигала 2.5–3.0 кг/м<sup>2</sup>. Фильтрационная деятельность дрейссены создала благоприятные трофические условия для ракообразных. Их основу составил байкальский вселенец *Gmelinoides fasciatus*, для которого здесь была зарегистрирована максимальная для глубоководной зоны водохранилища биомасса ~25 г/м<sup>2</sup>. Подобное резкое повышение продуктивности макрозообентоса и изменение его трофической структуры было ранее описано при вселении дрейссены в оз. Лукомльское (Ляхнович и др., 1983; Каратаев, Булакова, 1992).

В настоящее время Главный плес по биомассе макрозообентоса лишь незначительно уступает Шекснинскому, серые илы которого были самыми продуктивными в начале 1980-х годов (Бисеров, Митропольский, 1985). Отмеченное в последующем снижение обилия и обеднение состава макрозообентоса Шекснинского плеса представляет следствие его загрязнения отходами металлургической и химической промышленности (Флеров, 1990). Загрязнение наиболее сильно повлияло на моллюсков сем. *Pisidiidae*, доминировавших здесь до начала 1980 годов.

По мере продвижения к плотине трофический статус и видовое богатство бентоса на русловых станциях возрастает. Так, на затопленном русле р. Шексны перед плотиной ГЭС (ст. Водозабор) отмечены наибольшие для водохранилища значения сапробности, оцененной по макрозообентосу, численности и биомассы (табл. 10.6). Напротив, в центре водохранилища (ст. Всехсвятское) эти показатели были минимальными. Видовое разнообразие на участке в нижнем течении реки (ст. Волково и Водозабор) было высоким и сравнимым с таковым в Волжском плесе водохранилища. Основу численности (до 94%) на обеих станциях составляли олигохеты, а по биомассе доминировали личинки *Chironomus plumosus* и олигохеты (в сумме 84–92%). При этом на данных участках численность и биомасса мотыля

различались незначительно, а аналогичные показатели для олигохет были существенно выше у плотины ГЭС.

Основная причина увеличения обилия олигохет по направлению от центра водохранилища к плотине связана, по-видимому, с высоким содержанием в грунтах органического вещества. Потеря массы грунта при прокаливании на ст. Милушино составила 7%, на ст. Волково возросла до 15%, а у плотины – до 24% (Современная экологическая..., 2000). Биомасса *Chironomus plumosus* (103г/м<sup>2</sup>) у плотины чрезвычайно высока, такие ее значения в водохранилищах Верхней Волги не наблюдали даже в период “мотылевой” стадии развития их экосистем (Волга и ее жизнь, 1978).

**Таблица 10.6.** Структура макрозообентоса глубоководной зоны приплотинного участка Рыбинского водохранилища весной 1993 г.

| Показатели                           | Станции      |             |              |              |
|--------------------------------------|--------------|-------------|--------------|--------------|
|                                      | Всехсвятское | Милушино    | Волково      | Водозабор    |
| Глубина, м                           | 16           | 14          | 18.5         | 21.5         |
| Число видов                          | 3            | 6           | 21           | 19           |
| Сапробность по Пантле–Букк, <i>S</i> | 2.94         | 3.08        | 2.93         | 3.10         |
| <i>Chironomus plumosus</i>           | <u>0</u>     | <u>150</u>  | <u>1750</u>  | <u>1800</u>  |
|                                      | 0            | 9.41        | 94.10        | 103.50       |
| Олигохеты                            | <u>2300</u>  | <u>1000</u> | <u>46600</u> | <u>55600</u> |
|                                      | 7.78         | 4.36        | 37.30        | 64.20        |
| Общие <i>N</i> и <i>B</i>            | <u>2300</u>  | <u>1350</u> | <u>49400</u> | <u>59150</u> |
|                                      | 7.78         | 24.72       | 143.10       | 199.80       |

**Примечание.** Над чертой – численность (*N*), экз./м<sup>2</sup>; под чертой – биомасса (*B*), г/м<sup>2</sup>.

С начала 1970-х до конца 1990-х годов в глубоководной зоне водохранилища основу численности и биомассы макрозообентоса составляли три вида личинок комаров-звонцов (*Ch. plumosus*, *Procladius choreus*, *Cryptochironomus* gr. *defectus*) и четыре вида олигохет (*Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothrix hammoniensis*, *P. moldaviensis* и *Tubifex newaensis*). В разных плесах водоема они создавали 73–80% численности и 72–90% биомассы макрозообентоса. Эти виды во многом определяли сезонную динамику и межгодовые колебания обилия сообщества. Наиболее подробные многолетние наблюдения за сезонной динамикой макрозообентоса глубоководной зоны водохранилища проведены в Волжском плесе (ст. Коприно) на биотопе песчанистых серых илов (Поддубная, 1988). Установлено, что колебания численности и биомассы тесно связаны с особенностями жизненных циклов доминировавших здесь видов – *Chironomus plumosus* и *Tubifex newaensis*. К концу 1990-х годов в составе макрозообентоса водохранилища по частоте встречаемости, численности и биомассе существенно возросло значение олигохет *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothrix hammoniensis* и *P. moldaviensis*. Перечисленные пять видов определяли сезонную динамику, от них во многом зависели многолетние флуктуации численности и биомассы макрозообентоса водохранилища.

Главный плес водохранилища занимает ~68% площади водоема (Законнов, 1981). Здесь зарегистрированы наибольшие вариации величины сапробности (2.01–3.29) по зообентосу, в речных плесах разница между мини-

мумом и максимумом показателя была незначительной. По нашему мнению, такие различия уровня сапробности в Главном плесе связаны с наличием здесь относительно чистых участков, расположенных вдали от источников антропогенного воздействия и зон влияния сильно загрязненных рек (например, рек Согожа и Ухра). В указанных реках наблюдали максимальные значения сапробности. В среднем наиболее высокие значения сапробности по Пантиле–Букк зарегистрированы в Волжском плесе (2.78), который наряду с Шекснинским (2.73) и Главным (2.65) плесами водохранилища отнесен к  $\alpha$ -мезосапробной зоне, Моложский плес (2.41) – к  $\beta$ -мезосапробной.

**Характеристика сообщества в начале XXI века.**<sup>4</sup> В 2009 г. по материалам стандартных наблюдений на шести станциях водохранилища выявлено 73 вида донных макробеспозвоночных, большинство составляли моллюски, олигохеты и хирономиды (табл. 10.7). Макрозообентос был наиболее богат видами на серых илах русловых участков (ст. Коприно, Молога, Брейтово). Максимальное их число (56) обнаружено в устье р. Молога на границе Волжского и Главного плесов (ст. Молога), минимальное – на затопленной пойме (ст. Измайлово).

В 2009 и 2013 гг. моллюски, олигохеты и личинки хирономид были представлены в основном теми же видами, что и в предыдущие годы. Однако в начале XXI в. произошли существенные изменения в структуре сообщества по сравнению с концом 1990-х годов. Отмечены новые для водохранилища виды донной фауны. Так, в июне 2009 г. впервые обнаружена каппийская пиявка *Archaeobdella esmonti* Grimm. Она встречалась в течение всего вегетационного сезона и была зарегистрирована на четырех из шести обследованных станций на различных грунтах на глубине от 7 до 14 м. Наибольшее обилие вселенца (220 экз./м<sup>2</sup> и 10.65 г/м<sup>2</sup>) зарегистрировано на ст. Молога в биотопе заиленного ракушечника.

**Таблица 10.7.** Видовое богатство основных групп макрозообентоса на стандартных станциях Рыбинского водохранилища в 2009 г.

| Таксон       | станции |    |    |   |    |    | На всех шести |
|--------------|---------|----|----|---|----|----|---------------|
|              | 1       | 2  | 3  | 4 | 5  | 6  |               |
| Mollusca     | 11      | 20 | 10 | 1 | 9  | 13 | 24            |
| Oligochaeta  | 7       | 13 | 11 | 3 | 7  | 10 | 17            |
| Hirudinea    | 1       | 8  | 2  | 0 | 1  | 4  | 8             |
| Chironomidae | 12      | 12 | 5  | 4 | 1  | 11 | 20            |
| Crustacea    | 0       | 2  | 2  | 1 | 0  | 0  | 2             |
| Varia        | 0       | 1  | 1  | 0 | 0  | 1  | 2             |
| Всего        | 31      | 56 | 31 | 9 | 18 | 39 | 73            |

**Примечание.** Здесь и в таблицах 10.8–10.9 станции: 1 – Коприно, 2 – Молога, 3 – Наволок, 4 – Измайлово, 5 – Средний Двор, 6 – Брейтово.

В 2013 г. среди олигохет водохранилища Е.Г. Пряничниковой (см. главу 12) был обнаружен новый вид *Quistadrilus multisetosus* (Smith, 1900), который ранее идентифицировали в составе близкого вида *Spirosperma ferox*.

<sup>4</sup> Автор раздела С.Н. Перова

Оба вида встречались вместе, но *Quistadrilus multisetosus* значительно чаще (67% станций), чем *Spirosperma ferox* (33%). Осенью 2013 г. *Quistadrilus multisetosus* обнаружен на четырех стандартных станциях из шести, при этом он был одним из доминантов на ст. Молога, и его обилие было очень высоким (8100 экз./м<sup>2</sup> и 3.57 г/м<sup>2</sup>).

По результатам наблюдений на стандартных станциях в начале XXI в. в водохранилище изменилась структура макрозообентоса и состав доминирующих видов. Олигохета *Tubifex newaensis* входила в состав доминантов в 1970–1990-е годы, в 1980-х на ее долю приходилось до 30% общей биомассы макрозообентоса серых илов (Поддубная, 1988). В начале 1990-х годов *T. newaensis* доминировала преимущественно в речных плесах, ее встречаемость составляла в Волжском плесе 45–55%, Шекснинском 57–85%, Моложском 100%, Главном 48–55% (Перова, Щербина, 1998). В 1994 и 1998 гг. *T. newaensis* не доминировала и по численности значительно уступала другим массовым видам олигохет *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothrinx hammoniensis* и *Tubifex tubifex* (Mueller). В течение всего вегетационного сезона 2009 г. этот вид встречался редко и единично, осенью 2013 г. он не обнаружен на стандартных станциях.

В то же время, в 2009 г. в биотопе серых илов на русле Мологи (ст. Брейтово) одним из доминирующих видов был *Potamothrinx heuscheri* (Bretscher) – вселенец из Каспийского и Азовского морей, активное расселение которого в волжских водохранилищах началось с конца 1960-х – середины 1980-х годов (Экологические проблемы..., 2001). *P. heuscheri* –  $\alpha$ -мезосапроб, он постоянно (100% проб) встречался на указанном выше участке, его численность и биомасса были наиболее высокими в летние месяцы (420–920 экз./м<sup>2</sup> и 0.16–0.62 г/м<sup>2</sup>), в сентябре-октябре обилие вида снижалось на порядок. Кроме того, осенью 2013 г. часто встречался (67% проб) и был одним из субдоминантов в донном сообществе *Potamothrinx bedoti* (Piguet), его численность и биомасса были наибольшими (2940 экз./м<sup>2</sup> и 1.77 г/м<sup>2</sup>) на границе Волжского и Главного плесов (ст. Молога). Ранее вид относили к редким и малочисленным.

С 2009 г. на серых илах Волжского плеса (ст. Коприно) в донных биоценозах наряду с *Chironomus plumosus* стал доминировать *Ch. agilis* Schobanov et Djomin, которого ранее отмечали только в прибрежной зоне водохранилища (Щербина, 1993). Осенью 2013 г. на указанном участке водохранилища его доля составляла 73% биомассы трех видов мотыля, 45% всех хирономид и 24% общей биомассы макрозообентоса.

Состав видов-доминантов в сообществах донных макробеспозвоночных в основном определялся характером донных отложений. Так, на серых илах (ст. Коприно, Молога, Средний Двор и Брейтово) ядро биоценозов составляли личинки мотыля олигохеты тубифициды *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex tubifex*, *Potamothrinx hammoniensis*. На песках, гравии, торфянистых почвах (ст. Наволок и Измайлово) доминировал бокоплав *Gmelinoides fasciatus* и олигохета *Limnodrilus hoffmeisteri* (Перова, 2012).

Обилие макрозообентоса на большинстве станций было наибольшим в начале лета и осенью, что связано с особенностями сезонной динамики массовых видов хирономид и олигохет. Наиболее богатыми по составу и количеству макрозообентоса, как и ранее, были русловые участки водохрани-

лища и устьевые области притоков. Они представляют зоны аккумуляции серых илов, отличающихся от других типов грунтов высоким содержанием органического вещества и бактерий (Рыбинское водохранилище..., 1972).

**Таблица 10.8.** Некоторые характеристики макрозообентоса на стандартных станциях Рыбинского водохранилища в 2009 и 2013 гг.

| Показатель                | Станции              |                       |                     |                     |                      |                        |
|---------------------------|----------------------|-----------------------|---------------------|---------------------|----------------------|------------------------|
|                           | 1                    | 2                     | 3                   | 4                   | 5                    | 6                      |
| Число видов               | <u>9</u><br>24       | <u>15</u><br>23       | <u>8</u><br>7       | <u>4</u><br>5       | <u>2</u><br>8        | <u>12</u><br>19        |
| $N$ , экз./м <sup>2</sup> | <u>400</u><br>17680  | <u>1660</u><br>45420  | <u>300</u><br>360   | <u>120</u><br>160   | <u>240</u><br>1860   | <u>3740</u><br>22900   |
| $B$ , г/м <sup>2</sup>    | <u>7.81</u><br>56.14 | <u>18.83</u><br>63.98 | <u>1.04</u><br>0.35 | <u>0.23</u><br>0.16 | <u>0.79</u><br>11.19 | <u>30.76</u><br>101.07 |
| $H_N$                     | <u>2.38</u><br>2.71  | <u>2.66</u><br>2.85   | <u>1.94</u><br>2.35 | <u>1.79</u><br>2.16 | <u>0.81</u><br>2.49  | <u>2.38</u><br>2.68    |
| $H_B$                     | <u>0.15</u><br>3.12  | <u>1.31</u><br>1.84   | <u>0.12</u><br>2.27 | <u>1.90</u><br>1.94 | <u>0.41</u><br>1.36  | <u>0.82</u><br>1.68    |
| $S$                       | <u>1.96</u><br>3.24  | <u>2.44</u><br>3.00   | <u>1.97</u><br>2.40 | <u>2.30</u><br>2.32 | <u>3.62</u><br>3.30  | <u>2.51</u><br>3.14    |

**Примечание.** Над чертой – 2009 г. (19 октября), под чертой – 2013 г. (15 октября);  $N$  – численность,  $B$  – биомасса,  $S$  – индекс сапробности по ПантлеБукк,  $H_N$  – индекс Шеннона по численности, бит/экз.;  $H_B$  – то же по биомассе, бит/г.

Осенью 2009 г. биомасса макрозообентоса на большинстве стандартных станций была ниже по сравнению с 1994 и 1998 гг. (табл. 10.8 и 10.5). Исключением была западная часть Главного плеса (ст. Брейтово), где биомасса возросла в ~1.4 раза. Сравнительный анализ количественных характеристик макрозообентоса осенью 2013 г. показал, что его видовое богатство, разнообразие и обилие значительно увеличилось по сравнению с 2009 г. (табл. 10.8). Особенно существенный прирост обилия произошел на серых илах. Так, на ст. Молога и Брейтово биомасса увеличилась в 3 раза, на ст. Коприно – в 7 раз, на ст. Средний Двор – в 14 раз. Еще сильнее возросла численность: от ~ 8 раз на ст. Средний Двор, до 44 раз на ст. Коприно.

Кроме того, почти на всех стандартных станциях отмечен значительный рост индекса сапробности. Если в 2009 г. большинство станций по этому показателю можно было отнести к  $\beta$ -мезосапробной зоне, то осенью 2013 г. они характеризовались как  $\alpha$ -мезосапробные (табл. 10.8), что указывало на высокий уровень загрязнения органическими веществами.

Станции, расположенные на серых илах бывшего русла Мологи и Волги, всегда отличались от остальных высоким видовым богатством и обилием макрозообентоса. Осенью 2013 г. значения биомассы на этих участках намного превысили таковые в конце XX века (табл. 10.5). Максимум биомассы макрозообентоса наблюдали на ст. Брейтово (101 г/м<sup>2</sup>), ее основу составляли личинки хирономид, преимущественно мотыля, а высокую численность формировали олигохеты (табл. 10.9). Такой рост обилия донного населения вызван чрезвычайным увеличением количества тубифицид. В 2013 г. их доля возросла почти вдвое и достигла 75–97% общей численности бентоса (табл. 10.9).



**Таблица 10.9.** Численность и биомасса основных групп макрозообентоса в Рыбинском водохранилище осенью 2009 и 2013 гг.

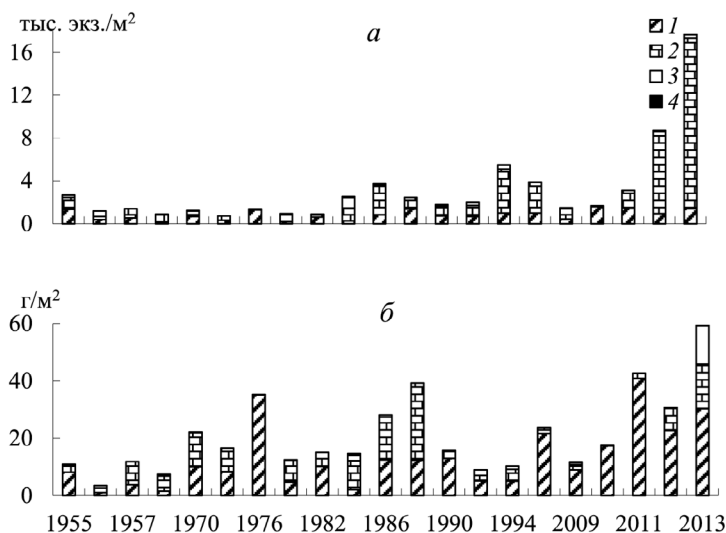
| Группа     | Станции                          |                       |                     |                     |                      |                        |
|------------|----------------------------------|-----------------------|---------------------|---------------------|----------------------|------------------------|
|            | 1                                | 2                     | 3                   | 4                   | 5                    | 6                      |
|            | Численность, экз./м <sup>2</sup> |                       |                     |                     |                      |                        |
| Хирономиды | <u>300</u><br>1420               | <u>640</u><br>840     | <u>20</u><br>40     | <u>20</u><br>40     | <u>0</u><br>200      | <u>1280</u><br>3660    |
| Олигохеты  | <u>100</u><br>15920              | <u>880</u><br>43940   | <u>140</u><br>300   | <u>80</u><br>120    | <u>240</u><br>1660   | <u>2380</u><br>18600   |
| Моллюски   | <u>0</u><br>300                  | <u>60</u><br>560      | <u>20</u><br>0      | <u>0</u><br>0       | <u>0</u><br>0        | <u>80</u><br>600       |
| Прочие     | <u>0</u><br>40                   | <u>80</u><br>80       | <u>120</u><br>20    | <u>20</u><br>0      | <u>0</u><br>0        | <u>0</u><br>40         |
| Общая      | <u>400</u><br>17680              | <u>1660</u><br>45420  | <u>300</u><br>360   | <u>120</u><br>160   | <u>240</u><br>1860   | <u>3740</u><br>22900   |
|            | Биомасса, г/м <sup>2</sup>       |                       |                     |                     |                      |                        |
| Хирономиды | <u>7.50</u><br>30.31             | <u>16.15</u><br>25.40 | <u>0.02</u><br>0.02 | <u>0.08</u><br>0.07 | <u>0</u><br>8.01     | <u>27.61</u><br>84.97  |
| Олигохеты  | <u>0.31</u><br>15.70             | <u>1.74</u><br>35.85  | <u>0.14</u><br>0.26 | <u>0.12</u><br>0.09 | <u>0.79</u><br>3.18  | <u>2.04</u><br>14.66   |
| Моллюски   | <u>0.00</u><br>13.21             | <u>0.62</u><br>2.39   | <u>0.22</u><br>0    | <u>0</u><br>0       | <u>0</u><br>0        | <u>1.11</u><br>1.25    |
| Прочие     | <u>0</u><br>0.12                 | <u>0.32</u><br>0.34   | <u>0.66</u><br>0.07 | <u>0.04</u><br>0    | <u>0</u><br>0        | <u>0</u><br>0.20       |
| Общая      | <u>7.81</u><br>56.14             | <u>18.83</u><br>63.98 | <u>1.04</u><br>0.35 | <u>0.23</u><br>0.16 | <u>0.79</u><br>11.19 | <u>30.76</u><br>101.07 |

**Примечание.** Над чертой – 2009 г., под чертой – 2013 г.

Станции, расположенные на серых илах бывшего русла Мологи и Волги, всегда отличались от остальных высоким видовым богатством и обилием макрозообентоса. Осенью 2013 г. значения биомассы на этих участках намного превысили таковые в конце XX века (табл. 10.5). Максимум биомассы макрозообентоса наблюдали на ст. Брейтово (101 г/м<sup>2</sup>), ее основу составляли личинки хирономид, преимущественно мотыля, а высокую численность формировали олигохеты (табл. 10.9). Такой рост обилия донного населения вызван чрезвычайным увеличением количества тубифицид. В 2013 г. их доля возросла почти вдвое и достигла 75–97% общей численности бентоса (табл. 10.9).

Волжский и Шекснинский плесы водохранилища наиболее подвержены антропогенному влиянию по сравнению с другими участками водохранилища (Современная экологическая..., 2000). В Волжском плесе это проявляется повышенным содержанием биогенных элементов по причине высокой сельскохозяйственной освоенности водосбора и поступления бытовых сточных вод прилежащих населенных пунктов. С использованием архивных данных проанализирована многолетняя динамика численности и биомассы макрозообентоса в Волжском плесе (ст. Коприно) по материалам осенних (сентябрь–начало октября) сборов макрозообентоса. С 1955 по 2013 гг. обилие донного населения увеличилось в несколько раз, наибольший рост произошел в последние годы (с 2011 г.). Пики биомассы макрозообентоса наблюдали в 1976, 1986, 1988, 1994, 1998 и 2011–2013 гг., они были вызваны массовым развитием хирономид и олигохет (рис. 10.1).

Основу высокой биомассы хирономид составляли крупные личинки мотыля: *Chironomus plumosus*, *Ch. muratensis* Ryser, Scholl, Wülker, а с 2009 г. в дополнение к ним *Ch. agilis*, который осенью 2013 г. был доминирующим видом. С конца 1980-х годов начала увеличиваться численность олигохет тубифицид, что косвенно свидетельствовало об эвтрофировании этого участка водохранилища. Следует отметить, что за период исследований заметно изменилась структура макрозообентоса, например, в составе олигохет  $\beta$ -мезосапробных видов-доминантов заменили полисапробы. С этим связано повышение индекса сапробности по Пантле-Букк в начале XXI века (табл. 10.10).



**Рис. 10.1.** Многолетние изменения численности (а) и биомассы (б) основных групп макрозообентоса на ст. Коприно Рыбинского водохранилища. 1 – хирономиды, 2 – олигохеты, 3 – моллюски, 4 – прочие.

До конца 1980-х гг. основу высокой биомассы олигохет в Волжском плесе составлял  $\beta$ -мезосапроб *Tubifex newaensis*. В 1990-е годы, на фоне увеличения обилия других видов тубифицид, численность *Tubifex newaensis* снизилась в 5–6 раз, что привело к уменьшению биомассы олигохет и, соответственно, общей биомассы макрозообентоса, основу которой стали составлять личинки хирономид.

Архивные материалы позволили проследить многолетнюю динамику численности и биомассы *T. newaensis* на ст. Коприно с 1955 г. (табл. 10.11). В 1955 г. обилие этого вида (1080 экз./м² и 2.52 г/м²) составляло 40% общей численности и 23% общей биомассы макрозообентоса. По биомассе на данном участке преобладали личинки хирономид (74%), среди олигохет наряду с *T. newaensis* в небольшом количестве обнаруживали только *Lumbriculus variegatus* (Mueller). Оба вида служат индикаторами  $\beta$ -мезосапробных условий. Сравнительно низкий индекс сапробности (2.12) свидетельствовал об отсутствии загрязнения органическими веществами на этой станции.

**Таблица 10.10.** Некоторые характеристики макрозообентоса Волжского плеса (ст. Коприно) Рыбинского водохранилища в разные годы.

| Год  | Число видов | Численность, экз./м <sup>2</sup> | Биомасса, г/м <sup>2</sup> | Индекс Шеннона |       | Индекс сапробности по Пантле-Букк |
|------|-------------|----------------------------------|----------------------------|----------------|-------|-----------------------------------|
|      |             |                                  |                            | $H_N$          | $H_B$ |                                   |
| 1955 | 12          | 2670                             | 10.98                      | 2.50           | 2.51  | 2.12                              |
| 1956 | 6           | 1167                             | 3.46                       | 2.81           | 2.08  | 2.04                              |
| 1957 | 7           | 1400                             | 11.82                      | 2.65           | 1.65  | 2.64                              |
| 1963 | 10          | 881                              | 7.34                       | 2.46           | 2.38  | 2.68                              |
| 1970 | 9           | 12.25                            | 22.18                      | 2.49           | 1.59  | 2.57                              |
| 1973 | 5           | 713                              | 16.51                      | 2.16           | 1.34  | 2.53                              |
| 1976 | 8           | 1363                             | 35.29                      | 0.87           | 0.85  | 2.87                              |
| 1980 | 8           | 940                              | 12.42                      | 2.62           | 1.64  | 2.64                              |
| 1982 | 6           | 875                              | 15.03                      | 1.71           | 1.18  | 2.72                              |
| 1984 | 10          | 2560                             | 14.66                      | 2.88           | 2.16  | 2.11                              |
| 1986 | 7           | 3720                             | 28.04                      | 2.08           | 1.96  | 2.62                              |
| 1990 | 10          | 1760                             | 15.81                      | 2.79           | 1.29  | 2.46                              |
| 1992 | 12          | 2020                             | 8.97                       | 2.64           | 2.40  | 2.39                              |
| 1994 | 19          | 5500                             | 10.38                      | 3.47           | 2.98  | 2.32                              |
| 1998 | 8           | 3900                             | 23.67                      | 1.85           | 0.85  | 2.58                              |
| 2009 | 11          | 1480                             | 11.74                      | 2.74           | 2.44  | 2.51                              |
| 2010 | 5           | 1660                             | 17.67                      | 0.91           | 0.72  | 2.90                              |
| 2011 | 10          | 3100                             | 42.66                      | 2.23           | 1.11  | 3.14                              |
| 2012 | 17          | 8720                             | 30.64                      | 2.96           | 2.62  | 3.06                              |
| 2013 | 24          | 17680                            | 56.14                      | 2.71           | 3.12  | 3.24                              |

В 1980-е годы доля *Tubifex newaensis* в общей численности макрозообентоса начала снижаться, в начале 1990-х снижение вклада вида зарегистрировано также по биомассе (табл. 10.11). Выявлены значительные многолетние флуктуации обилия популяции *T. newaensis*, его численность колеблется в противофазе с таковой массового вида мотыля *Chironomus plumosus* (Поддубная, 1988). Эти колебания обилия двух видов наблюдались до конца 1990-х годов (табл. 10.11). К 2009 г. численность *Tubifex newaensis* резко уменьшилась, с 2010 г. вид на ст. Коприно не отмечали. При этом биомасса личинок р. *Chironomus* здесь увеличилась в несколько раз, ее максимум (40 г/м<sup>2</sup>) зарегистрирован в 2011 г. Следует отметить, что наибольшие значения численности и биомассы мотыля наблюдали именно тогда, когда *Tubifex newaensis* отсутствовал в пробах зообентоса: в 1976, 1998 и 2010–2013 гг. (табл. 10.11). В 2010–2011 гг. личинки мотыля составляли основу общей биомассы макрозообентоса (>90%), затем их доля снизилась вследствие небывалого роста численности олигохеттубифицид (89% общего количества зообентоса), среди последних стали доминировать полисапробы *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Tubifex tubifex*.

Эти изменения связаны, по-видимому, с накоплением органического вещества в грунтах, поскольку именно в Волжском плесе водохранилища отмечено максимальное для глубоководной зоны содержание растительных пигментов в донных отложениях, соответствующее гиперэвтрофным условиям (Экологические проблемы..., 2001). Существенный рост обилия ма-

крозообентоса, наблюдающийся в начале XXI века, вероятно, связан с повышением средней температуры воды Рыбинского водохранилища, которое наблюдается с 1976 г. и обусловлено потеплением климата. Установлено, что с 1995 г. средняя за май–октябрь температура воды водохранилища была выше нормы, а последнее десятилетие (2001–2011 гг.) отличалось особенно интенсивным потеплением (см. главу 2).

**Таблица 10.11.** Численность и биомасса *Tubifex newaensis* и личинок рода *Chironomus* в Волжском плесе (ст. Коприно) Рыбинского водохранилища в разные годы.

| Дата       | $N$ , экз./м <sup>2</sup> | Доля, % $N_{\text{общ}}$ | $B$ , г/м <sup>2</sup> | Доля, % $B_{\text{общ}}$ |
|------------|---------------------------|--------------------------|------------------------|--------------------------|
| 18.09.1955 | <u>1080</u><br>660        | <u>40</u><br>25          | <u>2.52</u><br>6.28    | <u>23</u><br>57          |
| 07.10.1956 | <u>241</u><br>16          | <u>21</u><br>1           | <u>1.50</u><br>0.20    | <u>43</u><br>6           |
| 02.10.1957 | <u>280</u><br>220         | <u>20</u><br>16          | <u>7.10</u><br>3.04    | <u>60</u><br>26          |
| 02.10.1963 | <u>87</u><br>87           | <u>20</u><br>20          | <u>2.48</u><br>1.44    | <u>34</u><br>20          |
| 4.11.1970  | <u>112</u><br>512         | <u>9</u><br>42           | <u>10.37</u><br>9.56   | <u>47</u><br>43          |
| 25.09.1973 | <u>100</u><br>237         | <u>14</u><br>33          | <u>7.60</u><br>8.00    | <u>46</u><br>48          |
| 14.10.1976 | <u>0</u><br>1212          | <u>0</u><br>89           | <u>0</u><br>34.79      | <u>0</u><br>99           |
| 03.08.1980 | <u>100</u><br>200         | <u>10</u><br>21          | <u>6.20</u><br>4.7     | <u>50</u><br>38          |
| 08.09.1982 | <u>50</u><br>550          | <u>6</u><br>63           | <u>4.5</u><br>9.90     | <u>30</u><br>66          |
| 04.09.1984 | <u>200</u><br>240         | <u>8</u><br>9            | <u>7.12</u><br>1.92    | <u>49</u><br>13          |
| 02.09.1986 | <u>240</u><br>760         | <u>6</u><br>20           | <u>7.24</u><br>12.24   | <u>26</u><br>44          |
| 14.09.1988 | <u>160</u><br>1360        | <u>6</u><br>55           | <u>21.28</u><br>12.32  | <u>54</u><br>31          |
| 29.09.1990 | <u>40</u><br>520          | <u>2</u><br>30           | <u>0.85</u><br>12.48   | <u>5</u><br>79           |
| 10.09.1992 | <u>20</u><br>240          | <u>1</u><br>12           | <u>1.08</u><br>4.16    | <u>12</u><br>46          |
| 21.09.1994 | <u>250</u><br>150         | <u>4</u><br>3            | <u>1.24</u><br>6.7     | <u>9</u><br>41           |
| 02.10.1998 | <u>0</u><br>800           | <u>0</u><br>20           | <u>0</u><br>20.34      | <u>0</u><br>86           |
| 28.09.2009 | <u>20</u><br>200          | <u>2</u><br>21           | <u>3.44</u><br>9.14    | <u>24</u><br>67          |
| 05.10.2010 | <u>0</u><br>2340          | <u>0</u><br>96           | <u>0</u><br>32.73      | <u>0</u><br>99           |
| 19.09.2011 | <u>0</u><br>1420          | <u>0</u><br>46           | <u>0</u><br>40.42      | <u>0</u><br>95           |
| 09.10.2012 | <u>0</u><br>760           | <u>0</u><br>9            | <u>0</u><br>20.80      | <u>0</u><br>68           |
| 15.10.2013 | <u>0</u><br>620           | <u>0</u><br>3            | <u>0</u><br>18.75      | <u>0</u><br>33           |

**Примечание.** Над чертой – *Tubifex newaensis*, под чертой – род *Chironomus*;  $N_{\text{общ}}$  – общая численность макрозообентоса,  $B_{\text{общ}}$  – то же биомасса.

Пик биомассы мотыля, отмеченный осенью 2011 г. в Волжском плесе, по-видимому, вызван аномально жаркой погодой летом предшествовавшего 2010 г., которая сопровождалась массовой вегетацией фитопланктона (в основном синезеленых водорослей) и ростом концентрации хлорофилла до  $60 \text{ мг/м}^2$  (Литвинов и др., 2012). Это сформировало хорошие трофические условия для фитодегритрофагов – личинок хирономид. В 2010–2013 гг. зарегистрированы наиболее высокие значения индекса сапробности, которые косвенно свидетельствовали об эвтрофировании этого плеса. В соответствии с трофической классификацией озер и водохранилищ (Китаев, 2007), осенью 2013 г. русловые участки Волжского (ст. Коприно, Молога) и западной части Главного плесов (ст. Брейтово) по биомассе зообентоса относились к гипертрофному классу ( $>40 \text{ г/м}^2$ ), восточной части Главного плеса (ст. Средний Двор) – к  $\alpha$ -эвтрофному ( $10\text{--}20 \text{ г/м}^2$ ), а участки затопленной поймы в центре (ст. Наволок) и на востоке Главного плеса (ст. Измайлово) были ультраолиготрофными ( $<1.25 \text{ г/м}^2$ ) (табл. 10.8).

Одновременно с ростом обилия “мягкого бентоса” (макрозообентоса без учета крупных моллюсков) на станциях стандартных наблюдений в водохранилище с 2010 г. отмечено снижение обилия моллюсков дрейссенид. В течение вегетационного сезона 2009 г. два вида *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* регулярно встречались и доминировали в макрозообентосе, при этом самые высокие значения их численности и биомассы наблюдались на русловых участках, где было отмечено наибольшее обилие и разнообразие “мягкого бентоса” (Перова, 2012). С июля 2010 г. по октябрь 2011 г. дрейссениды в водохранилище стали встречаться значительно реже, их численность и биомасса снизились в  $\sim 10\text{--}20$  раз. С мая 2012 г. до августа 2013 г. дрейссениды в пробах макрозообентоса на стандартных станциях не зарегистрированы. В начале августа 2013 г. небольшое количество ( $120 \text{ экз./м}^2$  и  $9.4 \text{ г/м}^2$ ) сеголетков *Dreissena polymorpha* обнаружено в Главном плесе (ст. Средний Двор). Причиной снижения обилия дрейссенид могла стать аномально высокая температура воды, наблюдавшаяся в июле–августе 2010 г. в период интенсивного размножения моллюсков, и спровоцированное этим снижение содержания кислорода (Лазарева и др., 2015).

В этот период отмечено сокращение численности велигеров дрейссен в 8–25 раз по сравнению с теми же сроками 2005–2009 гг. (Соколова, 2008, 2015). По-видимому, такое уменьшение численности велигеров произошло вследствие массовой гибели взрослых моллюсков из-за неблагоприятных условий среды (дефицита кислорода в придонных слоях воды) и могло стать одной из причин снижения обилия дрейссенид в донных сообществах в последующие годы. В 2010–2011 гг., когда дрейссениды были редки и малочисленны в Главном плесе водохранилища, они обнаружены в большом количестве на участках, граничащих с устьевыми областями притоков Ламь и Юхоть, а также в устьевом створе р. Себла. Так, в июле 2011 г. на участке Волжского плеса водохранилища в районе впадения р. Юхоть зарегистрировано скопление этих моллюсков с численностью двух видов  $6350 \text{ экз./м}^2$  и биомассой  $4750 \text{ г/м}^2$ . По-видимому, в устьевых областях притоков и прилежащих к ним участках условия существования дрейссенид были более благоприятны, чем в Главном плесе водохранилища.

В начале XXI в. произошли существенные изменения структуры макрозообентоса водохранилища по сравнению с концом XX в., а именно: выявлены два новых вида-вселенца, в составе доминантов видов-индикаторов  $\beta$ -мезосапробных условий заменили полисапробы и  $\alpha$ -мезосапробы, что косвенно свидетельствовало о накоплении органического вещества в донных отложениях. Значительно увеличилось обилие донного населения на серых илах русловых участков и устьевых областей притоков.

Перечисленные изменения структуры макрозообентоса совпали по времени с заметным проявлением потепления климата. Влияние потепления в полной мере проявилось после аномально жаркого лета 2010 г., когда видовое богатство и разнообразие бентоса снизилось до минимальных значений. В Главном плесе водохранилища зарегистрировано резкое снижение численности дрейссенид в результате ухудшения кислородного режима в придонном слое воды. В 2011–2013 гг. на русловых станциях Волжского и Главного плесов наблюдали интенсивный рост численности и биомассы макрозообентоса в результате массового развития личинок мотыля и полисапробных видов олигохет, что указывает на увеличение темпа эвтрофирования экосистемы.

## **10.2. Зообентос мелководной зоны водохранилища<sup>5</sup>**

В последние годы уделяют большое внимание изучению мелководной зоны различных водоемов как участков, наиболее подверженных антропогенному воздействию. Даже в водоемах с относительно стабильным уровнем воды открытая мелководная зона является весьма неблагоприятной для обитания подавляющего большинства донных макробеспозвоночных (Роль волнения..., 1990). Для большинства водохранилищ сработка уровня воды представляет важный негативный антропогенный фактор.

Макрозообентос мелководной зоны Рыбинского водохранилища изучали с конца 1940-х годов прошлого века. Подавляющее большинство работ посвящено исследованию защищенного побережья и зоны зарослей, на долю которых приходилось ~1% общей площади водохранилища (Белавская, Кутова, 1966). Неоднократно публиковались результаты изучения жизненных циклов, питания, зимовки и других сторон биологии отдельных массовых видов беспозвоночных или групп макрозообентоса (Луферов, 1965; Митропольский, 1965, 1978 а; Семерной, 1971, 1978; Шилова, Куражковская, 1980). Однако в целом фауну мелководной зоны систематически не изучали, в отличие от глубоководной части водохранилища, которую исследовали в рамках регулярных стандартных наблюдений в течение всего вегетационного периода.

В Рыбинском водохранилище ежегодные колебания уровня составляют в среднем 3.5 м, а в отдельные годы – более 5 м (Бакастов, 1976). Поэтому мелководная зона водохранилища, в отличие от глубоководной, к настоящему времени претерпела значительные преобразования, так как при понижении уровня воды большая ее часть обнажалась на длительное время.

---

<sup>5</sup> Автор раздела Г.Х. Щербина

Открытое мелководье, на долю которого приходится около 50% площади дна водохранилища, представлено песчаными отмелями, которые испытывают воздействие прибойной волны фактически лишены зарослей. В начале 1950-х годов в составе макрозообентоса этой зоны обнаружены единичные особи хирономид, олигохет и пиявок, суммарная биомасса которых не превышала 0.1–0.2 г/м<sup>2</sup>, причем специфические псаммофильные формы отсутствовали (Мордухай-Болтовской, 1974). К началу 1970-х годов фауна этих участков стала значительно разнообразнее (21 вид хирономид, 19 – олигохет и 9 – моллюсков) и обильнее (в среднем 3.45 г/м<sup>2</sup>) (Семерной, Митропольский, 1978).

В середине 1980-х годов средняя биомасса возросла до 7.81 г/м<sup>2</sup>, а в составе фауны обнаружено уже 115 видов и форм (Щербина, 1998), из которых наиболее широко представлены хирономиды (47 видов), олигохеты (26) и моллюски (28). Если в начале 1970-х годов хирономиды формировали 24%, олигохеты – 36% и моллюски – 38% общей биомассы, то в 1986 г. – 52, 31 и 17%, соответственно. К этому времени появились типичные псаммофильные виды – *Lipiniella araenicola* Shilova, *Stictochironomus crassiforceps* (Kieffer), *Einfeldia dissidens* (Walker) и *Chironomus muratensis* Ryser et al. В разных плесах водохранилища число обнаруженных видов варьировало незначительно – от 65 в Моложском до 78 видов в Волжском (Щербина, 1998). Заметному росту видового разнообразия макрозообентоса открытого мелководья способствовало образование в водохранилище постоянного песчаного биотопа. Его формирование было завершено в конце 1970-х годов, когда доля затопленных почв снизилась с 55% в 1955 г. до 5% в 1978 г. (Законнов, 1981).

**Таблица 10.12.** Число видов, средние за водную фазу численность ( $N_{\text{экз./м}^2}$ ) и биомасса ( $B_{\text{г/м}^2}$ ) основных групп макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища в течение года (май 1985 – май 1986 гг.).

| Станция                  | Число видов | Моллюски |          | Олигохеты |          | Хирономиды |          | Общая    |          |
|--------------------------|-------------|----------|----------|-----------|----------|------------|----------|----------|----------|
|                          |             | <i>N</i> | <i>B</i> | <i>N</i>  | <i>B</i> | <i>N</i>   | <i>B</i> | <i>N</i> | <i>B</i> |
| Прибрежная зона          |             |          |          |           |          |            |          |          |          |
| 1                        | 31          | 6        | 0.01     | 246       | 0.06     | 2642       | 4.28     | 2920     | 4.43     |
| 2                        | 21          | 14       | 0.05     | 127       | 0.03     | 3362       | 8.71     | 3503     | 8.79     |
| 3                        | 25          | 116      | 0.38     | 220       | 0.11     | 2737       | 1.60     | 3087     | 2.10     |
| 4                        | 30          | 174      | 0.77     | 154       | 0.05     | 3798       | 6.26     | 4216     | 7.08     |
| 5                        | 41          | 631      | 1.49     | 401       | 0.81     | 5232       | 6.20     | 6279     | 8.51     |
| Зона возможного осушения |             |          |          |           |          |            |          |          |          |
| 6                        | 59          | 1034     | 5.22     | 608       | 1.22     | 5894       | 5.07     | 7549     | 11.52    |
| 7                        | 62          | 896      | 3.34     | 1216      | 5.48     | 6500       | 4.61     | 8632     | 13.47    |
| 8                        | 66          | 1031     | 2.83     | 1995      | 5.99     | 4818       | 4.71     | 8018     | 13.70    |
| 9                        | 71          | 982      | 3.99     | 2981      | 5.76     | 3979       | 4.07     | 7987     | 14.01    |
| 10                       | 67          | 522      | 2.13     | 2235      | 3.69     | 2105       | 6.99     | 4860     | 13.46    |
| <i>r</i>                 | +0.93       | +0.79    | +0.72    | +0.89     | +0.84    | +0.24      | 0.00     | +0.72    | +0.86    |

**Примечание.** Нумерация станций в направлении от уреза воды до максимальной глубины мелководья (см. главу 1); *r* – коэффициент корреляции между глубиной на станции и характеристиками основных групп макрозообентоса.

**Динамика макрозообентоса открытого мелководья водохранилища в течение года.** За год в составе макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса водохранилища обнаружено 129 видов и форм, из которых наиболее широко представлены хирономиды – 53 вида, олигохеты – 36 и моллюски – 21 вид. Минимальное число видов (21) отмечено на ст. 2, максимальное (71) – на ст. 9 (табл. 10.12). Между глубиной и видовым богатством сообщества отмечена тесная положительная корреляция ( $r = 0.93$ ). Подобную зависимость наблюдали для численности и биомассы олигохет, моллюсков, в то время как для хирономид она не выявлена (табл. 10.12). Последнее связано с большей эвритопностью личинок хирономид, многие из них в мелководной зоне относятся к трофическим группам собирателей и фильтраторов+собирателей, на способ добычи пищи которых не влияют взвешенные частицы детрита, образующиеся в результате ветрового волнения.

На открытом мелководье минимальную биомассу постоянно регистрировали на глубине 1.5 м, на смежных глубинах (1.0 и 2.0 м) она была в 3–4 раза больше (Щербина, 1993). Это вызвано максимальной разрушительной деятельностью ветровых волн, основная потеря энергии которых происходит на глубине чуть менее 2 м (Курдин, 1976; Герасимов, Поддубный, 1999). Волновая деятельность приводит к размыву дна, транспортировке образующихся здесь наносов и негативно сказывается на развитии донных беспозвоночных.

Сравнительный анализ структуры и биомассы макрозообентоса в открытом прибрежье Волжского плеса водохранилища показал, что на одинаковых глубинах биомасса макрозообентоса была в 1.5–4 раза выше в защищенном прибрежье, а структура сообщества обоих биотопов имела некоторое сходство. Так, личинки хирономид повсеместно заметно преобладали по биомассе и достигали максимального обилия на глубине 1 м, а минимального – 1.5 м (табл. 10.13).

**Таблица 10.13.** Средняя за вегетационный сезон биомасса ( $B$ ) макрозообентоса в прибрежье Рыбинского водохранилища.

| Глубина,<br>м | Защищенное прибрежье* |         |                                | Открытое прибрежье |         |                                |
|---------------|-----------------------|---------|--------------------------------|--------------------|---------|--------------------------------|
|               | $B$ хирономид         |         | $B$ общая,<br>г/м <sup>2</sup> | $B$ хирономид      |         | $B$ общая,<br>г/м <sup>2</sup> |
|               | г/м <sup>2</sup>      | % общей |                                | г/м <sup>2</sup>   | % общей |                                |
| 0.5           | 13.35                 | 93.5    | 14.27                          | 3.11               | 94.2    | 3.30                           |
| 1.0           | 21.66                 | 98.9    | 21.90                          | 10.39              | 98.4    | 10.56                          |
| 1.5           | 3.63                  | 86.0    | 4.27                           | 1.28               | 67.4    | 1.90                           |
| 2.0           | 8.23                  | 86.0    | 8.42                           | 6.28               | 82.6    | 7.60                           |

**Примечание.** \* – приведены данные работы (Шилова, Куражковская, 1980).

В прибрежной зоне индексы плотности Арнольди  $>10\%$  имели 2–3 доминантных вида, у остальных его значения редко достигали 10%. В зоне возможного осушения наблюдали то же число доминантов, но количество субдоминантов было намного больше (табл. 10.14).

Таким образом, в открытом мелководье водохранилища четко различаются две зоны: прибрежная с глубинами до 3 м и зона возможного осушения – от 3 до 5 м (Щербина, 1993). Последняя получила свое название



потому, что один раз в 3–4 года она вообще не обсыхает, а если обсыхает, то обычно в марте–апреле, когда промораживание грунта исключено. Такое кратковременное обсыхание не может существенно повлиять на обитающих здесь донных беспозвоночных.

Зона возможного осушения представлена единственным псаммопелофильным биоценозом *Tubifex newaensis* + *Chironomus* f. l. *plumosus* + *Limnodrilus hoffmeisteri*. В прибрежной зоне выделено два псаммофильных биоценоза: в верхнем горизонте (глубина 0.5–1.0 м) – *Lipiniella araenicola* + *Cladotanytarsus* ex. gr. *mancus* и в нижнем горизонте (глубина 1.5–2.5 м) – *Chironomus muratensis* + *Stictochironomus crassiforceps* + *C.* gr. *mancus*. (Щербина, 1993). Наименее благоприятные условия обитания наблюдали в верхнем горизонте, на это указывали чрезвычайно низкие индексы видового разнообразия и массовое развитие двух видов, составлявших 70–80% численности и 80–90% биомассы всего макрозообентоса. Ухудшение условий воспроизводства любого из них может привести к существенному снижению обилия макрозообентоса. В 1985–1986 гг. и 1990–1993 гг. изучено влияние сработки уровня воды водохранилища на распределение личинок хирономид в прибрежной зоне. Было установлено, что личинки *Lipiniella araenicola*, в отличие от других видов хирономид, не отступают вместе с водой, а глубоко зарываются в песок. Отдельные личинки обнаружены на глубине ~1 м. В Рыбинском водохранилище грунты промерзают до глубины 70 см (Буторин и др., 1982). По-видимому, личинки не переносят промораживание и вынуждены зарываться на глубину, где грунты не замерзают. Остальные виды хирономид по мере осушения побережья отступают вместе с водой, и максимальная их численность в тихую погоду зарегистрирована на границе вода-суша.

**Таблица 10.14.** Доминантные виды макрозообентоса в открытом мелководье Волжского плеса Рыбинского водохранилища.

| Станция | Вид и значения индекса Арнольди, %  |
|---------|---|
| 1       | <i>Lipiniella arenicola</i> , 46.8; <i>Cladotanytarsus</i> ex. gr. <i>mancus</i> , 37.7   |
| 2       | <i>Lipiniella arenicola</i> , 58.1; <i>Cladotanytarsus</i> ex. gr. <i>mancus</i> , 24.9; <i>Cryptochironomus</i> ex. gr. <i>defectus</i> , 14.1   |
| 3       | <i>Cladotanytarsus</i> ex. gr. <i>mancus</i> , 46.4; <i>Stictochironomus crassiforceps</i> , 36.6; <i>Cryptochironomus</i> ex. gr. <i>defectus</i> , 14.0   |
| 4       | <i>Chironomus</i> f. l. <i>plumosus</i> , 35.7; <i>Stictochironomus crassiforceps</i> , 26.9; <i>Cladotanytarsus</i> ex. gr. <i>mancus</i> , 21.7   |
| 5       | <i>Chironomus</i> f. l. <i>plumosus</i> , 35.5; <i>Cladotanytarsus</i> ex. gr. <i>mancus</i> , 19.3; <i>Stictochironomus crassiforceps</i> , 17.8; <i>Polypedilum bicrenatum</i> , 16.5                           |
| 6       | <i>Chironomus</i> f. l. <i>plumosus</i> , 27.5; <i>Polypedilum bicrenatum</i> , 17.3; <i>Cladotanytarsus</i> ex. gr. <i>mancus</i> , 16.0; <i>Euglesa henslowana</i> , 15.9                                       |
| 7       | <i>Tubifex newaensis</i> , 23.6; <i>Chironomus</i> f. l. <i>plumosus</i> , 19.1; <i>Polypedilum bicrenatum</i> , 16.9; <i>Cladotanytarsus</i> ex. gr. <i>mancus</i> , 16.8; <i>Euglesa henslowana</i> , 14.8      |
| 8       | <i>Tubifex newaensis</i> 32.4; <i>Cladotanytarsus</i> ex. gr. <i>mancus</i> , 15.1; <i>Chironomus</i> f. l. <i>plumosus</i> , 13.9; <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> , 12.9; <i>Polypedilum bicrenatum</i> , 12.7  |
| 9       | <i>Tubifex newaensis</i> 31.9; <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> , 18.9; <i>Procladius</i> ex. gr. <i>choreus</i> , 13.7; <i>Cladotanytarsus</i> ex. gr. <i>mancus</i> , 13.7; <i>Polypedilum bicrenatum</i> , 11.9 |
| 10      | <i>Chironomus</i> f. l. <i>plumosus</i> , 33.7; <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> , 20.8; <i>Tubifex newaensis</i> , 20.0; <i>Procladius</i> ex. gr. <i>choreus</i> , 16.9; <i>Potamothenis moldaviensis</i> , 11.4 |

**Примечание.** Величина индекса плотности Арнольди приведена в модификации Г.Х. Щербины (1993).

**Таблица 10.15.** Основные структурные характеристики макрозообентоса различных плесов открытого мелководья Рыбинского водохранилища в 1986 г.

| Показатель          | Плеса               |                      |                     |                      |                    |                      |                     |                     |
|---------------------|---------------------|----------------------|---------------------|----------------------|--------------------|----------------------|---------------------|---------------------|
|                     | Волжский            |                      | Моложский           |                      | Шекснинский        |                      | Главный             |                     |
|                     | ПЗ                  | ЗВО                  | ПЗ                  | ЗВО                  | ПЗ                 | ЗВО                  | ПЗ                  | ЗВО                 |
| Число видов         | 28                  | 70                   | 30                  | 61                   | 30                 | 67                   | 25                  | 62                  |
| <i>H</i> , бит/экз. | 1.60                | 3.11                 | 1.70                | 2.70                 | 1.42               | 2.59                 | 0.80                | 1.99                |
| Количество:         |                     |                      |                     |                      |                    |                      |                     |                     |
| хирономид           | <u>1400</u><br>2.80 | <u>1800</u><br>5.92  | <u>1400</u><br>3.16 | <u>1150</u><br>5.14  | <u>600</u><br>1.89 | <u>1800</u><br>8.70  | <u>1100</u><br>3.24 | <u>800</u><br>1.90  |
| олигохет            | <u>0</u><br>0       | <u>900</u><br>3.69   | <u>400</u><br>3.43  | <u>900</u><br>3.12   | <u>100</u><br>0.57 | <u>1100</u><br>6.45  | <u>300</u><br>0.48  | <u>500</u><br>1.30  |
| моллюсков           | <u>200</u><br>0.40  | <u>400</u><br>2.61   | <u>100</u><br>0.36  | <u>150</u><br>1.99   | <u>200</u><br>0.90 | <u>500</u><br>3.43   | <u>11</u><br>0.09   | <u>100</u><br>0.86  |
| общее               | <u>1600</u><br>3.25 | <u>3100</u><br>12.22 | <u>1900</u><br>6.95 | <u>2200</u><br>10.25 | <u>900</u><br>3.36 | <u>3400</u><br>18.58 | <u>1411</u><br>3.81 | <u>1400</u><br>4.06 |

**Примечание.** Над чертой – численность, экз./м<sup>2</sup>; под чертой – биомасса, г/м<sup>2</sup>; ПЗ – прибрежная зона, ЗВО – зона возможного осушения.

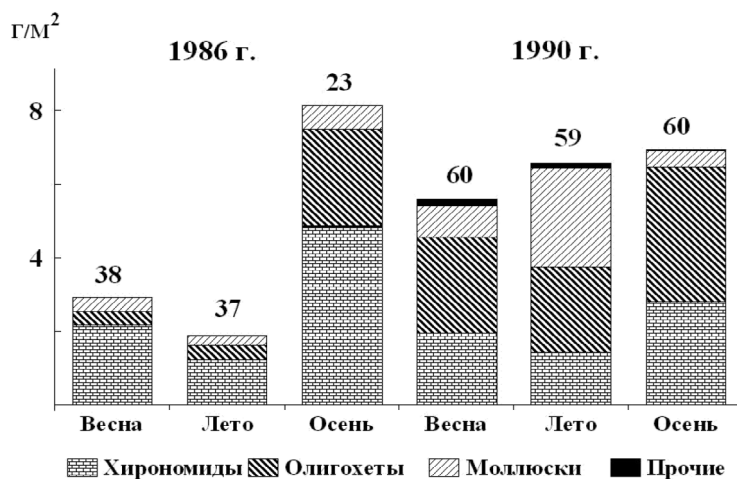
В 1986 г. обследовали открытое мелководье вдоль всего побережья водохранилища. Установлено, что число видов и величина индекса видового разнообразия макрозообентоса в прибрежной зоне в 2–2.5 раза меньше, чем в зоне возможного осушения. В Волжском, Моложском и Шекснинском плесах подобная разница отмечена и по количеству бентоса, в Главном плесе численность и биомасса между зонами фактически не различались (табл. 10.15). Следует отметить, что в прибрежной зоне основу биомассы составляли личинки хирономид *Lipiniella araenicola*, *Stictochironomus crassiforceps*, *Chironomus muratensis* и олигохета *Tubifex newaensis*. В зоне возможного осушения доминировали только два последних вида, которые в разных плесах формировали 60–71% биомассы сообщества.

**Влияние водности года на состав и структуру макрозообентоса открытого мелководья.** Макрозообентос открытого мелководья водохранилища исследовали в 1986 г. с годовым притоком (38 км<sup>3</sup>) немного выше среднееголетнего и в 1990 г., который был самым многоводным (годовой приток 53.4 км<sup>3</sup>) за период существования водохранилища (Литвинов, Рошупко, 2007). За эти два года зарегистрировано 158 видов донных макробеспозвоночных: 115 в 1986 г. и 133 в 1990 г. В 1986 г. в прибрежной зоне водоема обнаружено 59 видов, в зоне возможного осушения – существенно больше (101 вид). В 1990 г. видовое богатство бентоса этих двух зон почти не различалось (соответственно 101 и 110 видов). Небольшое видовое разнообразие в 1986 г. связано, прежде всего, со значительным снижением уровня воды летом и осенью. Весной на каждом полуразрезе прибрежной зоны пробы отбирали на трех станциях на глубине 0.5, 1.0 и 2.0 м, в летний период самая мелководная станция обсохла, а осенью неосушенной осталась только самая глубоководная станция. Максимальное число видов (37–38) отмечено весной и летом, а минимальное (23) – осенью (рис. 10.2).

Основной причиной понижения числа видов в прибрежной зоне от весны к осени служит миграция донных макробеспозвоночных в зону возмож-

ного осушения по мере сработки уровня воды. Кроме того, осенью количество собранных проб было в 2–3 раза меньше, чем в весенне-летний период (из-за осушения прибрежных станций), что также сказалось на выявленном видовом богатстве зообентоса. В многоводном 1990 г. число видов, обнаруженных в макрозообентосе прибрежной зоны водохранилища весной, летом и осенью, почти не менялось (59–60 видов). Коэффициент видового сходства Чекановского-Сьеренсена между зонами открытого побережья в многоводном году был значительно выше (74%), чем в немногводном (59%). Осушение прибрежной зоны водохранилища летом и осенью 1986 г. наиболее существенно влияло на видовое разнообразие и обилие гомотопных макробеспозвоночных (олигохет и моллюсков) и, напротив, оказывало незначительное воздействие на гетеротопов (хинономид). В 1990 г., когда прибрежная зона не обсыхала, биомасса макрозообентоса незначительно повышалась к осени, что связано с размножением и ростом новых поколений хинономид и олигохет. В 1986 г. минимальную биомассу сообщества отмечали летом, вследствие вылета имаго хинономид и гибели половозрелых особей олигохет. Максимальная биомасса наблюдалась осенью, как результат роста нового поколения хинономид и их миграции из двух осушенных прибрежных станций.

Таким образом, в год с притоком воды, близким к среднемноголетнему, сработка уровня воды летом и осенью приводит к снижению видового богатства, доли гомотопных макробеспозвоночных и биомассы макрозообентоса в прибрежной зоне водохранилища. В многоводный год данные характеристики заметно выше и почти не отличаются от наблюдаемых в зоне возможного осушения.



**Рис. 10.2.** Сезонная динамика биомассы основных групп макрозообентоса прибрежной зоны открытого мелководья Рыбинского водохранилища в 1986 и 1990 гг. Арабские цифры над столбиками – число обнаруженных видов.

**Сезонная динамика макрозообентоса в разных зонах водохранилища.** В 1990 г. обследовали прибрежную зону, зону возможного осушения

и глубоководную зону водохранилища. В составе макрозообентоса обнаружено 135 видов и форм, из которых наиболее разнообразны хирономиды (59 видов), олигохеты (30) и моллюски (27) (Щербина, 2006). Эти три группы составили 86% общего списка видов, что близко к отмеченному в середине 1980-х годов (Щербина, 1998). Наибольшее видовое богатство (102 вида) наблюдали летом, весной и осенью регистрировали по 91 виду. В зоне возможного осушения в течение сезона отмечено максимальное количество видов (66–69), наименьшее (49–52) – в глубоководной зоне. По числу обнаруженных видов прибрежная зона занимала промежуточное положение, ~50% общего видового списка составляли хирономиды. В зоне возможного осушения хирономиды также доминировали в списке видов, но возросла представленность в нем олигохет и моллюсков. В глубоководной зоне вклад всех трех групп был примерно одинаковым. Следует отметить, что в течение сезона число обнаруженных видов изменялось незначительно, разница между минимумом и максимумом во всех зонах не превышала три вида.

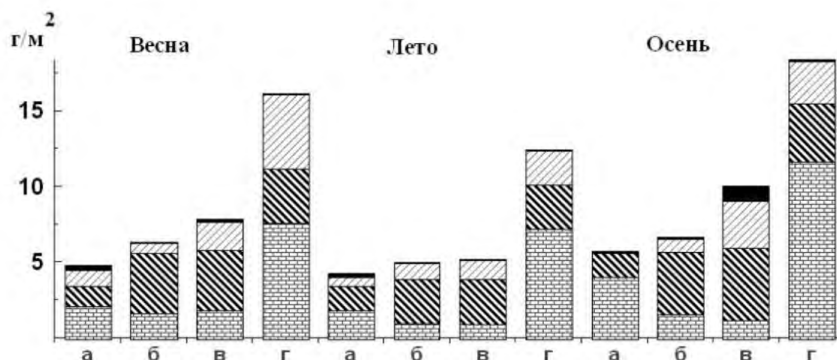
Минимальная биомасса зообентоса в течение всего вегетационного периода, как правило, наблюдалась в прибрежной зоне, а максимальная – в глубоководной. Некоторое понижение биомассы в летний период связано с вылетом большинства видов хирономид (особенно *Chironomus plumosus* и *Lipiniella araenicola*) и гибелью половозрелых особей олигохет после их размножения (Поддубная, 1988). В верхнем горизонте прибрежной зоны сезонную динамику сообщества определяли два вида хирономид *L. araenicola* и *Cladotanytarsus* ex. gr. *mancus* (70–90% общего обилия). В нижнем ее горизонте возрастала доля моллюсков и олигохет, хотя хирономиды оставались доминантами в течение всего года. Основу биомассы составляли личинки *Chironomus muratensis* и *Stictochironomus crassiforceps*, численности – *Cladotanytarsus* ex. gr. *mancus* и *Polypedilum bicrenatum* (в сумме 63–68% обилия).

Осенью во всех зонах по биомассе преобладали хирономиды и олигохеты. По сравнению с летним периодом, несколько увеличивалась доля моллюсков и группы прочих, представленной в основном байкальским бокоплавом *Gmelinoides fasciatus*. Максимальная его плотность (440–920 экз./м<sup>2</sup>) отмечена в зоне возможного осушения Волжского и Шекснинского плесов, что связано с наибольшим распространением здесь биоценоза *Dreissena polymorpha* (встречаемость моллюска 43–79%). В биоценозе дрейссены на глубине 6–8 м в Главном плесе водохранилища (ст. Наволок) зарегистрирована максимальная для глубоководной зоны верхневолжских водохранилищ численность (8450 экз./м<sup>2</sup>) и биомасса (25.5 г/м<sup>2</sup>) *G. fasciatus* (Экологические проблемы..., 2001).

В зоне возможного осушения вклад хирономид, олигохет и моллюсков в биомассу сообщества был практически одинаков, хотя по численности преобладали первые две группы. На долю *Tubifex newaensis* и *Ch. muratensis* приходилось 44–60% общей биомассы, основу численности (40–75%) составляли мелкие хирономиды из родов *Cladotanytarsus* и *Polypedilum*, а также олигохета *Limnodrilus hoffmeisteri*.

Как и в глубоководной зоне, пики численности и биомассы макрозообентоса на мелководье водохранилища тесно связаны с жизненными цикла-

ми доминирующих видов. Максимум биомассы наблюдали перед вылетом хирономид и размножением олигохет, а наибольшую численность – сразу после появления молоди преобладающих здесь видов. Для сравнительного анализа продуктивности макрозообентоса разных зон водохранилища рассчитана средневзвешенная биомасса его основных групп с учетом площади каждого плеса (рис. 10.3).



**Рис. 10.3.** Средневзвешенная биомасса основных групп макрозообентоса в различных зонах Рыбинского водохранилища весной, летом и осенью 1990 г. а – верхний горизонт прибрежной зоны, б – нижний горизонт прибрежной зоны, в – зона возможного осушения, г – глубоководная зона.

Минимальная биомасса макрозообентоса отмечена в верхнем горизонте прибрежной зоны, где наблюдались самые неблагоприятные условия для обитания донных макробеспозвоночных: сильное волновое воздействие и обсыхание грунтов до ледостава (Щербина, 1993). Ее основу составляли относительно крупные личинки *Lipiniella araenicola*, а численности – мелкие представители хирономид *Cladotanytarsus* ex. gr. *mancus*. В нижнем горизонте прибрежной зоны и глубже в зоне возможного осушения по биомассе доминировали олигохеты, благодаря развитию крупного вида *Tubifex newaensis*. В обеих зонах доля моллюсков и хирономид была почти одинакова (рис. 10.3). Основу биомассы хирономид создавали личинки *Chironomus muratensis*, а среди моллюсков преобладали представители родов *Valvata* и *Euglesa*. По численности доминировали мелкие личинки хирономид *C.* ex. gr. *mancus* и *Polypedilum bicrenatum*.

В глубоководной зоне в течение всего вегетационного сезона биомасса была в 2 раза выше, чем на мелководье, и ее основу составляли хирономиды. Около 90% общей биомассы приходилось на личинок *Chironomus plumosus*. Наибольший вклад в биомассу олигохет вносили представители родов *Limnodrilus* и *Potamothrix*, которые доминировали здесь и по численности (в среднем ~50%).

Таким образом, видовое богатство в зоне возможного осушения на треть выше, чем в прибрежной зоне. Коэффициент видового сходства между этими двумя зонами (0.57) сравним с таковым между верхним и нижним горизонтами прибрежной зоны (0.48), что подтверждает закономерность

выделения в прибрежье двух горизонтов. Наименьшая биомасса в течение всего вегетационного сезона характерна для верхнего горизонта прибрежной зоны, наибольшую регистрировали в глубоководной зоне. Повсеместно ее формировали хирономиды и олигохеты. В многоводные годы число видов макрозообентоса в открытом мелководье водохранилища выше, чем в годы с притоком, близким к среднемноголетнему. Уровень видового сходства между прибрежьем и зоной возможного осушения существенно выше в многоводные годы. При снижении уровня воды в течение вегетационного сезона число общих для обеих зон видов, видовое разнообразие, доля гомотопных макробеспозвоночных и биомасса макрозообентоса в прибрежной зоне водохранилища значительно ниже, чем в зоне возможного осушения. В год с высоким уровнем эти различия незначительны. Осушение прибрежной зоны водохранилища наиболее заметно влияет на разнообразие и обилие гомотопных макробеспозвоночных (олигохеты и моллюски) и незначительно воздействует на гетеротопов (хирономиды).

## Глава 11. Рыбы

### 11.1. Состав и структура рыбного населения водохранилища<sup>1</sup>

После образования Рыбинского водохранилища ихтиофауна формировалась тремя различными путями (Васильев, 1950). Ядро сформировалось из рыб, обитавших на данном участке Волги или в ее притоках и озерах, оказавшихся в зоне затопления. Второй путь – проникновение новых видов из водоемов, имевших связь с водохранилищем. Ранее это было северное направление (из Белого озера через р. Шексну), в настоящее время – южное (из Понто-Каспийского региона вверх по водохранилищам Волги). Третий путь – это искусственная интродукция новых видов с целью повышения рыбопродуктивности водохранилища.

В водохранилище и устьевых участках его притоков к концу первого десятилетия существования регистрировали 31 вид рыб (Васильев, 1955). Сравнение ихтиофауны водохранилища и Верхней Волги до зарегулирования показало, что в бассейне водохранилища в это время отсутствовали лишь проходные виды, проникновению которых препятствовала сооруженная плотина. Практически ни один из жилых аборигенных видов не исчез полностью из состава ихтиофауны, а некоторые виды существенно увеличили свою численность и расширили зону обитания.

Численность реофильных видов, таких как стерлядь *Acipenser ruthenus* (Linnaeus, 1758), европейский хариус *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758), волжский подуст *Chondrostoma variable* (Yakovlev, 1870), белоглазка *Ballerus sapa* (Pallas, 1814), елец *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758) и голавль *Squalius cephalus* (Linnaeus, 1758), катастрофически снизилась. В настоящее время они представлены малочисленными локальными популяциями в водохранилище или его притоках. Напротив, популяции таких видов, как чехонь *Pelecus cultratus* (Linnaeus, 1758) и синец *Ballerus ballerus* (Linnaeus, 1758), не достигавшие высокого обилия в первые годы, увеличили численность и стали занимать существенную долю в промысловых уловах. Особенно высокий прирост численности наблюдался у леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), щуки *Esox lucius* (Linnaeus, 1758), окуня *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758), плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), синца и судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758), которые составили основу промысловых уловов в водохранилище. Менее многочисленными, но обычными в промысловых уловах, были налим *Lota lota* (Linnaeus, 1758), язь *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758), линь *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758), золотой карась *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758), густера *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758) и берш *Sander volgensis* (Gmelin, 1789). Также более редкими в уловах стали жерех *Leuciscus aspius* (Linnaeus, 1758) и европейский сом *Silurus glanis* (Linnaeus, 1758). При научных обловах периодически встречались мелкие частичковые рыбы: верховка *Leucaspis delineates* (Heckel, 1843), пескарь *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758), щиповка *Gobitis taenia* (Linnaeus, 1758), вьюн *Misgurnus*

<sup>1</sup> Авторы раздела Ю.В. Герасимов и Д.П. Карабанов

*fossilis* (Linnaeus, 1758) и усатый голец *Barbatula barbatula* (Linnaeus, 1758), которые не имели промысловой ценности и не отмечались в промысловой статистике.

Через р. Шексну из Белого озера проникли европейская корюшка *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758) и европейская ряпушка *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758), которые до образования водохранилища в Верхней Волге не встречались (Благовидова, Световидова, 1960; Иванова, 1982). Они стали постоянными компонентами ихтиофауны, а корюшка быстро достигла высокой численности и до середины 1990-х годов доминировала в пелагических скоплениях рыб водохранилища, что создало условия для организации специализированного промысла этого вида.

В бассейне Верхней Волги неоднократно предпринимали попытки акклиматизации, интродукции и разведения ряда видов, начиная с 1930-х годов. Это сибирский осетр *Acipenser baeri* (Brandt, 1869), веслонос *Polyodon spathula* (Walbaum, 1792), радужная форель *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792), обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758), пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1789), нельма *Stenodus leucichthys* (Guldenstadt, 1772), европейская ряпушка из оз. Плещеево, тугун *Coregonus tugun* (Pallas, 1814), европейский угорь *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758), сазан *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758), белый амур *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844), белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844), пестрый толстолобик *Hypophthalmichthys nobilis* (Richardson, 1845), малоротый буффало *Ictiobus bubalus* (Rafinesque, 1818), большеротый буффало *Ictiobus cyprinellus* (Valenciennes, 1844), черный буффало *Ictiobus niger* (Rafinesque, 1819), канальный сомик *Ictalurus punctatus* (Rafinesque, 1818), большеротый окунь *Micropterus salmoides* (Lacépède, 1802) – большинство из которых исторически чужды бассейну (Поддубный, 1987; Шатуновский и др., 1988; Никаноров, Баранова, 1989; Викторов, 1992; Кудерский, 2001; Экологические проблемы..., 2001).

Попытки акклиматизации новых видов рыб в Рыбинском водохранилище в большинстве своем не имели успеха (Ильина, Поддубный, 1961). Большие надежды возлагались на сазана, так как он добывает пищу активнее леща и потребляет высшую водную растительность. По данным А.А. Световидовой (1960), в водохранилище вселяли из Галичского рыбобитомника в 1944 г. сеголетков сазана в количестве 2000 особей, а в 1947 г. 20000 экз. производителей. Выпускали также волжского сазана (очевидно, отловленного в Нижней Волге): в 1944 г. – 22000 сеголетков, в 1945 г. – 50000, в 1947 г. – 27000 и в 1948 г. – 79300 особей. Кроме того, в эти же годы вселяли производителей амурского сазана – 500, 1500, 1002 и 2700 особей соответственно. Всего по данным А.А. Световидовой (1960) в водохранилище было выпущено 183300 сеголетков и 25702 производителей сазана. Значительно более низкие объемы вселения сазана, особенно по количеству выпущенных производителей, приводятся у других авторов. По этим данным (Ильина, Поддубный, 1961), всего в водохранилище было выпущено 6220 производителей сазана и 182.5 тыс. молоди. Тем не менее, положительных результатов получено не было. Объяснялось это тем, что сазан в водохранилище не размножается из-за неподходящего температурного режима.



В дальнейшем оказалось, что сазан все-таки сформировал немногочисленные самовоспроизводящиеся популяции и в настоящее время периодически встречается в сетных уловах.

Попытки восстановить на Верхней Волге популяции стерляди изначально были нацелены на ежегодный искусственный выпуск ее молоди с рыбоводных заводов. В результате проведения подобных работ в Ивановском и Угличском водохранилищах, стерлядь периодически встречается в верхней части речного участка Волжского плеса Рыбинского водохранилища, но в основном молодь. За год попадают 1–2 особи длиной (L) 300–350 мм.

Неоднократно в водохранилище завозили икру и личинок сиговых. По данным А.А. Световидовой (1960), в Рыбинское водохранилище в 1945 г. была завезена икра сига (без указания вида) в количестве 52000 шт. и икра рипуса в количестве 20000000 шт. Пойманные в декабре 1959 – феврале 1960 гг. производители чудского сига не выметали половых продуктов из-за отсутствия подходящих мест нереста (Поддубный, Сахарова, 1961). Кроме этих рыб, в водохранилище в 1954 г. была выпущена нельма из оз. Кубенское, которая до сих пор не встречена в уловах.

Безуспешной была акклиматизация пеляди, в водохранилище не удалось создать достаточно мощную самовоспроизводящуюся популяцию этого вида (Стрельников и др., 1984). Максимальный улов отмечен в 1979 г., он составил всего 23.2 ц, и состоял, по-видимому, из ранее выпущенных и подросших в водохранилище экземпляров. Возможно, это и послужило причиной неудачи с акклиматизацией пеляди, поскольку весьма вероятно, что в результате было выловлено уже сформировавшееся маточное стадо. В последующем до настоящего времени пелядь крайне редко встречается в уловах и только в единичных экземплярах.

Таким образом, все попытки интродукции сиговых рыб, активно проводившиеся на Рыбинском водохранилище в 1960-х годах, также не привели к созданию продуктивного природного стада. Это, по-видимому, обусловлено неблагоприятными условиями для нереста (заиление песчаных субстратов, значительная амплитуда колебания уровня в осенне-зимний период). Кроме того, водохранилище характеризуется периодически наблюдаемой высокой летней температурой воды и часто возникающим (летом и зимой) дефицитом кислорода.

Помимо вышеупомянутых видов рыб, два автора упоминают о выпуске производителей судака (Васильев, 1950 а; Световидова, 1960). По данным А.А. Световидовой (1960), в 1945 г. в водохранилище было выпущено 500 производителей судака (без указания водоема-источника). Ни у одного из других авторов (Поддубный, Сахарова, 1961; Ильина, Поддубный, 1961; Стрельников и др., 1984 и др.), упоминавших об акклиматизации в водохранилище перечисленных выше видов, факт выпуска производителей судака не отмечен. Если искусственное вселение производителей судака действительно имело место, то это единственная удачная попытка интродукции в водохранилище рыбы из другого водоема, которая дала положительный результат. Именно с весьма многочисленного поколения 1946 г. началось быстрое повышение его численности (Васильев, 1950 а; Барсуков, 1959; Поддубный, 1971).

В работе А.А. Световидовой (1960) содержится информация об искусственном вселении в водохранилище 10000 производителей корюшки (без указания водоема-источника), причем это единственное упоминание о данном факте. Напротив, во всех источниках, даже в монографии (Иванова, 1982), утверждается, что корюшка самопроизвольно проникла в водохранилище через р. Шексна из Белого озера.

Интродукция разных видов буффало и большеротого окуня оказалась совершенно неудачной. Ни в одном из водохранилищ Верхней Волги, в том числе и в Рыбинском, случаев их поимки не зафиксировано.

Таким образом, подавляющее большинство попыток искусственной интродукции рыб в Рыбинское водохранилище не имели успеха, а формирование видового состава рыб шло ранее и идет в настоящее время в основном под влиянием факторов, приводящих к расширению ареалов видов в результате непреднамеренной интродукции (см. главу 12). В настоящее время список рыб водохранилища включает 54 вида рыб, учитывая единичные поимки некоторых видов (Рыбы Рыбинского..., 2015).

## 11.2. Условия нереста, численность и распределение молоди<sup>2</sup>

Суммарная площадь водохранилищ в стране превышает 120000 км<sup>2</sup> (Поддубный, 1987). По мнению А.Б. Авакяна и А.Е. Асарина (1998), водохранилища способны продуцировать ихтиомассу в объеме, соизмеримом с продукцией естественных водоемов или выше. Однако уже в первые годы эксплуатации крупных водохранилищ России выяснилось, что уловы рыбы в них существенно меньше проектных. Десятилетия существования большинства водохранилищ не изменили этого представления. Например, уловы рыбы из волжско-камских водохранилищ в начале 1990-х годов не превышали 20–30% проектных значений (Авакян, Асарин, 1998). Не стало исключением и Рыбинское водохранилище (табл. 11.1).

**Таблица 11.1.** Проектные и фактические промысловые уловы с единицы площади некоторых водохранилищ (по: Поддубный и др., 1984).

| Водохранилище | Рыбопродуктивность, кг/га |             |
|---------------|---------------------------|-------------|
|               | проектная                 | фактическая |
| Иваньковское  | 45.9                      | 15–20       |
| Рыбинское     | 22.0                      | 6–7         |
| Горьковское   | 35.0                      | 8           |
| Куйбышевское  | 40.7                      | 7–9         |
| Киевское      | 40.2                      | 9–23        |
| Бухтарминское | 50.0                      | 28          |
| Цимлянское    | 40.7                      | 30          |
| Волгоградское | 49.0                      | 12          |

Ряд авторов объясняют это тем, что экосистемы многих водохранилищ формировались под влиянием инженерных решений, направленных на использование этих водоемов прежде всего в интересах энергетики, водно-

<sup>2</sup> Авторы раздела Ю.В. Герасимов, И.А. Столбунов

го транспорта и борьбы с наводнениями (Авакян, Асарин, 1998; Поддубный, Галат, 1998). Вот почему абиотические и биотические составляющие на многих водохранилищах в неполной мере соответствуют нормальному функционированию их экосистем (Герасимов, Поддубный, 1998).

До создания Рыбинского водохранилища основу уловов местных видов рыб составляли лещ и плотва (>60% общего улова). Доля реофильных рыб (стерлядь, елец, голавль и подуст) в различные годы колебалась от 3.4 до 5.0% улова. При этом средний годовой промысловый вылов на этом участке до зарегулирования составлял от 150 до 280 т (Исаков, 1960). После заполнения водохранилища среда обитания рыб претерпела значительные изменения. Появилась обширная пелагиаль, где, в отличие от речных участков, гидродинамика обусловлена в основном сгонно-нагонными и компенсационными течениями. На литорали и сублиторали доминирующим фактором, во многом определяющим геоморфологические и биологические процессы, стало воздействие волн. Типичные речные местообитания рыб с преобладанием стоковых течений и минимальным волновым воздействием на мелководья остались только в верховьях крупных притоков и составляли не более 1% от общей площади водохранилища.

В первые годы на залитой территории значительно выросли запасы рыб. Так, в 1950-е годы уловы увеличились более чем в 10 раз. Максимальные уловы (4000 т/год) наблюдали между 1954 и 1965 гг., что обусловлено высоким уровнем эвтрофирования водохранилища за счет биогенных веществ, поступающих из затопленных и разлагающихся почв (Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1966). Тем не менее, для достижения проектного уровня (22 кг/га) ежегодные уловы рыбы должны были дополнительно возрасти более чем в 2 раза относительно уровня второй половины 1950-х годов (9.5 кг/га). Этого не произошло, а причина во многом определялась особенностями геоморфологической трансформации прибрежных участков и связанной с этим сукцессией экосистемы водохранилища.

В водохранилище по типу нереста преобладают фитофилы, то есть рыбы, откладывающие икру на растительности. Обычно их нерестилища приурочены к мелководьям литоральной зоны водохранилища и впадающих в него рек. Поэтому одним из основных факторов, влияющих на численность их пополнения, является наличие в нерестовый период достаточного количества растительного субстрата. Последнее определяется степенью зарастания мелководий и весенним уровнем наполнения водохранилища. За 73 года со времени наполнения в водохранилище по мере формирования берегов под влиянием колебаний уровня воды и волновой эрозии происходили значительные изменения в качественных и количественных показателях зарастания мелководий. В целом для водоема характерен длительный процесс формирования прибрежноводной растительности (Папченков, 2011).

Этапы формирования и развития растительного покрова водохранилища можно характеризовать следующим образом (Папченков, 2011, 2012):

I. 1941–1950 гг. – начальный этап с крайне неустойчивым разнообразием флоры и растительных группировок. Максимальное зарастание водохранилища было отмечено в 1956 г., когда еще сохранялись затопленные

леса, которые служили естественной защитой от воздействия волн и препятствовали размыву литорали. Литоральная зона интенсивно зарастала водной растительностью и представляла собой идеальный субстрат для икрометания производителей фитофильных рыб. После 1956 г. отмечено постепенное сокращение зарослей в связи с уменьшением закрытых местообитаний из-за размыва торфяных островов и исчезновения затопленных лесов.

II. 1951–1962 гг. – этап интенсивного освоения мелководий гидрофитами и низкотравными гелофитами, пришедшийся на многоводную фазу наполнения водоема; этап формирования сложных многовидовых фитоценозов. В эти годы началось постепенное разрушение затопленных лесов, которое закончилось к началу 1960-х годов. После их исчезновения начался интенсивный размыв и переформирование субстрата в литоральной зоне, что негативно сказалось на степени ее зарастания. Началось резкое сокращение площади зарастания мелководий. После разрушения биотопов, образовавшихся под защитой остатков древесной растительности, данный показатель стабилизировался на уровне 3–4% площади акватории водохранилища (Папченков, 2011). Соответственно, уменьшилась и площадь нерестилищ, особенно в озерной части водоема, где волновое воздействие на мелководные участки достигает наибольшей интенсивности (табл. 11.2). Общая площадь естественных нерестилищ в водохранилище снизилась более чем в 10 раз с 232.2 км<sup>2</sup> до 18.4 км<sup>2</sup> (Ильина, Гордеев, 1970).

III. С 1963 г. – этап медленного повышения разнообразия растительного покрова и его продуктивности в условиях пульсирующего зарастания мелководий, связанного с характерным для водоема резким колебанием водного уровня (Ляшенко, 1995; Белавская, Кутова, 1966; Папченков, 2011).

Следует отметить, что не на всей площади залитых весенним паводком зарослей мелководий в весенний нерестовый период возможен эффективный нерест фитофильных рыб. На самых мелководных участках зарослей нерест малоэффективен, поскольку они обсыхают при малейших колебаниях уровня, например, при сгонно-нагонных явлениях, а в ночное время из-за высокой плотности зарослей здесь наблюдается дефицит кислорода (Сухойван, 1975). В сплошных зарослях резко усиливается выедание икры беспозвоночными (Ильина, 1966).

**Таблица. 11.2.** Изменение площади (км<sup>2</sup>) нерестилищ фитофильных рыб в озерной части Рыбинского водохранилища в разные годы в зависимости от уровня (по: Современное состояние..., 1997).

| Плес        | Годы       |      |           |     |           |     |
|-------------|------------|------|-----------|-----|-----------|-----|
|             | 1950–1957  |      | 1963–1967 |     | 1977–1983 |     |
|             | Уровень, м |      |           |     |           |     |
|             | 102        | 101  | 102       | 101 | 102       | 101 |
| Волжский    | 50.6       | 5.6  | 7.2       | 2.4 | 7.1       | 2.1 |
| Моложский   | 22.2       | 1.6  | 0.8       | 0.3 | 0.7       | 0.2 |
| Шекснинский | 71.5       | 6.6  | 5.5       | 1.2 | 5.3       | 1.1 |
| Главный     | 87.9       | 6.3  | 4.9       | 1.5 | 4.2       | 1.4 |
| Весь водоем | 232.2      | 10.1 | 18.4      | 5.4 | 17.3      | 4.8 |

Поэтому наиболее эффективно нерест проходит на относительно узкой полосе вдоль нижней границы заросших мелководий, а площадь эффективных нерестилищ значительно меньше общей площади заливаемых весной зарослей макрофитов (табл. 11.2 и 11.3). Если общая площадь зарастания обводненных мелководий при отметке уровня 101 м составляет 50 км<sup>2</sup> (табл. 11.3), то площадь эффективных нерестилищ при этом же уровне почти в 10 раз меньше (5.5 км<sup>2</sup>) (Современное состояние ..., 1997).

Пульсирующий характер зарастания водохранилища (Папченков, 2011) способствует освоению макрофитами более глубоких местообитаний, что увеличивает площадь заросших участков с наилучшими условиями для нереста рыб. Эти участки характеризуются относительно стабильным обводнением в весенний период и благоприятным кислородным режимом. Полностью они обсыхают только в редкие годы с аномально низким уровнем наполнения водохранилища, когда площадь нерестилищ может сокращаться в 5–6 раз вплоть до полного их отсутствия (табл. 11.3).

**Таблица 11.3.** Изменение площади (км<sup>2</sup>) нерестилищ фитофильных рыб на акватории Рыбинского водохранилища (без притоков) в зависимости от уровня в 1990-е годы, (по: Герасимов, Поддубный, 2000).

| Плес        | Уровень, м |       |     |     |
|-------------|------------|-------|-----|-----|
|             | >101.8     | 101.8 | 101 | 100 |
| Волжский    | 37         | 7     | 2   | 0   |
| Моложский   | 20         | 1     | 0.2 | 0   |
| Шекснинский | 39         | 5     | 1   | 0   |
| Центральный | 13         | 4     | 2   | 0   |
| Весь водоем | 109        | 17    | 5.5 | 0   |

Недостаток растительного нерестового субстрата усугубляется негативными последствиями, связанными с регулированием уровня водохранилища в предпаводковый период. Максимальная обводненность заросших мелководий наблюдается в годы с отметкой уровня воды (101.8 м) в водохранилище, близком к нормальному проектному (НПУ). В 2000-е годы при отметке 101 м общая площадь зарастания обводненных мелководий несколько увеличилась и составляет около 50 км<sup>2</sup> (см. главу 5). При среднем уровне наполнения (отметка ~100.0 м) общая площадь зарастания мелководий гораздо ниже и составляет ~30 км<sup>2</sup>. При отметке 99.0 м площадь зарастания акватории сокращается до 7 км<sup>2</sup>. Соответственно, площадь эффективных нерестилищ значительно меньше приведенных цифр.

При оценке обеспеченности того или иного вида фитофильных рыб нерестилищами необходимо также учитывать, что для откладывания икры они используют далеко не все заросли макрофитов. Язь и синец откладывают икру на лисохвост и манник плавающий, плотва и лещ – на осоку, щука – на любой из этих видов растений (Поддубный, 1971). Лучший субстрат для икры фитофильных рыб – осока и манник. По данным Л.К. Захаровой (1958), прямостоящие стебли тростника обыкновенного, камыша озерного и рогоза узколистного в качестве субстрата не пригодны. В.С. Ивлев (1950) указывает на ядовитость этих растений для икры рыб.

В Рыбинском водохранилище доминирующие сообщества представлены воздушноводными растениями (95% общей площади зарослей) (Современное состояние ..., 1997). Среди них наиболее распространены сообщества крупноосочников (осок водной и острой), тростника обыкновенного, манника большого, двукосточника тростниковидного, хвоща речного, камыша озерного, жерушника земноводного и сусака зонтичного. Погруженная и плавающая растительность (5% общей площади зарослей) в водоемах умеренной зоны в качестве нерестового субстрата почти не используется (Современное состояние ..., 1997). Причина в том, что образованные этими растениями заросли отмирают в зимний период, а новая растительность появляется поздно (в конце мая), когда нерест большинства видов уже закончился.

Исходя из изложенного выше, весенний уровень наполнения водохранилища играет ключевую роль в воспроизводстве фитофильных видов рыб, поскольку от него зависит величина площади эффективных нерестилищ для этих видов.

Уровень максимального весеннего наполнения – только один из факторов, способных сыграть определяющую роль в формировании урожайности рыб водохранилища. Многие авторы утверждают (Ильина, Гордеев, 1972; Поддубный и др., 1984), что гораздо чаще негативная ситуация возникает в результате несвоевременного достижения максимального весеннего наполнения водоема. При ежегодном предпаводковом снижении уровня опоздание с последующим весенним наполнением имеет более критическое значение, чем величина достигнутого затем максимального уровня. Особенно актуальна эта проблема в маловодные годы, когда паводковых вод не хватает для быстрого наполнения водохранилища. В первую очередь от этого страдают виды, нерестящиеся в апреле – начале мая. В Рыбинском водохранилище это щука, язь, окунь и синец. Недостаток нерестилищ из-за низкого уровня или несвоевременного залития растительности при наступлении нерестовой температуры приводит к перезреванию икры в результате задержки нереста. Это отражается на ее качестве и может закончиться у самок резорбцией невыметанной икры.

Сопоставление величины площади эффективных нерестилищ в отдельные годы с количеством самок леща и синца с резорбирующейся икрой показывает, что уровенный режим и площадь нерестилищ оказывают существенное влияние на эффективность воспроизводства рыбных запасов в водохранилище (Поддубный и др., 1984). Недостаток нерестилищ приводит к тому, что большая часть самок не принимает участия в размножении, и урожайность молоди в такие годы, как правило, низкая.

Снижение зависимости эффективности нереста от колебаний весеннего уровня наполнения водохранилища в многоводный период приводит лишь к относительной стабилизации урожайности поколений фитофильных рыб. Значимые изменения этого показателя могут наблюдаться и при ежегодном весеннем наполнении водохранилища до НПУ. Связано это с тем, что влияние уровня на эффективность воспроизводства запасов фитофильных рыб весьма разнообразно и не ограничивается только отметкой весеннего наполнения. Л.К. Ильина и Н.А. Гордеев (1980) отмечали, что попытки выве-

сти какие-либо зависимости урожайности поколения от уровня наполнения водохранилища в нерестовый период не дали ожидаемого результата. Однако ими за период с 1950 по 1973 гг. получены положительные коэффициенты корреляции между урожайностью поколений леща в водохранилище и уровнем его вод на 10 мая (начало нереста), максимальным уровнем, годовым притоком, летней суммой тепла, которые составили соответственно 0.48, 0.45, 0.22 и 0.50.

Несколько иного мнения о связи урожайности поколения уровнем наполнения водохранилища придерживались А.Г. Поддубный с соавторами (1984). Ими исследовано воздействие уровня на урожайность ранней молоди. По их данным ведущими факторами, оказывающими влияние на ее урожайность, являются уровень и температурный режимы, с коэффициентом множественной корреляции между урожайностью, уровнем и температурой равным  $-0.93$ . При этом главная роль принадлежит уровенному режиму, определяющему площадь залиitia нерестилищ (коэффициент парной корреляции  $r = 0.86$ ), роль температурного режима во время нереста сравнительно мала ( $r = -0.37$ ). За весь период наблюдений максимальная урожайность молоди всегда совпадала с залитием большой площади нерестилищ. Определяющее влияние оказывает уровень также на количество самок леща с резорбцией икры ( $r = -0.91$ ), влияние температуры значительно меньше ( $r = -0.16$ ). Количество особей с резорбцией икры у синца связано с уровнем в гораздо меньшей степени ( $r = -0.57$ ), но в данном случае усиливается влияние температурного фактора ( $r = -0.60$ ). По мнению А.Г. Поддубного с соавт. (1984), такой высокий коэффициент множественной корреляции позволяет использовать значения уровня и температуры для прогнозирования рыбохозяйственного потенциала водохранилищ. Уровень значимости этих факторов для ранней молоди, численность которой оценивается в течение первого месяца жизни, вполне ожидаем. Однако в дальнейшем этой молоди предстоит пережить ряд сезонных изменений уровенного режима, что может существенно повлиять на динамику её численности в осенне-зимний период.

В зависимости от режима уровня его негативное воздействие на урожайность нового поколения рыб может проявиться практически на любой стадии онтогенеза. Например, благоприятный уровень для нереста может смениться неблагоприятным уровнем для нагула или зимовки молоди, и наоборот. Иными словами, урожайность фитофильных видов рыб определяется особенностями уровенного режима водохранилища в течение всего года (Поддубный и др., 1984). Так, в результате снижения уровня в период развития икры, причем даже кратковременного, часть нерестилищ может обсыхать с отложенной на них икрой; резкий сброс воды в летнеосеннезимний период вызывает гибель молоди в отшнуровавшихся водоемах; значительная сработка уровня в зимний период может приводить к появлению заморных явлений. Снижение уровня на ранних этапах развития оказывает негативное влияние на обеспеченность молоди пищей ее доступность для хищников, поскольку принуждает молодь покидать заросшие мелководья, являющиеся высокопродуктивными нагульными участками, дающими, кроме того, защиту от хищников. Все это сказывается на жизнестойкости и выживаемости молоди.

Гораздо более обоснованной представляется оценка влияния показателей уровня режима на урожайность поколений фитофильных рыб, рассчитанная по количеству молоди на более поздних стадиях развития. Анализ работ по проблеме влияния уровня режима на урожайность рыб Рыбинского водохранилища (Поддубный, 1960, 1971; Ильина, Гордеев, 1970; Ланге, Дмитриева, 1973; Ильина и др., 1978; Володин, 1979; 1990; Поддубный и др., 1984; Современное состояние ..., 1997) показывает, что наиболее значимыми характеристиками являются: максимальный уровень ( $H_m$ ), выраженный в абсолютных отметках (м); время достижения максимального уровня ( $T_m$ ), отсчитываемое в днях от 1 января; начало летней сработки уровня ( $T_c$ ), отсчитываемое в днях от 1 мая; скорость летней сработки уровня ( $V_c$ ) за период с момента начала сработки до конца июля (см/сут); минимальный уровень сработки в подледный период ( $H$ ), выраженный в абсолютных отметках (м); время достижения минимального подледного уровня ( $T$ ), отсчитываемое в днях от 1 января; суммарное тепло, накапливаемое водной массой за безледный период ( $\Theta$ , градусодни). Каждый из перечисленных факторов в разные годы может оказать критическое воздействие на выживание молоди. В один год этим фактором может стать недостаточный уровень наполнения водохранилища, в другой – чрезмерная зимняя сработка или холодная весна.

Метод пошаговой регрессии, с помощью которого были получены модельные уравнения с упорядоченными по степени предсказывающей способности характеристиками уровня режима, показал, что для разных видов рыб значимыми являются разные их наборы (Герасимов, Поддубный, 1999): для леща ( $L_c$ ):

$$L_c = -821 - 17V_c + 0.06\Theta + 7H_m + 0.3T_c, (R^2 = 0.75; E = \pm 10),$$

для плотвы ( $\Pi_d$ ):

$$\Pi_d = 814 - 24H + 19V_c + 14H_m + 0.5\Theta + 0.3T_c, (R^2 = 0.96; E = \pm 6),$$

для синца ( $C_{и}$ ):

$$C_{и} = -399 + 13H_m - 0.7T_m + 15V_c - 8H, (R^2 = 0.71; E = \pm 16),$$

для судака ( $C_y$ ):

$$C_y = 820 + 35V_c - 0.5T_c - 8H, (R^2 = 0.79; E = \pm 13).$$

Расчеты показали, что наибольшее влияние на урожайность рассмотренных видов оказывают следующие параметры уровня режима: максимальный уровень, время его достижения, начало летней сработки воды, скорость летней сработки и минимальный уровень сработки в подледный период (Герасимов, Поддубный, 1999). Набор параметров и уровни значимости каждого из этих параметров для исследованных видов рыб сильно различаются и определяются особенностями их экологии. Основные различия в уровне значимости параметров весенне-летнего режима наполнения и сработки наблюдаются между рано нерестящимися (синец и плотва) и поздно нерестящимися (лещ) видами, а также отличающимся от них по экологии нереста судаком.



Существующий уровеньный режим водохранилища в наибольшей степени соответствует биологии плотвы и судака. Весенний режим лимитирует урожайность синца, а летний – леща. Этот вывод можно распространить и на другие массовые виды фитофильных рыб. Сходное положение с синцом у язя и щуки, к группе леща можно отнести густера и уклейку. К видам, не лимитируемым уровеньным режимом, помимо плотвы и судака, следует отнести окуня и берша. Устойчивость последних к воздействию режима уровня объясняется их меньшей требовательностью к нерестовому субстрату, чем, например, у леща и щуки.

Показатель суммарного тепла, накапливаемого водной массой за безледный период, не имеет прямого отношения к уровеньному режиму, однако его роль в формировании урожайности показана в работах (Ильина, Гордеев, 1970; Поддубный и др., 1984; Современное состояние..., 1997). При анализе методом пошаговой регрессии этот показатель оказался значимым только для леща и плотвы. Это объясняется тем, что на момент нереста данных видов в регионе водохранилища ежегодно отмечается похолодание, иногда очень сильное. Момент наступления, продолжительность и степень понижения температуры в значительной мере влияют на ход нереста, а также выживание икры и молоди указанных видов.

Уровеньный режим является важным лимитирующим фактором также для псаммофилов (налима и ряпушки) Рыбинского водохранилища, характеризующихся осенне-зимним нерестом. По данным (Сергеев, 1958; Володин, 1966), икра налима никогда не встречается на песках даже с тончайшим слоем ила на поверхности. Поскольку в водохранилище с возрастанием глубины увеличивается количество ила на грунте, на глубоких местах налим не нерестится. Это значительно повышает уязвимость икры к обсыханию при ежегодной зимней сработке уровня воды. В водохранилище нерест налима проходит с середины января до начала – середины февраля. Развитие икры продолжается 3–4 месяца. На момент нереста уровень водохранилища опускается в среднем на 2 м ниже НПУ. В апреле он снижается еще на 1–1.5 м, то есть минимальная отметка уровня составляет 3–4 м ниже НПУ. Следовательно, чем ниже уровень зимней сработки, тем меньше площадь дна, пригодного для нереста налима.

Сходные проблемы с нерестом у ряпушки Рыбинского водохранилища. Однако, в отличие от налима, она смогла приспособиться. Согласно данным Р.С. Сергеева (1958), икра ряпушки встречалась очень часто на песках с тонким слоем ила по поверхности, тогда как икра налима в этом биотопе никогда не встречалась.

Особенности нереста рыб в водохранилище исследовали в течение всего его существования (Захарова, 1958; Персональная, 1960; Володин, 1966; Поддубный, 1971; Современное состояние ..., 1997). В последние годы вследствие потепления климата температурный режим водохранилища заметно изменился. Начиная с 2000 г., время ледостава сместилось в среднем на 1 месяц, но весенние температуры остались фактически на прежнем уровне. Поэтому сроки и температурные условия нереста наиболее многочисленных фитофильных и других весенненерестящихся видов рыб в настоящее время не отличаются от среднесезонных (табл. 11.4).

**Таблица 11.4.** Среднегодовое сроки и температурные условия нереста наиболее многочисленных фитофильных видов рыб Рыбинского водохранилища.

| Показатели нереста  | Щука      | Судак | Синец | Плотва  | Лещ     | Густера |
|---------------------|-----------|-------|-------|---------|---------|---------|
| Сроки начала        | 26.IV–6.V | 6.V   | 11.V  | 15.V    | 15–18.V | 29.V    |
| Сроки окончания     | 10.V–15.V | 23.V  | 19.V  | 18–19.V | 25–29.V | 12. VI  |
| T <sub>1</sub> , °C | 7.5       | 9.5   | 10.5  | 13.4    | 15.8    | 16.3    |
| T <sub>2</sub> , °C | 13–14     | 14.9  | 14.7  | 16.4    | 16.9    | 18.2    |

**Примечание.** T<sub>1</sub>– температура воды в начале нереста, T<sub>2</sub>– то же в конце нереста.

Поскольку режим уровня водохранилища регулирует человек, вполне реально определенная оптимизация этого процесса в целях рыбного хозяйства. Однако, так называемое комплексное использование водохранилища, предусматривающее учет интересов других водопользователей (энергетика, судоходство), не позволяет в полной мере оптимизировать уровенный режим с целью обеспечения более эффективного нереста фитофильных видов рыб. На основании многолетних наблюдений был предложен наиболее благоприятный уровенный режим для рыбного населения водохранилища, который предусматривал максимальное весеннее наполнение водохранилища, поддержание постоянного горизонта во время нереста рыб, июльское понижение уровня на 1 м и повторное его снижение на 1 м перед ледоставом. Такой режим должен был обеспечить нормальный нерест и нагул личинок на ранних стадиях, летование прибрежной зоны, зарастание ее водной растительностью (подготовку субстрата к нересту будущего года) и скат молоди из прибрежья на более глубокие участки для зимовки (Васильев, 1955; Захарова, 1955; Владимиров, 1955; Мордухай-Болтовской, 1955; Гинзбург, 1956; Тюрин, 1961; Ильина, Гордеев, 1972; Ильина, Поддубный, 1963).

Однако подобная схема регулирования уровня входила в противоречия с интересами энергетики и водного транспорта. Ежегодное длительное пребывание мелководий под водой из-за отсутствия летнего понижения уровня привело к отмиранию многих видов прибрежноводной растительности, не выносящих длительного затопления. Это стало причиной исчезновения большей части естественных нерестилищ. На их месте при постоянном воздействии волн возникли обширные песчаные пляжи (Ильина, Гордеев, 1972). Поэтому второй пункт рекомендации – снижение уровня в июле на 1 м – уже не мог дать нужного эффекта, так как обнажающиеся пески почти не зарастают, а появляющаяся на них редкая растительность не сохраняется до весны следующего года (Ильина, Гордеев, 1972). Было предложено значительно упростить схему регулирования уровенного режима в интересах рыбного хозяйства, настаивая только на следующем (Ильина, Гордеев, 1972):

1. Избегать кратковременного понижения уровня во время нереста в Верхневолжских и других водохранилищах, где это не связано с необходимостью обводнения лежащих ниже нерестилищ.

2. Проводить осеннее снижение уровня воды в водохранилищах с постоянным летним горизонтом для осушения зоны прибрежной растительности перед ледоставом. Это мероприятие будет способствовать отходу молоди на более глубокие участки, предупреждению заморов в подледный период в результате сокращения стока богатых гумусом вод с мелководий и, глав-

ное, предотвращению разрушения растительности льдом в период половодья.

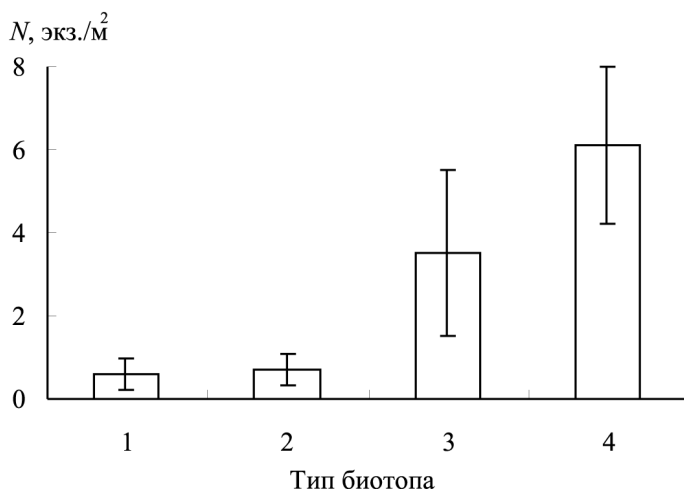
3. Не допускать зимнего понижения горизонта воды ниже предусмотренного проектом.

Таким образом, сравнительно низкая рыбопродуктивность водохранилища определяется особенностями геоморфологической трансформации прибрежных участков, негативное действие которой усугубляется сезонным антропогенным регулированием уровня, который не в полной мере соответствует требованиям рыбного хозяйства. Несвоевременное обводнение и осушение нерестовых и выростных местообитаний не способствует эффективному нересту и выживанию молоди. Периодические волновые и ледовые воздействия на дно литоральных и сублиторальных участков на фоне непредсказуемо меняющегося уровня приводят к взмучиванию и эрозии донного субстрата, что препятствует зарастанию мелководий макрофитами и лимитирует продукцию кормовых беспозвоночных на этих местообитаниях.

**Таблица 11.5.** Соотношение (%) молоди рыб различных видов в уловах мальковой волокушей на мелководьях Рыбинского водохранилища в разные годы.

| Вид              | 1950-е | 1960-е | 1970-е | 1980-е | 1990-е | 2000-е | 2010-е |
|------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| Окунь            | 38     | 9      | 14     | 23     | 17     | 27     | 13     |
| Плотва           | 19     | 53     | 63     | 43     | 42     | 29     | 39     |
| Густера          | 11     | 16     | 5      | 3      | 5      | 15     | 11     |
| Судак            | 10     | <1     | <1     | –      | <1     | <1     | <1     |
| Лещ              | 8      | 7      | 8      | 18     | 13     | 10     | 15     |
| Ерш              | 4      | <1     | <1     | <1     | <1     | <1     | <1     |
| Уклейка          | 3      | 7      | 5      | >1     | 7      | 2      | 13     |
| Язь              | 2      | 3      | 1      | 9      | 6      | 4      | 4      |
| Синец            | 2      | <1     | 2      | <1     | 3      | <1     | <1     |
| Щука             | 1      | <1     | <1     | <1     | 1      | 3      | 1      |
| Елец             | 1      | 4      | 1      | 1      | 2      | 1      | 2      |
| Щиповка          | <1     | <1     | <1     | <1     | <1     | 1      | <1     |
| Налим            | <1     | <1     | –      | –      | <1     | <1     | –      |
| Ряпушка          | <1     | <1     | –      | –      | –      | –      | –      |
| Пескарь          | <1     | <1     | <1     | –      | –      | <1     | <1     |
| Корюшка          | <1     | <1     | <1     | –      | –      | –      | –      |
| Жерех            | <1     | <1     | <1     | <1     | 2      | <1     | <1     |
| Голавль          | <1     | <1     | <1     | <1     | <1     | 1      | 1      |
| Красноперка      | <1     | –      | –      | –      | –      | –      | <1     |
| Белоглазка       | <1     | –      | –      | –      | –      | –      | –      |
| Чехонь           | <1     | –      | <1     | –      | <1     | –      | –      |
| Линь             | <1     | –      | –      | –      | –      | –      | –      |
| Подуст           | –      | <1     | –      | –      | –      | –      | –      |
| Вьюн             | –      | –      | –      | <1     | <1     | –      | –      |
| Быстрянка        | –      | –      | –      | –      | <1     | –      | –      |
| Бычокцутик       | –      | –      | –      | –      | –      | 1      | <1     |
| Бычокподкаменщик | –      | –      | –      | –      | –      | <1     | –      |
| Тюлька           | –      | –      | –      | –      | –      | <1     | –      |
| Гольян           | –      | –      | –      | –      | –      | 5      | <1     |
| Сом              | –      | –      | –      | –      | –      | –      | <1     |

**Прибрежная молодь.** Превращение мелководий в песчаные пляжи привело к значительному снижению их продуктивности. Например, сейчас биомасса планктона на них не превышает 3–6 г/м<sup>3</sup> (Лазарева, 2010 а), тогда как среди водной растительности она достигала 40 г/м<sup>3</sup> (Столбунова, 1976). Ухудшение условий нагула и мозаичность заросших участков литорали привели к снижению численности молоди, неравномерному ее распределению вдоль побережья и уменьшению разнообразия в прибрежных скоплениях. На долгие годы исчезли из уловов виды, существование которых тесно связано с заросшими участками мелководий: карась, линь и красноперка (табл. 11.5). С исчезновением остатков древесной растительности в прибрежных скоплениях молоди практически перестал встречаться судак. Доминирующим остается семейство карповых, второе место занимают куневые. Доля прочих видов в прибрежных скоплениях молоди составляет <1% (табл. 11.5).



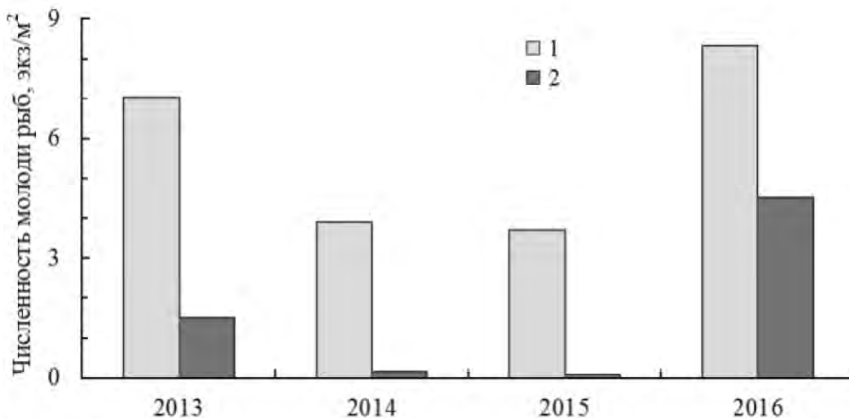
**Рис. 11.1.** Численность молоди рыб ( $N$ , экз./м<sup>2</sup>) в разных прибрежных биотопах Рыбинского водохранилища. 1 – открытая литораль водохранилища, 2 – мелководья с разреженными зарослями макрофитов, 3 – зарегулированная зона притоков, 4 – устье притоков. Приведено среднее с его ошибкой.

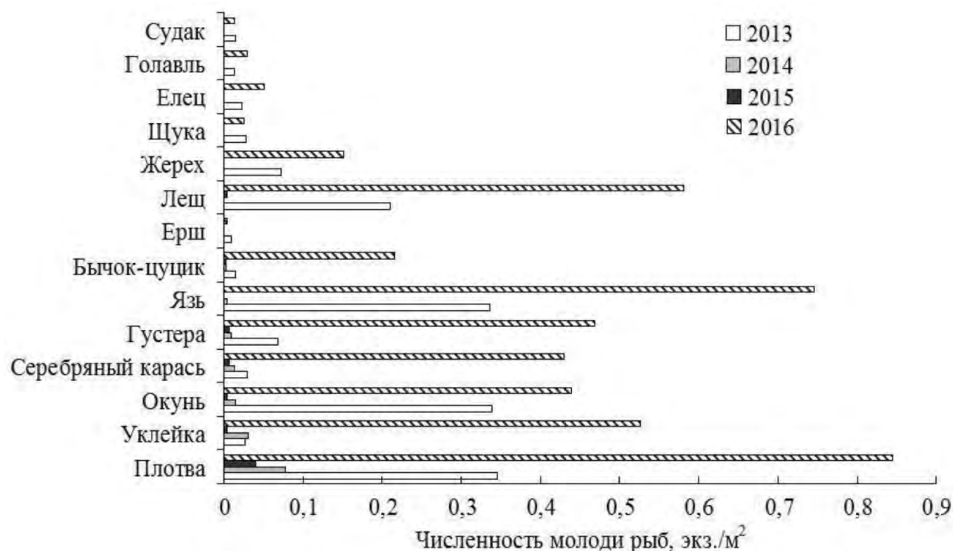
В водохранилище молодь разных видов нагуливается на нерестилищах все лето и отходит от берегов лишь с наступлением осеннего похолодания и снижением уровня (Ильина, 1968; Стрельникова, Столбунов, 2001). Поэтому по распределению молоди можно судить об эффективности нереста в различных биотопах. Максимальная плотность молоди отмечена в устьевой области притоков в зоне выклинивания подпора водохранилища, минимальная – в открытой литорали Главного плеса водохранилища, подверженной влиянию волн (рис. 11.1). Массовыми видами во всех трех биотопах являются плотва и окунь, за ними следуют лещ или густера (табл. 11.6).

**Таблица 11.6.** Соотношение (%) молоди рыб различных видов в уловах мальковой волокушей в различных мелководных биотопах Рыбинского водохранилища.

| Вид               | Прибрежье | Устье реки | Река |
|-------------------|-----------|------------|------|
| Густера           | 37        | 1          | 1    |
| Плотва            | 28        | 38         | 24   |
| Лещ               | 13        | 6          | 6    |
| Елец              | 7         | 3          | –    |
| Язь               | 4         | 14         | 1    |
| Щука              | 4         | 7          | 1    |
| Окунь             | 3         | 25         | 42   |
| Жерех             | 3         | <1         | <1   |
| Уклейка           | 1         | 1          | >1   |
| Щиповка           | 1         | 3          | 0    |
| Голавль           | 1         | 2          | 1    |
| Ерш               | 1         | –          | –    |
| Гольян            | –         | –          | 19   |
| Бычок-пуцик       | –         | 1          | 2    |
| Бычок-подкаменщик | –         | –          | <1   |
| Налим             | –         | –          | <1   |

В устьевых участках водохранилища заметна доля молоди щуки и реофильных видов (голавль и елец). В верховьях рек-притоков видовое разнообразие молоди рыб низкое (2–3 вида) (Столбунов, 2007). По мере приближения к зоне выклинивания вод водохранилища число видов возрастает до 5–11. На участках с медленным течением доминирует окунь, а на каменистых перекатах – гольян, изредка бычки-подкаменщики. В боковых притоках второго и третьего порядка Моложского плеса водохранилища отмечена молодь карповых видов рыб русской быстрянки *Alburnoides bipunctatus rossicus* (Bloch, 1782) и верховки (Столбунов, Столбунова, 2003).

**Рис. 11.2.** Численность молоди рыб (экз./м²) в разных прибрежных биотопах Рыбинского водохранилища. 1 – зарегулированная зона притоков, 2 – открытая литораль. Годы: 2013 и 2016 – многоводные; 2014 и 2015 – маловодные.



**Рис. 11.3.** Численность молоди рыб (экз./м<sup>2</sup>) разных видов в уловах мальковой волокушей на прибрежных мелководьях Рыбинского водохранилища. Годы: 2013 и 2016 – многоводные, 2014 и 2015 – маловодные.

На качественный и количественный состав молоди в прибрежных скоплениях значительное влияние оказывают водность и уровенный режим водохранилища. В многоводные годы общая численность молоди во всех биотопах выше в 2–3 раза по сравнению с маловодными (рис 11.2). При этом увеличивается обилие каждого вида без исключения (рис. 11.3), его максимум отмечен в прибрежной зоне. В маловодные годы плотность скоплений молоди выше в речных биотопах, чем в прибрежной зоне водохранилища. Подобная тенденция связана с тем, что в годы с низким уровнем наполнения водохранилища площадь нерестилищ с залитой растительностью становится недостаточной. Поэтому производители фитофильных видов рыб в большей степени используют нерестилища в притоках.

Кроме того, в маловодные годы из фитофильных рыб более успешно нерестятся виды с поздним нерестом (густера и уклейка), поскольку к началу их нереста успевает появиться свежая подводная растительность, которую они используют в качестве нерестового субстрата. Для рано нерестующих видов (щука, синец и язь) условия нереста в маловодный год крайне неблагоприятны из-за отсутствия достаточного количества залитой прошлогодней растительности, поэтому в такие годы пополнение этих видов бывает малочисленным. Исключение составляют окунь и плотва, поскольку они менее требовательны к качеству субстрата.

В 2000-е годы в контрольных уловах вновь появились карась, линь и красноперка (табл. 11.5). Наблюдается увеличение численности молоди карповых, что связано с некоторым улучшением условий нереста (потепление и относительно благоприятный уровенный режим) и со снижением

количества хищников в результате высокой интенсивности промысла и браконьерства. Ситуация, сложившаяся в 2000-е годы, изменилась в 2014–2015 гг. Эти два года оказались чрезвычайно маловодными, что негативно сказалось на эффективности нереста фитофильных рыб (рис. 11.2). Уровень воды в период нереста был на 1.8 м ниже НПУ, в результате нерестилища фитофилов в литорали водохранилища практически отсутствовали, и нерест наблюдался только в зарегулированной зоне притоков. Это привело не только к значительному снижению численности выклюнувшейся молоди, но и к изменению ее видового состава (рис. 11.2). В уловах доминировали виды, малотребовательные к качеству нерестового субстрата (плотва и окунь), или такие, которые нерестятся в конце мая – начале июня, когда появляется свежая растительность, на которую они откладывают икру (уклея и серебряный карась). Молодь других фитофильных видов (щука, лещ, язь) практически отсутствовала в уловах.

Летование мелководий в течение всего вегетационного периода 2014–2015 гг. привело к развитию на осушенных участках относительно плотных зарослей прибрежноводной растительности. В 2016 г. после длительного летования уровень водохранилища в нерестовый период достиг НПУ, и все фитофильные виды рыб произвели высокоурожайные пополнения, которые значительно превосходили по численности поколения, появившиеся в 2013 г. (рис. 11.3).

Результат этого анализа показывает, что длительное летование (в течение всего вегетационного периода) может привести к увеличению эффективности нереста фитофильных рыб. Это может стать решением проблемы с нерестом фитофилов в маловодные периоды, когда водных ресурсов не хватает для ежегодного наполнения водохранилища до НПУ, но реально накопить воду для заполнения водохранилища раз в два года.

**Пелагическая молодь.** Сокращение площади прибрежных зарослей, игравших роль нагульных биотопов и укрытий для молоди, привело к тому, что большое количество ранней молоди стало попадать в открытое водохранилище. Основное отличие пелагических скоплений молоди от прибрежных заключалось в присутствии выраженного доминанта, который представлен мелким пелагическим видом (до 1990-х годов – корюшка, в 2000-х годах – черноморско-каспийская тюлька) (табл. 11.7). Исключением стали 1950-е годы на начальном этапе вселения беломорской корюшки (снетка). И вторая половина 1990-х, когда в результате потепления корюшка исчезла, и в пелагиали резко возросла численность карповых (табл. 11.7).

Самой многочисленной (до 40% общей численности) была молодь леща и синца, наряду с ними значительную долю в уловах пелагического трала составляла молодь судака.

В 2000-х большое значение в формировании структуры пелагических скоплений молоди получил новый для водохранилища вид – черноморско-каспийская тюлька. Эта мелкая пелагическая рыба заняла освободившуюся нишу корюшки. Средняя численность тюльки в начале 2000-х годов в уловах пелагического трала составляла  $223 \pm 159$  экз./10 мин. траления или около 90% общей численности скоплений рыб (Экологические проблемы ..., 2001). Тюлька оказалась более сильным конкурентом, чем корюш-

ка. В уловах пелагическим тралом отсутствовала достоверная зависимость численности молоди прочих рыб от количества корюшки ( $r = 0.06$ ;  $p = 0.72$ ), тогда как пики численности тюльки всегда сопровождались достоверным снижением численности молоди других видов ( $r = -0.73$ ;  $p < 0.05$ ), в том числе и молоди судака ( $r = -0.76$ ;  $p < 0.05$ ).

**Таблица 11.7.** Соотношение (%) молоди рыб различных видов в уловах мальковым тралом в пелагиали Рыбинского водохранилища в разные годы.

| Вид        | 1950-е | 1960-е | 1970-е | 1980-е | 1990–1997 | 1988–1999 | 2000-е | 2010-е |
|------------|--------|--------|--------|--------|-----------|-----------|--------|--------|
| Окунь      | 41     | 30     | 24     | 37     | 8         | 5         | 9      | 1      |
| Корюшка    | 17     | 62     | 62     | 48     | 86        | 9         | <1     | <1     |
| Пелядь     | 15     | –      | 2      | –      | –         | –         | –      | –      |
| Плотва     | 13     | 1      | 4      | 2      | 1         | 10        | 8      | 2      |
| Лещ        | 5      | <1     | 2      | 1      | <1        | 23        | 3      | 9      |
| Судак      | 3      | 5      | 3      | 7      | 3         | 19        | 4      | 36     |
| Синец      | 2      | 1      | 1      | 2      | <1        | 20        | 3      | 11     |
| Чехонь     | 1      | <1     | <1     | <1     | <1        | 2         | 1      | 4      |
| Ерш        | 1      | 1      | <1     | <1     | <1        | –         | 2      | <1     |
| Ряпушка    | 1      | 1      | 1      | 2      | 1         | –         | –      | 1      |
| Уклейка    | <1     | <1     | 1      | <1     | <1        | 6         | 2      | 1      |
| Язь        | <1     | –      | <1     | <1     | –         | –         | –      | <1     |
| Густера    | <1     | <1     | <1     | <1     | –         | –         | 1      | <1     |
| Налим      | <1     | –      | –      | –      | –         | –         | –      | <1     |
| Щука       | <1     | <1     | <1     | –      | –         | –         | –      | –      |
| Белоглазка | <1     | <1     | –      | –      | –         | –         | –      | –      |
| Елец       | <1     | –      | <1     | <1     | –         | –         | –      | –      |
| Тюлька     | –      | –      | –      | –      | –         | 6         | 66     | 35     |
| Голавль    | –      | –      | <1     | <1     | –         | –         | –      | –      |

В уловах пелагическим тралом при численности корюшки от 100 до 300 экз./10 мин. траления примесь других видов в среднем составляла  $77 \pm 58$  экз. на 100 экз. корюшки, при доминировании тюльки –  $41 \pm 28$  экз. на 100 экз. тюльки. При уловах от 300 до 700 экз./10 мин. траления этот показатель в «корюшковых» скоплениях составил  $34 \pm 18$  экз. на 100 экз. корюшки, а в скоплениях тюльки –  $6 \pm 3$  экз. на 100 экз. тюльки. Лишь в уловах свыше 900 экз. корюшки за 10 мин. траления количество рыб других видов снижалось до единичной встречаемости ( $10 \pm 5$  экз. на 100 экз.).

Следовательно, появление в 2000-е годы тюльки восстановило структуру пелагических скоплений с наличием одного вида-супердоминанта. Более высокая конкурентная способность тюльки послужила одной из причин снижения в скоплениях относительной плотности молоди других видов.

### 11.3. Многолетняя динамика уловов<sup>3</sup>

В 1950–1960 годах, в период первоначального повышения общей продуктивности, в водохранилище наблюдались наибольшие промысловые уловы. В 1954 г. зафиксирован максимальный годовой улов (4314 т), в течение 10

<sup>3</sup> Авторы раздела Ю.В. Герасимов, С.Ю. Бражник и Л.Е. Васюра



последующих лет (до 1965 г.) уловы оставались на стабильно относительно высоком уровне  $3856 \pm 189$  т (табл. 11.8). Показатели промысловой рыбопродуктивности водохранилища составляли около 9.5 кг/га. В уловах доминировал лещ (32% общего улова), за которым следовали судак (13–20%) и плотва (до 10%). Высокие уловы способствовали быстрому развитию промысловой базы. Начиная с 1949 г., масштаб сетного промысла неуклонно возрастал. По данным Л.И. Васильева (1955), в 1949 г. выставляли 495 сетей в месяц, а в 1954 г. – уже 5560. До 1954 г. промысел в зимнее время вели в основном в зоне до 5–7 км от берега, а с 1955 г. эта зона расширилась до 15–18 км, что позволило увеличить добычу рыбы зимой на 120 т, а весной – на 150 т (Рябченков, 1961). В 1953 г. было положено начало применению промыслового тралового лова (Васильев, 1955).

В этот период наблюдался высокий уровень браконьерства, в те годы практически полностью отсутствовала рыбоохрана (Ильина, Поддубный, 1961), тогда как плотность населения по берегам водохранилища была значительно выше современной. Вероятно, пресс браконьерства был не ниже, чем в 1990-е годы, в среднем не менее 40–50% от общего изъятия рыбы. Промысловый лов вели круглый год и не менее 1/3 улова добывали весной в период нереста (Ильина, Поддубный, 1961). С учетом изложенного, в 1954–1965 гг. фактическая рыбопродуктивность составляла около 16–18 кг/га, то есть почти достигла проектной (22 кг/га).

**Таблица 11.8.** Промысловые и фактические уловы рыбы на разных этапах существования экосистемы Рыбинского водохранилища.

| Годы      | Улов*                  |       |                |       |
|-----------|------------------------|-------|----------------|-------|
|           | Промысловая статистика |       | Фактический    |       |
|           | т                      | кг/га | т              | кг/га |
| 1954–1965 | $3856 \pm 189$         | 9.5   | –              | –     |
| 1971–1982 | $2555 \pm 111$         | 5.7   | –              | –     |
| 1983–1989 | $3179 \pm 238$         | 6.8   | $3253 \pm 185$ | 7.1   |
| 1990–1999 | $1674 \pm 83$          | 3.7   | $3245 \pm 267$ | 7.1   |
| 2000–2013 | $1160 \pm 101$         | 2.5   | $1996 \pm 228$ | 4.4   |
| 2014–2015 | 1404                   | 3.1   | 2351           | 5.2   |

**Примечание.** \* Промысловая статистика – улов без учета браконьерства, фактический – расчет улова с учетом браконьерства, прочерк – отсутствие данных.

После 1954 г. уловы стали снижаться, процесс значительно ускорился в середине 1960-х годов. С начала 1970-х экосистема водохранилища вступила в фазу “трофической депрессии” – периода низкой продуктивности. Этот этап продолжался с 1971 по 1982 гг. и характеризовался практически полным разрушением прибрежных затопленных лесов и последовавшим за этим интенсивным размывом затопленных почв на литоральных и сублиторальных участках (Зиминова, Курдин, 1972). В этот период уловы стабилизировались на сравнительно низком уровне  $2555 \pm 111$  т, фактическая рыбопродуктивность водохранилища снизилась до 5.7 кг/га (табл. 11.8).

Наряду со снижением общей продуктивности, не менее важной причиной сокращения запасов рыб было воздействие промысла. Развитая промыс-

ловая база, сформировавшаяся на водохранилище в 1950–1960 гг., продолжала воздействовать на уменьшающиеся запасы основных промысловых видов рыб и существенно ускорила этот процесс. Отсутствие в это время соответствующих методов контроля и прогнозирования допустимых уловов не позволяло адекватно судить об истинном состоянии рыбных запасов. Помимо промысловиков, на нерестилищах добывали рыбу многочисленные браконьеры. Выделение запретных участков на нерестилищах, рекомендованное ИБВВ РАН еще в 1955 г., не дало результата, поскольку охрана этих участков так и не была налажена (Ильина, Поддубный, 1961).

В конце 1970-х гг. началась фаза постепенного повышения трофии водохранилища, которая была связана с вторичным эвтрофированием, вызванным накоплением на дне водохранилища серых илов, богатых легкоусвояемым органическим веществом. Биомасса кормовых организмов на этих илах возросла в 5 раз по сравнению с начальным периодом существования водоема (Баканов, Митропольский, 1982; Ривьер, 1998; Экология фитопланктона..., 1999). Биомасса зоопланктона увеличилась с  $0.54 \pm 0.07$  г/м<sup>3</sup> в 1970-е до  $1.61 \pm 0.28$  г/м<sup>3</sup> в 1980-е годы (Лазарева, 2010 а). Приток биогенных веществ антропогенного происхождения только усилил этот естественный процесс (Экология фитопланктона..., 1999; Экологические проблемы..., 2001; Копылов, Косолапов, 2008; Лазарева, 2010 а). Об этом свидетельствует динамика обилия фитопланктона, зоопланктона и зообентоса (Баканов, Митропольский, 1982; Ривьер, 1998; Экология фитопланктона ..., 1999; Лазарева и др., 2001; Экологические проблемы..., 2001; Лазарева, 2005).

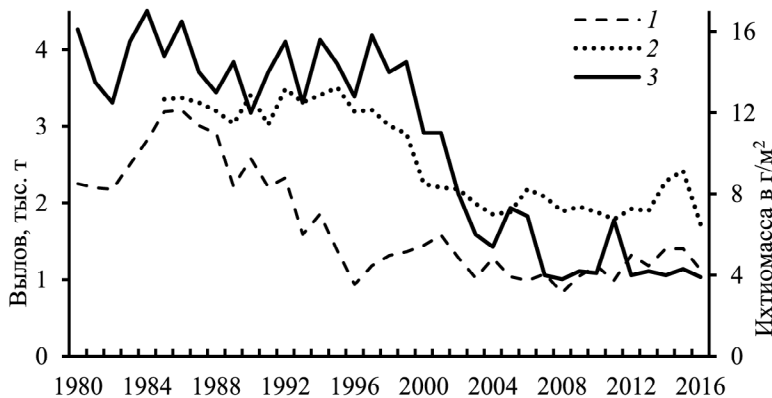
Сочетание этих факторов с сокращением промысловой базы способствовало увеличению численности рыб и последовавшему за ним в 1980-х годах повышению промысловых уловов, которые превысили 3000 т (табл. 11.8). Промысловая рыбопродуктивность несколько увеличилась и достигла 6.8 кг/га, и эта цифра была близка к реальному изъятию, поскольку в рассматриваемый период наблюдался самый низкий уровень браконьерства. Водохранилище и его притоки охраняли более 100 сотрудников рыбоохраны. Поэтому общий объем ( $3253 \pm 111$  т) изъятия рыбы из водоема ненамного превышал официальные данные, а промысловая рыбопродуктивность составляла 7.1 кг/га (табл. 11.8). В этот период, несмотря на повышение уловов, промысловая база оставалась относительно постоянной. Лов производили рыболовецкие колхозы, в которых суммарное количество рыбаков не превышало 200–250 человек. В эти годы количество выставленных промысловых сетей сохранялось на уровне 10–12 тыс. шт.

Сравнительно стабильное состояние промысла, благоприятные условия нереста, хорошая кормовая база и повышение температуры воды, вызванное потеплением климата, положительно сказались на урожайности поколений большинства массовых фитофильных видов. В перспективе в 1990-е и 2000-е годы это должно было способствовать улучшению состояния популяций основных промысловых рыб и обеспечивать в течение длительного времени стабильные уловы в объеме ~3 тыс. т. в год.

Однако в дальнейшем влияние природных факторов (эволюция экосистемы, изменение климата), во многом определявших динамику численности промысловых рыб в предшествующие годы, перестало быть решающим

(Рыбы Рыбинского..., 2015). С 1991 г. начался развал системы государственного лова рыбы, что привело к образованию аморфной слабоуправляемой структуры из множества частных предприятий, количество которых на водохранилище в 1990-х годах доходило до 150, а число рыбаков в них – до 600–700 человек. Количество промысловых сетей возросло до 35 тыс., то есть с 1990 по 2002 гг. число рыбаков, официально занимающихся промыслом, возросло до уровня середины 1950-х годов, а количество сетей в 4 раза превысило показатель тех лет (Герасимов и др., 2010; Рыбы Рыбинского..., 2015).

В этот период произошло резкое снижение официальных уловов (до  $1674 \pm 83$  т), не связанное со снижением запасов рыбы. Достигнутый в 1980-е годы вылов 6.8 кг/га соответствовал предельному уровню допустимого изъятия рыбы из водохранилища на том этапе развития его экосистемы. Анализ ситуации, сложившейся в 1990-х годах, показал, что фактические уловы с учетом нелегального вылова достигли уровня 1980-х гг. ( $3245 \pm 267$  или 7.1 кг/га) (рис. 11.4). Однако в 1980-х гг. промысловая нагрузка распределялась на все основные промысловые виды, а в 1990-е годы интенсивному промыслу подвергались преимущественно популяции коммерчески ценных видов. Промысел фактически перестал использовать запасы мелкого частика (синец, плотва и густера) и перешел на добычу таких видов, как крупный лещ, судак и щука. Как результат, изменилось соотношение рыб промыслового и непромыслового размера в сторону снижения доли крупных особей ( $b = -48.3$ ;  $r = -0.85$ ), что было связано с повышенной промысловой смертностью особей большого размера, представляющих высокую коммерческую ценность (особенно леща). Запасы перечисленных видов выдерживали промысловую нагрузку до конца 1990-х годов, в это время средний уровень общей ихтиомассы оставался относительно постоянным (рис. 11.4).



**Рис. 11.4.** Официальные промысловые уловы (т, 1), фактические промысловые уловы с учетом нелегального изъятия (2) и ихтиомасса ( $\text{г/м}^2$ ) по данным гидроакустических съемок (3) в Рыбинском водохранилище в 1980–2016 гг.

В конце 1990-х – начале 2000-х годов высокая промысловая нагрузка вызвала существенное сокращение запасов и, как следствие, снижение общих

промысловых уловов ( $b = -0.76$ ;  $p = 0.05$ ). Быстрое снижение ихтиомассы в начале 2000-х годов зарегистрировано по данным гидроакустических съемок ( $b = -0.85$ ;  $p = 0.01$ ) (рис.11.4). Впервые за все время (с 1980 г.) использования гидроакустической техники показатель средней ихтиомассы снизился до  $4.5 \pm 1.9$  г/м<sup>2</sup>, тогда как в 1980–1990-х годах средняя ихтиомасса оставалась относительно стабильной ( $b = -0.03$ ;  $p = 0.52$ ) и составляла в среднем  $14.2 \pm 1.1$  г/м<sup>2</sup>. В результате снижения рыбных запасов официальные средние промысловые уловы в этот период упали до самого низкого уровня ( $1160 \pm 101$  т или 2.5 кг/га) за все время существования водохранилища, фактические уловы составили  $1996 \pm 228$  т или 4.4 кг/га.

Возникла существенная разница между официальными и фактическими уловами (рис. 11.5), обусловленная резким увеличением нелегальной промысловой нагрузки в начале 1990-х годов. Этому способствовало очередное решение о реорганизации рыбоохраны, которое на Рыбинском водохранилище привело к 10-кратному сокращению количества инспекторов. С 2000-х годов промысел на водохранилище имеет фактически нерегулируемый характер и отличается чрезвычайно высоким объемом нелегального изъятия рыбы. Кроме реального браконьерства, значительную долю нелегально добытой рыбы составляет часть уловов ценных видов, которую не декларируют официальные рыбаки и реализуют ее через теневую торговлю (Рыбы Рыбинского..., 2015). Поэтому в настоящее время официальная рыбопромысловая статистика не дает представления о величине реальных промысловых уловов, которые в современных условиях существенно превышают официальные данные (рис. 11.5).

Снижение промысловых уловов в начале 1990-х годов (официальная промысловая статистика) обусловлено не уменьшением запасов рыбы, а сокращением промысловиками значительной части улова (Герасимов и др., 2010; Рыбы Рыбинского..., 2015). Об этом свидетельствовал тот факт, что определенная прямым методом с использованием гидроакустической техники ихтиомасса не показывала тенденции к снижению (рис. 11.4) и не коррелировала с промысловыми уловами ( $r = -0.04$ ), тогда как с уловами исследовательским тралом наблюдали значимую корреляцию ( $r = 0.47$ ,  $p < 0.05$ ).

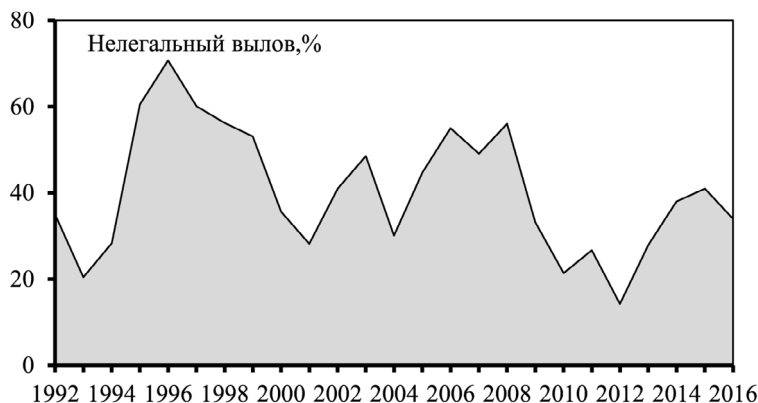


Рис. 11.5. Доля нелегального вылова рыбы в Рыбинском водохранилище в 1992–2016 гг.

Некоторое увеличение легальных и нелегальных уловов при неизменной ихтиомассе произошло в 2014–2015 гг. (табл. 11.8, рис. 11.4). В эти два года среднегодовой уровень воды водохранилища был более чем на 1 м ниже среднемноголетнего за последние 10 лет (см. главу 2). При этом в течение трех месяцев (декабрь–февраль), за которые промысловики добывают ~50% годового улова, уровень водохранилища был на 1.5 м ниже среднего многолетнего. Это привело к осушению дополнительно 700 км<sup>2</sup> мелководий. Зимовальные скопления рыбы сконцентрировались в наиболее глубоких участках водоема – на прирусловой пойме и русле затопленных рек, что увеличило плотность скоплений и, соответственно, эффективность их облова. В результате только официальные промысловые уловы за эти три месяца 2014–2015 гг. составили 890 т, что на 230 т (на 30%) выше среднего за последние 15 лет. А суммарные годовые уловы в это время превысили 1400 т/год. Данные зимы 2015–2016 гг. подтверждают определяющее значение уровня наполнения водохранилища для объема уловов. В эту зиму уровень оказался близок к среднемноголетнему, и промысловые уловы снизились до значений (623 т), сходных со средним за 2000–2010 гг. Годовой улов 2016 г. (1131 т/год) соответствовал среднему для периода 2000–2013 гг. и был ниже, чем в 2014–2015 гг.

1990-е и 2000-е годы вследствие высокой селективности промысла, направленного на вылов коммерчески ценных видов, самое сильное снижение запасов наблюдали у леща, судака и щуки. Объективность этих данных подтверждена тем, что сократились не только их промысловые уловы, но и уловы учетными орудиями ( $b = -4.14$ ;  $p = 0.05$ ). В последние годы существенно снизились показатели среднего возраста и размера особей леща в исследовательских уловах. Возрастные группы старше 7–10 лет, составлявшие в прежние годы значительную часть уловов, в настоящее время представлены крайне небольшим количеством особей, а основу промыслового стада составляют особи младших возрастов и, соответственно, меньших размеров. Произошло омоложение нерестового стада леща, средний возраст производителей на нерестилищах снизился с 11.3 до 6.9 лет. Соотношение полов изменилось в сторону существенного преобладания самцов, ранее оно было близко к 1:1.

У судака в исследовательских уловах, как и у леща, существенно снизились показатели среднего возраста и размера особей. Возрастные группы старше 8 лет и длиной >50 см, составлявшие в прежние годы значительную часть уловов, сейчас представлены крайне небольшим количеством особей. Наблюдавшееся ранее соотношение полов (близко к 1:1), изменилось в сторону некоторого преобладания самцов. Если у леща под воздействием промысла произошло омоложение нерестовой части популяции, то у судака с 1980-х годов увеличился средний возраст производителей (с 4.7 до 6 лет), возраст достижения половозрелости (с 2.8 до 5.6 лет) и средний возраст неполовозрелой части популяции (с 2 до 3.3 лет). Причина указанных различий в том, что у леща высокую коммерческую ценность представляют только особи крупного размера, которых изымают в первую очередь. У судака ценны также особи, едва достигшие промысловых размеров. Как результат, в последние годы преимущество получили наиболее тугорослые, поздно

созревающие особи судака. Наличие подобных особей в популяции отмечали в прошлые годы на более ранних этапах существования водохранилища (Барсуков, 1959; Поддубный, 1971). Кроме того, чрезмерная промысловая нагрузка начала сказываться на эффективности нереста судака. Исследования в районах его основных нерестилищ показали, что количество скатывающейся с них молоди уменьшилось почти в 30 раз по сравнению с 1990 г. В пелагических нагульных скоплениях на удаленных от нерестилищ участков ее численность уменьшилась в 44 раза.

Сходная ситуация сложилась в популяции щуки водохранилища. В последние годы существенно снизились показатели среднего возраста и размера особей в исследовательских уловах. Размерный ряд стал заметно уже за счет исчезновения крупных размерных классов. Поскольку у щуки, как и у судака, высокой коммерческой ценностью обладают как крупные особи, так и не достигшие промысловых размеров, то увеличился средний возраст производителей (с 3.3 до 4.2 лет) и возраст полового созревания щуки (с 2 до 3 лет).

Таким образом, запасы основных промысловых рыб Рыбинского водохранилища имеют устойчивую тенденцию к снижению, в последние годы обусловленную в первую очередь промысловой нагрузкой. Это подтверждено характерными изменениями популяционных показателей промысловых рыб. Популяция леща характеризуется значительным омоложением, что, как правило, определяется интенсивным выловом (Никольский, 1961). У судака и щуки, испытывающих еще большую промысловую нагрузку, снижается запас и урожайность пополнения. В отличие от леща, омоложение в популяциях этих видов выражено не столь явно, что вызвано высокой коммерческой ценностью даже неполовозрелых особей, массовый отлов которых (особенно рыбаками-любителями) происходит уже в возрасте 2+ ... 3+. При высокой промысловой нагрузке на неполовозрелую часть популяции ее омоложения не происходит даже при значительном перелове, а в некоторых случаях может приводить даже к старению (Монастырский, 1952; Никольский, 1961).

Иная ситуация наблюдается у синца и плотвы – наиболее массовых промысловых видов рыб водохранилища. Относительно низкая коммерческая ценность не способствует их массовому изъятию. У синца произошло снижение промысловых уловов, однако уловы учетным тралом, напротив, возросли. Причины снижения промысла синца и плотвы связаны, вероятно, не со снижением их запасов, а с переориентацией промысла на более ценные виды. Так, средний процент освоения квот на вылов синца за последнее десятилетие составил ~65%, плотвы – 70%. В 2008 г. квота на вылов синца была освоена лишь на 48%, плотвы – на 39%. Некоторая тенденция к увеличению вылова этих видов наметилась после 2010 г., что связано со значительным снижением запасов и, соответственно, уловов более ценных видов. На отсутствие чрезмерного промыслового изъятия синца и плотвы указывает иная динамика популяционных показателей по сравнению с таковой леща, судака и щуки. У них практически не изменилась средняя длина тела, возрастная и половая структура популяций, достоверно увеличились масса и возраст особей в уловах. В уловах синца

и плотвы сохраняется значительное преобладание самок (Рыбы Рыбинского..., 2015).

Современный период, характеризующийся нерегулируемым промыслом, чрезвычайно высоким объемом нелегального изъятия рыбы и значительным снижением запасов промысловых видов, совпал с прогрессирующим потеплением климата, приведшем к значительному росту температуры воды водохранилища (см. главу 2). Значимые последствия воздействия потепления на популяционные показатели рыб, населяющих водоемы умеренной и северной зон, показаны в работах (Wrona et al., 2006; Rijnsdorp et al., 2009). В Рыбинском водохранилище к видам, быстрое снижение запасов которых обусловлено повышением температуры воды, относятся налим и корюшка (Рыбы Рыбинского..., 2015). Популяция налима испытывала совместное отрицательное воздействие потепления и интенсивного промысла. Корюшку вылавливали в незначительном количестве, промысел фактически не оказывал влияния на состояние ее запасов.

Уловы налима в водохранилище в начале 1960-х годов достигали 500 т/год, в них встречались особи возрастом до 11 лет. В 1990–2002 гг. его уловы снизились с 200 до 50 т. С 2009 г. промысловые уловы налима начали вновь увеличиваться, но при этом произошло снижение показателей линейного и весового роста, что характерно и для других холодноводных видов рыб (Rijnsdorp et al., 2009). В 2009 г. нерестовое стадо налима состояло из особей только шести возрастных групп, доминировали по численности особи в возрасте трех–четырёх лет (поколения 2005–2006 гг.). После аномально жаркого лета 2010 г. запасы налима резко сократились и в настоящее время находятся на очень низком уровне.

По утверждению большинства исследователей, корюшка (снеток) в Рыбинском водохранилище проникла по р. Шексна из Белого озера Вологодской обл. (Васильев, 1951; Поддубный, 1971; Иванова, 1982). Первые сведения о ее находке в водохранилище датированы 1943 г., заметный рост численности популяции отмечен с 1944 г. (Васильев, 1950), а в 1951 г. зарегистрирован рекордный улов (250 т). В 1980-е годы запасы корюшки в водохранилище увеличивались (Рыбы Рыбинского..., 2015). В маловодном 1996 г. при аномально низком уровне обсохли все нерестилища корюшки. Для этого короткоциклового псаммофила с однократным нерестом его пропуск привел к практически полному исчезновению популяции. В последующем в уловах пелагического трала вид стал встречаться единично. Потепление климата не способствовало восстановлению популяции этого холодноводного вида, и в первой половине 2000-х он полностью исчез из уловов пелагического трала по всей акватории водохранилища.

Периодическое появление корюшки в верховьях Шекснинского плеса водохранилища указывает на реальную возможность восстановления ее популяции за счет пополнения из Белого озера (Шекснинского водохранилища). Однако местообитания корюшки в Рыбинском водохранилище с начала 2000-х годов заняты тепловодным вселенцем – черноморскокаспийской тюлькой. В будущем исход конкурентных взаимоотношений холодноводного снетка и тепловодной тюльки будет зависеть, очевидно, от вариаций термического режима водохранилища.

Требуется дальнейшего исследования реакция популяции щуки на потепление. Изучение пространственного распределения щук различных размерно-возрастных групп водохранилища показало, что наиболее крупные из них предпочитают глубоководные участки с более низкой температурой воды. Потепление в 2000-е годы привело к прогреву толщи воды водохранилища, что значительно повлияло на характер роста крупных щук. Кроме того, изучение структуры их осевого скелета показало, что соотношение мало- и многопозвонковых фенотипов у сеголеток зависит от температуры воды в первые дни эмбрионального развития и сохраняется в последующий период их жизни. Среди наиболее крупных хищников, которые встречаются на глубоководных участках водохранилища, большинство особей многопозвонковые (61–62 позвонка). Результаты исследований позволяют предположить, что при развитии икры щуки в более теплой воде доля многопозвонковых особей может уменьшиться, что приведет к снижению численности пополнения глубоководной части популяции.

Потепление климата оказало заметное влияние на некоторые другие виды рыб. Так, у судака оно привело к существенным негативным изменениям условий питания – появилась проблема с переходом ранней молоди судака на питание рыбой. У тюльки отношение длины к высоте тела 3.3, а у корюшки 6.4, поэтому тюлька оказалась менее доступна для молоди судака, чем корюшка. В период доминирования корюшки в пелагиали водохранилища сеголетки судака, перешедшие на хищное питание в первый год жизни, составляли 30–87%, в их желудках наряду с корюшкой регистрировали молодь еще четырех видов: уклей (*Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758)), плотвы, окуня и синца (Романова, 1958; Иванова, 1966; Половкова, Халько, 1981). В 2000-е годы доля перешедших на хищное питание сеголетков судака не превышала 10%, а жертвы были представлены только двумя видами (80% составляла тюлька и 20% сеголетки окуня). Причиной послужило ускорение роста потенциальных жертв и, как следствие, снижение их доступности для сеголетков судака. Осенью 2010 г. после аномально жаркого лета перешедшая на хищное питание молодь судака вообще не отмечена в исследовательских ловах. Это привело к снижению темпа роста и, повидимому, выживаемости неполовозрелой части популяции судака.

Потепление повлияло также на обеспеченность пищей крупного судака. В 1980-е годы темп роста половозрелого судака достиг максимума. В этот период наблюдалась самая высокая плотность пелагических скоплений корюшки и молоди основных кормовых видов. В спектре питания судака по количеству съеденных особей 43% составлял окунь, 23% корюшка, 14% ерш и 13% плотва. Во второй половине 1990-х гг. корюшка исчезла, тогда же в пелагических скоплениях существенно снизилась численность молоди окуня. В пелагиали всегда присутствует определенная доля физиологически ослабленной молоди окуня, для которой вероятна естественная убыль. В годы с обычным термическим режимом доля таких особей в июне достигает 33%, в июле – 11%, а в годы с жарким летом их встречаемость резко возрастает (Халько и др., 1985). Причина появления таких особей, вероятно, та же, что и у судака. Это сложность с переходом сеголетков окуня



на хищное питание, которая возрастает в годы с повышенной температурой воды из-за ускорения темпа роста потенциальных жертв. Потепление могло стать основной причиной снижения численности молоди окуня в пелагических скоплениях водохранилища.

На вторую половину 1990-х годов приходится резкое снижение численности ерша (Герасимов, Новиков, 2001). Гибель ерша ежегодно совпадает по срокам с периодом массового отмирания водорослей, вызывающих интенсивное цветение воды водохранилища. Поэтому в качестве основной причины гибели принято считать уменьшение содержания растворенного кислорода в придонном слое воды, вызванного гниением оседающих на дно отмерших водорослей. Увеличение интенсивности цветения связывают с повышением температуры воды (см. главу 6). В августе 2016 г. общая масса погибших особей составила 48 т (наш расчет по плотности мертвых особей на поверхности водохранилища). Это в три раза больше, чем максимальный промысловый улов этого вида (16 т), который был зарегистрирован в 1984 г.

Снижение численности основных кормовых видов привело к изменению спектра питания судака. В 2000-е годы основу его питания составляла тюлька (до 50%), низкой была доля молоди окуня (28%) и, особенно, ерша (2%). С начала 2000-х в питании судака появилась собственная молодь, в пищевом комке некоторых особей ее доля достигала 40%. Уровень потребления собственной молоди судаком может служить показателем условий нагула (Остроумов, 1959; Барсуков, 1959). Рост потребления собственной молоди указывает на ухудшение условий питания половозрелого судака. Однако изменение спектра питания судака фактически не повлияло на его численность, поскольку в настоящее время велика численность других доступных жертв – молоди карповых (уклейка, плотва, синец) и тюльки.

Вызванное потеплением изменение условий питания повлияло на внутривидовую структуру плотвы водохранилища. Из-за ухудшения кислородного режима произошло значительное снижение численности двусторчатого моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Лазарева и др., 2016), который является основным объектом питания крупной плотвы. Как результат, в последние годы отмечено уменьшение численности моллюсковой части популяции плотвы, обладающей высоким темпом роста. На другие промысловые виды потепление климата пока не оказало заметного негативного влияния. Не зарегистрировано лимитирующего воздействия потепления на численность популяций плотвы, щуки и судака. Таким образом, основные негативные изменения в популяциях промысловых видов рыб водохранилища в 1990–2000-х годах вызваны исключительно воздействием высокой промысловой нагрузки при отсутствии эффективного регулирования вылова. Если бы интенсивность промысла во второй половине 1990-х и 2000-х годах сохранялась на уровне 1980-х, то по нашим оценкам реальный вылов мог составить 3500 т/год (~8 кг/га) без вреда для популяций промысловых рыб.

**Заключение.** В 1990-е годы после распада СССР на долговременные процессы формирования и функционирования рыбной части сообщества Рыбинского водохранилища значительное влияние оказало кардинальное

изменение социально-экономических условий. К концу 1990-х реальные объемы изъятия рыбы в результате нелегального промысла превысили производственные возможности популяций основных промысловых видов, в начале 2000-х их запасы и уловы резко сократились. В настоящее время с учетом нелегального вылова уловы не превышают 2500 т/год, официальные данные <1500 т/год. Произошло значительное изменение качественного состава уловов, в которых существенно сократилась доля наиболее ценных в коммерческом отношении видов (судак и щука). Лещ – основной промысловый вид до 2000-х годов – уступил свое первенство синцу.

Изменения в рыбном хозяйстве страны в 1990-е годы усугубили воздействие естественных негативных факторов, сформировавшихся в экосистеме водохранилища, таких как: недостаточная обеспеченность фитофильных рыб нерестилищами и выростными местообитаниями, низкий трофический потенциал открытой литорали. Эти факторы лимитировали рыбопродуктивность водохранилища в предшествующие десятилетия и продолжают ограничивать ее в настоящее время.

#### 11.4. Паразиты рыб<sup>4</sup>

До создания Рыбинского водохранилища в списках паразитов рыб Верхней Волги преобладали реофильные виды (Богданова, Никольская, 1965). Тем не менее, постоянная паразитофауна в этом водохранилище начала формироваться за счет сравнительно лимнофильных или эврибионтных паразитов тех рыб и беспозвоночных животных, которые уже обитали в бассейнах рек Волги, Мологи и Шексны (Изюмова, 1977). Например, в 1950-х годах наиболее заметно увеличилась численность цестоды *Eubothrium rugosum* (Batch, 1786), относящейся к арктическому пресноводному фаунистическому комплексу. Ее дефинитивный хозяин налим, основные промежуточные хозяева – ерш и окунь. Расширение ареалов пресноводных рыб относительно редко сопровождалось быстрым изменением ареалов ассоциированных с ними паразитов. Так, при расселении в водохранилище белозерского снетка и ряпушки были отмечены только отдельные виды северных паразитов: цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) и *Triaenophorus crassus* (Forel, 1868), нематода *Cystidicola farionis* (Fisher, 1798), рачок *Argulus coregoni* (Thorell, 1864).

К началу XXI века многие северные виды гельминтов постепенно переходят в категорию редких. Например, зараженность ряпушки плероцеркоидами *Triaenophorus crassus* не превышает 16%, в отдельные годы снижается <4% (Тютин, 2003). Встречаемость у молоди окуня плероцеркоидов *Eubothrium rugosum* снизилась до 0.4% (Тютин, Валтонен, 2003). Более успешными оказались некоторые южные виды паразитов-вселенцев, первые из которых появились в водохранилище еще в 1970-х годах. До настоящего времени сохраняется высокая (до 100%) встречаемость пиявки *Caspiobdella fadejewi* (Epstein, 1961), массово поражающей жабры взрослого леща (Лапкина и др., 2002). Во всех плесах водохранилища в кишечни-

<sup>4</sup> Авторы раздела А.В. Тютин и В.И. Княшко

ках моллюскоядных карповых рыб регистрируется *Aspidogaster limacoides* (Diesing, 1834) (Жохов, 2001). Это связано со способностью данного гельминта завершать жизненный цикл непосредственно в двустворчатом моллюске *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), плотность популяции которого в водоеме была относительно высокой в 2000–2004 гг. (Тютин и др., 2005; Тютин и др. 2008; Пряничникова и др., 2011). К 2005–2007 гг. встречаемость *Aspidogaster limacoides* у этого вида дрейссенид выросла с 1.4% до 1.8–5.1%. В то же время отмечен рост вариабельности встречаемости ассоциированных с *Dreissena polymorpha* трематод: *Bucephalus polymorphus* (Baer, 1827) (от 0.7 до 0.9–2.2%), *Phyllodistomum folium* (Olfers, 1926) (от 1.6 до 0.4–2.0%). Это частично связано с натурализацией в южной части водохранилища бугской дрейссены *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897), оказавшейся не восприимчивой к заражению перечисленными гельминтами.

Повышение среднегодовых значений температуры создало предпосылки для появления в водохранилище теплолюбивых эктопаразитов рыб. Примером этого может служить распространение у молоди местных карповых рыб североамериканской инфузории *Ambiphrya ameiuri* (Thompson, Kirkegard et Jahn, 1946) (= *Riboscyphidia macropodia* (Davis, 1947)). Если в 1989–2001 гг. эта инфузория встречалась только у сеголеток леща, густеры и плотвы в защищенном побережье Волжского плеса (Тютин, 2002), то уже к 2006 г. ее отмечали у молоди синца, уклеи, золотого карася, язя при высокой (до 35%) средней встречаемости (Тютин и др., 2007). В качестве нового хозяина амбифрии был зарегистрирован расселившийся в этот период в южной части водоема пресноводный трубконосый бычок *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814). Из числа узкоспецифичных эктопаразитов у трубконосого бычка был обнаружен только *Gyrodactylus proterorhini* (Ergens, 1967) (Tyutin et al., 2013).

С 2005 г. постепенно растет зараженность многих рыб несколькими видами трематод, занесенными в Волжский плес водохранилища с черноморским брюхоногим моллюском *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828) (Tyutin, Slynko, 2010; Извекова, Тютин, 2011). После проникновения литоглифа в низовья Волги через Волго-Донской судоходный канал в конце прошлого века показана возможность быстрого увеличения плотности популяций трематоды *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), дефинитивным хозяином которой служат рыбоядные птицы (Бисерова, 2005). По нашим данным, к 2009 г. в условиях Волжского плеса водохранилища зараженность взрослых особей литоглифа спороцистами *A. muehlingi* достигла уровня  $64 \pm 3\%$  с небольшой вариабельностью в двух основных размерно-возрастных группах: при высоте раковины 5–7 мм –  $58 \pm 4\%$ , 7–9 мм –  $72 \pm 5\%$ .

Только у одного из >220 экз. литоглифов были найдены спороцисты с короткохвостыми церкариями *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1929). У  $12 \pm 2\%$  особей моллюска присутствовали редии с бесхвостыми личинками *Parasymphylodora markewitschi* (Kulakowskaja, 1947). Заметное изменение ситуации наблюдали только в 2010 г., когда за холодной зимой последовало засушливое лето с низким уровнем воды в водохранилище. В выборке из 163 экз. моллюсков *Lithoglyphus naticoides* встречаемость партенит *Apophallus muehlingi* была очень низкой ( $10 \pm 2\%$ ) по сравнению

с предыдущим годом. В группе мелких моллюсков зараженность снизилась  $<4\%$ , у крупных составила  $19\pm5\%$ . Встречаемость других трематод изменилась в меньшей степени. У  $8\pm2\%$  моллюсков выявлены редии *Parasymphylodora markewitschi*, у  $<1\%$  встречены спороцисты с короткохвостыми церкариями *Nicolla skrjabini*. У трех литоглифов ( $<2\%$ ) были найдены партениты с вилехвостыми церкариями *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929).

По-видимому, более широкое распространение трематоды *Nicolla skrjabini*, для которой одним из дефинитивных хозяев стал массовый в водохранилище окунь, лимитирует непостоянство численности ее промежуточных хозяев – бокоплав *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.) и водяного ослика *Azellus aquaticus* (Linne). Кроме того, у окуня в Волжском плесе были дважды отмечены метацеркарии трематоды *Rossicotrema donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919), партениты которой в выборках моллюска *Lithoglyphus naticoides* пока не найдены.

Значительные межгодовые колебания встречаемости *Apophallus muehlingi* отчасти связаны с включением в сформированную этим гельминтом паразитарную систему одной из рыб-вселенцев – черноморско-каспийской тюльки, ставшей к началу XXI века основным компонентом пелагического сообщества рыб в водохранилище. Тюлька не имеет собственных узкоспецифичных паразитов и образует в водохранилище три основных нерестовых скопления, относительная плотность которых варьирует в разные годы (табл. 11.9). Например, в 2007 г. в Волжском плесе высокий уровень зараженности метацеркариями *A. muehlingi* был отмечен в крупных скоплениях молоди тюльки. Однако на следующий год перешедшая в категорию производителей молодь ушла на нерест в основном в северные и западные участки водохранилища, где постоянные поселения моллюска *Lithoglyphus naticoides* еще не сформировались. Как следствие, в 2008 г. встречаемость метацеркарий *Apophallus muehlingi* у сеголеток тюльки оказалась ниже обычных значений. В 2010 г. по результатам траловых ловов в Волжском плесе водохранилища встречаемость метацеркарий *A. muehlingi* составила  $0.4\pm0.2\%$  у сеголеток тюльки ( $n = 694$ ) и  $0.8\pm0.6\%$  у взрослых особей ( $n = 245$ ), что близко к показателям 2009 г. ( $0.8\pm0.6\%$  у сеголеток  $n = 253$  и  $0.6\pm0.4\%$  у взрослых рыб  $n = 475$ ).

Обычная при натурализации в новом водоеме потеря части специфичных паразитов, как и невысокая восприимчивость к заражению большинством местных гельминтов, иногда дают рыбам-вселенцам преимущество в конкурентных отношениях с представителями аборигенной фауны. Широко специфичные паразиты-вселенцы уже на начальных этапах натурализации могут повлиять на стабильность структуры местных сообществ гидробионтов. В 2010 г. в Волжском плесе водохранилища метацеркарии *Apophallus muehlingi* не обнаружены у уклей, хотя годом раньше они встречались у значительной части рыб этого вида ( $17\pm5\%$ ,  $n = 60$ ). Летом 2011 г. в пелагических скоплениях аборигенных видов рыб наиболее высокая встречаемость метацеркарий *A. muehlingi* выявлена у синца ( $12\%$ ,  $n = 218$ ), заметно ниже она была у трех других массовых видов карповых рыб: уклей ( $2\%$ ,  $n = 131$ ), чехони ( $1\%$ ,  $n = 86$ ) и плотвы ( $0.5\%$ ,  $n = 198$ ).

**Таблица 11.9.** Встречаемость (%) метацеркарий трематоды *Apophallus muehlingi* у сеголеток и взрослых особей тюльки *Clupeonella cultriventris* в Рыбинском водохранилище в 2007–2008 гг.

| Возраст<br>Плес | 2007 г.       |               | 2008 г.        |                |
|-----------------|---------------|---------------|----------------|----------------|
|                 | 0+            | 1+, 2+        | 0+             | 1+, 2+         |
| Моложский       | 0 (358)       | 0 (467)       | 0 (1205)       | 1.5±0.4 (796)  |
| Шекснинский     | 0 (531)       | 0 (62)        | 0 (288)        | 1.4±0.4 (1086) |
| Волжский        | 5±0.5 (2082)  | 0.7±0.3 (965) | 0.3±0.1 (1931) | 1.1±1.1 (88)   |
| Главный         | 0.8±0.4 (624) | 0 (133)       | 0 (874)        | 0.3±0.3 (378)  |

**Примечание.** В скобках – количество (*n*, экз.) исследованных рыб в летне-осенний период.

При экспериментальном заражении молоди карповых рыб личинками трематоды *A. muehlingi* установлено, что в лабораторных условиях можно наблюдать заметные нарушения в поведенческих реакциях мальков, а также отклонения от нормы некоторых биохимических показателей (Извекова, Тютин, 2011; Извеков и др., 2012; Тютин, Извекова, 2013). В частности, в коротком трехсуточном опыте содержание гликогена в мускулатуре мальков серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch, зараженных *A. muehlingi*, составило 0.3±0.03% (сырой массы), при фоновых значениях у незараженных особей 0.24±0.01%. После семи суток голодания рыб этот показатель составил 0.13±0.01% и 0.09±0.01%, соответственно.

Уменьшенный на 20–40% расход гликогена как основного запасного полисахарида рыб может быть следствием пониженной двигательной активности хозяина, вызванной нарушением структуры мускулатуры личинками гельминта. Близкие показатели выявлены у сеголеток ельца в экспериментах продолжительностью до 30 суток. У сеголеток язя и плотвы отличия в содержании гликогена от контрольных особей достигали 65–75%. В природных условиях молодь рыб с высоким уровнем зараженности трематодой более доступна для рыбацких птиц и хищных рыб. Сохранение тенденции к потеплению может существенно увеличить роль паразитарного фактора в экосистеме водохранилища. При отсутствии существенных межгодовых колебаний уровня воды этот процесс в первую очередь затронет группировки карповых рыб в литоральной зоне водоема.

## 11.5. Иммунофизиологическое состояние ихтиофауны<sup>5</sup>

В норме при отсутствии видимых источников загрязнения или инфекций различного генеза (вирусы, бактерии, грибы, паразиты) иммунофизиологическое состояние рыб поддерживается на определенном уровне, соответствующем возрасту, полу и состоянию среды. Основным и наиболее общим механизмом защиты организма и сохранения его гомеостаза является неспецифический иммунитет.

Термин “неспецифический” определяет сходный характер реагирования параметров иммунной системы на различные внешние воздействия. Естественный (врожденный) иммунитет обеспечивают неспецифические

<sup>5</sup> Авторы раздела Е.А. Заботкина и Т.Б. Лапирова

механизмы, клеточное звено которых представлено лейкоцитами, а гуморальное – противомикробной активностью различных тканей и жидкостей организма. Реакция показателей врожденного иммунитета подвержена колебаниям, обусловленным сезоном, возрастом, физиологическим статусом рыб, а также состоянием окружающей среды.

**Таблица 11.10.** Состав лейкоцитов периферической крови костистых рыб Рыбинского водохранилища и его притоков.

| Тип клеток<br>Вид     | Лимфоциты | Моноциты | Гемоцитобласты | Миелоциты | Метамиелоциты | ПЯН       | СЯН     | Эозинофилы |
|-----------------------|-----------|----------|----------------|-----------|---------------|-----------|---------|------------|
| Отр. Окунеобразные    |           |          |                |           |               |           |         |            |
| Окунь                 | 92.1±0.2  | 0        | 4.1±1.0        | 3.3±1.5   | 0             | 0.6±0.0   | –       | –          |
| Судак                 | 93.7±0.7  | 0        | 3.7±1.1        | 2.0±2.8   | 0             | 0.3±0.6   | –       | –          |
| Берш                  | 81.7±4.7  | 0        | 5.3±3.2        | 11.9±2.6  | 0             | 0         | –       | –          |
| Ёрш                   | 90.0      | 2.0      | 0.0            | 1.0       | 7.0           | 0         | –       | –          |
| Тупорылый бычок       | 70.3±4.3  | 2.4±1.2  | 1.9±1.0        | 4.2±2.7   | 9.0±2.5       | 12.1±5.3  | –       | –          |
| Отр. Карпообразные    |           |          |                |           |               |           |         |            |
| Лещ                   | 56.1±5.5  | 0.5±0.5  | 0.5±0.5        | 15.8±4.5  | 16.3±3.5      | 11.3±3.1  | 0.3±0.5 | –          |
| Синец                 | 55.7±7.1  | 2.5±3.5  | 2.5±3.5        | 5.8±1.2   | 20.0±0.0      | 14.7±1.2  | –       | –          |
| Уклея                 | 78.4±12.6 | 1.31±1.7 | 2.70±1.1       | 9.0±5.4   | 6.4±9.6       | 2.1±3.7   | –       | –          |
| Жерех                 | 63.1±17.8 | 2.9±2.2  | 1.6±0.3        | 2.9±2.2   | 15.8±8.2      | 12.8±6.0  | 0.7±1.0 | –          |
| Пескарь               | 51.9±16.8 | 2.2±1.6  | 0.5±0.8        | 3.2±1.4   | 8.17±1.0      | 29.6±14.7 | 2.2±3.1 | 2.2±1.5    |
| Линь                  | 79.1      | 0.0      | 4.5            | 0.0       | 3.0           | 11.9      | –       | 1.5        |
| Язь                   | 64.7±1.6  | 1.8±1.0  | 2.4±0.9        | 9.8±7.0   | 12.3±1.3      | 9.1±7.3   | –       | –          |
| Карась серебряный     | 72.5±1.6  | 0        | 0              | 12.2±1.6  | 10.1±1.6      | 2.1±0.61  | 2.0±0.5 | –          |
| Белоглазка            | 68.8      | 0.6      | 1.9            | 25.3      | 1.3           | –         | –       | 1.9        |
| Голец усатый          | 85.2±3.9  | 1.2±0.8  | 1.5±0.9        | 2.8±0.7   | 3.7±0.9       | 5.3±0.3   | 0.4±0.2 | 0.3±0.1    |
| Щиповка               | 54.9±7.2  | 4.2±1.8  | 6.1±2.3        | 7.3±1.0   | 8.2±6.3       | 17.0±5.6  | 1.2±1.5 | 1.2±1.1    |
| Плотва                | 75.8±5.9  | 1.0±0.5  | 4.0±2.0        | 3.2±1.5   | 6.3±1.5       | 3.2±0.8   | –       | –          |
| Отр. Скорпенообразные |           |          |                |           |               |           |         |            |
| Подкаменщик           | 32.7±3.2  | 3.8±0.8  | 0              | 0         | 28.8±2.5      | 34.6±3.3  | –       | –          |
| Отр. Трескообразные   |           |          |                |           |               |           |         |            |
| Налим                 | 88.7±6.3  |          | 8.8±6.7        | 1.9±0.8   | 0.3±0.6       | 0.3±0.6   | –       | –          |
| Сом                   | 80.0±4.7  |          | 4.9±0.8        | 3.3±2.1   | 13.8±2.5      | 9.8±2.7   | –       | –          |
| Отр. Лососеобразные   |           |          |                |           |               |           |         |            |
| Снеток                | 82.2±5.7  |          | 3.7±0.1        | 11.7±4.9  | 0.9±0.0       | 0         | –       | 1.4±0.7    |
| Пелядь                | 71.8±11.8 |          | 2.7±0.8        | 12.7±7.9  | 3.8±0.7       | 7.0±3.9   | –       | 2.0±0.1    |
| Европейская ряпушка   | 66.7      |          | 0              | 16.7      | 16.7          | 0         | –       | –          |
| Отр. Сельдеобразные   |           |          |                |           |               |           |         |            |
| Тюлька                | 72.6±5.9  | 0.8±1.8  | 2.2±2.2        | 12.5±2.4  | 10.9±5.0      | 1.0±1.4   | –       | –          |
| Отр. Щукообразные     |           |          |                |           |               |           |         |            |
| Щука                  | 88.9±8.9  | 0.3±0.5  | 3.3±3.1        | 5.9±6.1   | 0.5±0.5       | 1.0±0.5   | –       | –          |

**Примечание.** ПЯН – палочкоядерные, СЯН – сегментоядерные нейтрофилы; приведено среднее с его стандартной ошибкой, без ошибки – единичные наблюдения.

В Рыбинском водохранилище в настоящее время обитают 54 вида рыб (Рыбы Рыбинского..., 2015). Гематологические и иммунологические характеристики наиболее полно представлены для леща, плотвы, судака и щуки (Микряков и др., 1990, 2001; Лапирова, Заботкина, 2002, 2005, 2010; Лапирова, Флерова, 2013). В данной главе приведены сведения о состоянии гуморальных и клеточных показателей неспецифического иммунитета 24-х видов рыб водохранилища. К клеточным показателям можно отнести соотношение различных типов лейкоцитов в периферической крови или органах, а также способность их к фагоцитозу.

Согласно теории о плюрипотентной стволовой клетке, все клетки крови имеют единого предшественника (Галактионов, 1995). В периферической крови подобной клеткой считают гемоцитобласт (Иванова, 1983). Лейкоциты рыб представлены агранулоцитами (лимфоциты, моноциты) и гранулоцитами. Незрелые формы гранулоцитов подразделяют на промиелоциты, миелоциты и метамиелоциты, а зрелые клетки по форме ядра – на палочкоядерные и сегментоядерные. В зависимости от характера окраски специфичной зернистости гранулоцитов, а также сродства окраски к определенным типам красителей, у рыб принято выделять нейтрофилы, эозинофилы и базофилы. Периферическая кровь рыб носит преимущественно лимфоидный характер (до 99% у некоторых видов). Гранулоциты представлены, в основном, нейтрофилами разных стадий зрелости. Значительно реже встречаются эозинофилы, еще реже – базофилы (Иванова, 1983; Житенева и др., 2004). К клеткам белой крови относят также тромбоциты, которые у низших позвоночных имеют ядра (Иванова, 1983; Волынкин, 2008).

Более 80% клеток периферической крови судака, берша, окуня, ерша, усатого гольца, налима, сома и щуки представлены лимфоцитами (табл. 11.10). Наименьшая доля этих клеток (<35%) отмечена у ерша и бычка-подкаменщика. Нейтрофилы, представленные в основном миелоцитами, метамиелоцитами и палочкоядерными нейтрофилами (ПЯН), присутствовали в крови всех видов рыб. Они составляли от 3% у судака до 40% у синца. Сегментоядерные нейтрофилы (СЯН) наблюдали только у карпообразных рыб, а эозинофилы – у карпообразных и лососеобразных. Кровь представителей отряда окунеобразных носила выраженный лимфоидный характер, с достаточно высокой долей гемоцитобластов и незрелыми формами нейтрофилов (кроме бычка, у которого отмечено свыше 10% ПЯН). Относительное количество лимфоцитов у карпообразных превышало 50%, у всех видов, кроме линя и серебряного карася, в крови присутствовали моноциты. Доля нейтрофилов (суммарно незрелых и зрелых форм) достигала 30–40% (кроме уклей, линя, гольца и плотвы). У подкаменщика (отр. Скорпенообразные) оказалось высоким (>60%) относительное количество гранулоцитов при низкой доле лимфоцитов. Доля лимфоцитов у лососеобразных составляла 67–83, гранулоцитов – 12–33%. Сходный профиль имела лейкограмма тюльки (отр. Сельдеобразные), тогда как у щуки (отр. Щукообразные) доля лимфоцитов превышала 90%, а гранулоцитов составляла <7%.

Соотношение лейкоцитов зависит от множества параметров, таких как физиологическое состояние, сезон года, характер питания, возраст и состояние окружающей среды. Нельзя сделать однозначного вывода о свя-

зи лейкоцитарной формулы с каким-либо одним из них. Однако можно предположить, что у хищных рыб, а также у видов, более требовательных к концентрации кислорода в воде, кровь носит наиболее выраженный лимфоидный характер. Сравнение современных лейкограмм крови леща из водохранилища с данными конца XX века (Экологические проблемы ..., 2001) показало, что в его периферической крови произошел сдвиг формулы в сторону кратного повышения гранулярных форм клеток.

Анализ доли тромбоцитов в крови показывает значительные ее вариации у представителей всех отрядов (табл. 11.11). У окунеобразных она различалась в три раза: от 21% у окуня до 68% у ерша. У карпообразных – в четыре раза: от 23% у белоглазки до 82% у усатого гольца. Доля тромбоцитов колебалась в пределах 26–46% у лососеобразных, сельдеобразных и щукообразных. Известно, что тромбоциты участвуют в реакции свертывания крови, их содержание положительно коррелирует со временем свертывания крови (Волинкин, 2008). Отсутствуют данные о зависимости их количества от систематической принадлежности рыб, типа их питания или образа жизни. На количество тромбоцитов в крови оказывают действие некоторые токси-каны и комплексное загрязнение среды, при этом их доля может изменяться разнонаправленно (Заботкина и др., 2009; Лапирова, Заботкина, 2010).

**Таблица 11.11.** Доля тромбоцитов в периферической крови некоторых видов костистых рыб Рыбинского водохранилища и его притоков.

| Вид               | Тромбоциты, % | Вид                 | Тромбоциты, % |
|-------------------|---------------|---------------------|---------------|
| Окунь             | 21.2±4.0      | Белоглазка          | 23.0          |
| Судак             | 57.6±9.8      | Усатый голец        | 82.3±3.4      |
| Берш              | 56.2±1.2      | Щиповка             | 57.8±14.1     |
| Ерш               | 68.1±3.6      | Плотва              | 75.2±2.3      |
| Тупорылый бычок   | 42.9±2.5      | Подкаменщик         | 72.5±3.80     |
| Лещ               | 53.7±5.6      | Налим               | 67.9±0.1      |
| Синец             | 71.9±2.5      | Сом                 | 37.1±3.1      |
| Уклея             | 47.3±12.2     | Снеток              | 46.5±1.4      |
| Жерех             | 53.7±6.2      | Пелядь              | 26.5±4.2      |
| Пескарь           | 62.2±3.6      | Европейская ряпушка | 40.0          |
| Линь              | 71.5          | Тюлька              | 46.1±5.4      |
| Язь               | 52.5±20.9     | Щука                | 38.8±9.8      |
| Серебряный карась | 40.0±1.5      |                     |               |

Одним из факторов неспецифического иммунитета, характеризующих устойчивость организма к различного рода инфекциям, является фагоцитоз. Фагоцитоз представляет собой комплекс реакций, направленных на изоляцию чужого от внутренней среды организма. Он основан на способности эукариотических клеток к внутриклеточному пищеварению и является эволюционно наиболее древним неспецифическим клеточным защитным механизмом (Горышина, Чага, 1990).

Реакция фагоцитоза инициируется факторами активации, predisпо-ляющими высвобождение клетками в окружающую среду токсических кислородных радикалов и гидролитических ферментов (Галкин, Демидова, 2007). Основными продуцентами активных форм кислорода (АФК) у мле-



копитающих являются гранулоциты и макрофаги. Наряду с продукцией АФК происходит поглощение кислорода. Комплекс этих реакций получил название респираторного взрыва. Респираторный взрыв происходит вследствие активации НАДФ-оксидазы (фермент плазматической мембраны нейтрофилов) при стимуляции хемоаттрактантами или фагоцитозе (Галкин, Демидова, 2007).

К АФК относят супероксидный анион-радикал, синглетный кислород, гидроксильный радикал и перекись водорода. Одним из инструментов их изучения является реакция восстановления нитросинего тетразолия (НСТ-тест), которая позволяет не только выявить фагоцитирующие нейтрофилы, но и охарактеризовать состояние их ферментных систем. Известно, что нейтрофилы крови человека функционально неравнозначны и по-разному реагируют как на индукцию фагоцитоза, так и на действие различных факторов *in vivo* (Герасимов, Калущкая, 2000; Герасимов, Игнатов, 2001). Механизм фагоцитоза однотипен у беспозвоночных и позвоночных животных, у рыб в нем задействованы также гранулоциты и макрофаги (Ellis et al., 1976; McArthur et al., 1985; Балабанова, 1990; Hirota et al., 1993; Angeles, Meseguer, 1994). Наиболее активно в этом процессе участвуют нейтрофилы, которые в периферической крови в норме у разных видов рыб составляют 5–25% (Finco-Kent, Thune, 1987; Микряков, Балабанова, 1979; Лапирова, Заботкина, 2005).

Сведения об особенностях функциональной активности нейтрофилов костистых рыб в литературе редки. Отмечена видовая специфика в способности клеток генерировать АФК (Макарская, Тарских, 2003). Обнаружено, что спонтанная хемилюминесцентная активность нейтрофилов крови карпа колеблется в пределах 3.9 имп/с, а при стимуляции зимозаном возрастает до 51 имп/с. При воздействии пестицидов активность клеток возрастает (Микряков и др., 2001).

У рыб к фагоцитозу способны не только зрелые формы клеток, но и метамиелоциты (Микряков и др., 2001). Данные по фагоцитарной способности нейтрофилов некоторых видов рыб представлены в табл. 11.12 и 11.13. В неактивном состоянии наибольшую долю клеток, способных к выработке АФК, наблюдали у линя, плотвы, окуня и судака, тогда как при стимуляции фагоцитоза – у щуки и гольца. Более высокий уровень активности отмечен у щуки, судака и окуня.

**Таблица 11.12.** Доля активированных нейтрофилов (ДАН) периферической крови некоторых видов пресноводных костистых рыб.

| Вид рыб | ДАН <sub>сп</sub> | ДАН <sub>инд</sub> | Степень активации |
|---------|-------------------|--------------------|-------------------|
| Щука    | 18.0±1.5          | 38.8±11.2          | 2.16              |
| Лещ     | 29.8±7.8          | 44.2±14.5          | 1.48              |
| Линь    | 30.5±5.5          | 58.0±5.0           | 1.90              |
| Плотва  | 37.0              | 42.0               | 1.14              |
| Голец   | 18.0±4.0          | 45.0±6.0           | 2.50              |
| Окунь   | 36.7±4.2          | 58.0±2.0           | 1.58              |
| Судак   | 31.5±2.5          | 56.5±0.5           | 1.79              |

**Примечание.** ДАН<sub>сп</sub> – доля активированных нейтрофилов при спонтанном фагоцитозе; ДАН<sub>инд</sub> – то же при индуцированном фагоцитозе.

Выявленные различия в способности генерировать активные формы кислорода у исследованных видов рыб могут быть связаны с видовыми особенностями и условиями существования, прежде всего, с чувствительностью рыб к содержанию кислорода. Согласно классификации (Никольский, 1974), по чувствительности к содержанию растворенного кислорода в воде рыб условно можно разделить на несколько групп:

- нуждающиеся в очень большой концентрации кислорода в воде (7–11 см<sup>3</sup>/л), плохо переносящие ее снижение до 5 см<sup>3</sup>/л (форели, сиги);
- требующие высокого содержания кислорода, но способные переносить его снижение до 5–7 см<sup>3</sup>/л (хариусы);
- менее требовательные к содержанию кислорода и легко переносящие уменьшение его количества до 4 см<sup>3</sup>/л (окунь, карп, плотва, щука);
- довольствующиеся еще меньшим содержанием кислорода и способные жить в водоемах с низкой его концентрацией 0.5–2.0 см<sup>3</sup>/л (линь, сазан, карась).

По нашим данным, наиболее высокие индексы ДАН и ИАН отмечены у видов, требовательных к уровню кислорода в крови. Концентрация ионов натрия, калия и магния в эритроцитах, а также сродство гемоглобина к кислороду тесно связаны между собой (Мартемьянов, 1992; Камшилов, Камшилова, 2001; Запруднова, Камшилов, 2008; Камшилов, Запруднова, 2009). Отмечена положительная связь между содержанием ионов калия в эритроцитах и устойчивостью рыб к гипоксии. Как правило, уровень калия повышается при гипоксии, у оксифильных рыб эти изменения выражены сильнее. Заниженный уровень калия в эритроцитах хищных и агрессивных животных, по-видимому, связан с большим количеством потребляемого кислорода. (Мартемьянов, 1992). Вместе с тем, потоки калия и хлоридов через плазматическую мембрану, следовательно, и их концентрация в клетке, контролируются ионами кальция (Галкин, Демидова, 2007). В целом, можно заключить, что рыбы, более требовательные к пороговому содержанию кислорода в воде, имеют большие значения доли активированных нейтрофилов (ДАН), индекса активированных нейтрофилов (ИАН) и степени активации клеток, то есть более высокий уровень клеточного неспецифического иммунитета.

**Таблица 11.13.** Индекс активности нейтрофилов (ИАН) периферической крови некоторых видов пресноводных костистых рыб.

| Вид рыб | ИАН <sub>сп</sub> | ИАН <sub>инд</sub> | Степень активации |
|---------|-------------------|--------------------|-------------------|
| Щука    | 0.25±0.02         | 0.65±0.18          | 2.60              |
| Лещ     | 0.40±0.10         | 0.70±0.24          | 1.75              |
| Линь    | 0.36±0.06         | 0.91±0.04          | 2.53              |
| Плотва  | 0.49              | 0.79               | 1.61              |
| Голец   | 0.30±0.07         | 0.96±0.14          | 3.20              |
| Окунь   | 0.52±0.09         | 1.28±0.16          | 2.46              |
| Судак   | 0.47±0.01         | 1.13±0.06          | 2.40              |

**Примечание.** ИАН<sub>сп</sub> – индекс активности нейтрофилов при спонтанном фагоцитозе; ИАН<sub>инд</sub> – то же при индуцированном фагоцитозе.

К гуморальным факторам неспецифической защиты организма относят нормальные (естественные) антитела, лизоцим, комплемент, интерферон и ряд других веществ, присутствующих в биологических жидкостях. Среди этих факторов одним из важнейших является противомикробная активность сыворотки крови. Она обеспечивается целым комплексом ингибирующих рост веществ, лизинами, бактерицидными белками и т.п. (Купер, 1980; Галактионов, 1995; Вихман, 1996) и является интегральным показателем, отражающим функционирование и взаимосвязь растворимых компонентов, обеспечивающих постоянство внутренней среды организма при воздействии различных биотических и абиотических факторов.

Показатели гуморальной защиты ряда видов рыб Рыбинского водохранилища, в том числе бактериостатической активности сыворотки крови (БАСК), исследовали на протяжении многих лет, однако данные весьма разрозненны. Наиболее полно изучены антибактериальные свойства сыворотки крови леща. Анализ многолетней (1980–1996 гг.) динамики БАСК этого вида представлен в работе (Микряков и др., 2001). Наиболее высокие показатели практически во все годы отмечены в Волжском плесе, имеющем наименьший уровень загрязнения. Следует отметить, что колебания защитных свойств сыворотки крови от года к году очень значительны, от почти нулевых значений (1990 г.) до 70% (1982 г.).

После 2000 г. данные БАСК леща из Волжского плеса достаточно однородны, защитные свойства сыворотки крови колебались от 45–47 до 60% при очень низкой доле иммунодефицитных особей, сыворотка которых не угнетает рост тест-бактерий. Другие виды карповых (плотва, чехонь и густера) исследованы меньше, однако результаты свидетельствуют о том, что противомикробная активность сыворотки этих видов несколько ниже (20–30%).

Среди окуневых наиболее стабильными (40–50%) во все годы были значения этого показателя у окуня. По результатам 1998–1999 гг. наиболее высокая БАСК (90–100%) была выявлена у судака и берша. При этом ее значения были лабильны и колебались от 50–60 до 100%. О высоком уровне протективных свойств сыворотки крови рыб этого семейства свидетельствует и отсутствие иммунодефицитных особей в выборках всех трех видов (Лапирова, Заботкина, 2002). Минимальная активность сыворотки у судака (20%) и берша (30%) выявлена в 2006 г. Данные по БАСК налима немногочисленны, однако позволяют говорить о том, что сыворотка крови этих рыб из относительно чистых районов обладала хорошо выраженными защитными свойствами и подавляла рост тест-бактерий практически полностью. Средние значения БАСК у щуки составили 30–40%, очень высокие (~100%) значения отмечены в 1998 г.

Одним из важнейших механизмов поддержания постоянства внутренней среды организма является устранение чужеродного материала посредством образования иммунных комплексов антиген (АГ) – антитело (АТ). При этом происходит активация системы комплемента, модуляция клеточного и гуморального иммунного ответа, также иммунные комплексы способны индуцировать выработку цитокинов (Фрейдлин, Кузнецова, 1999; Naakenstad et al., 1976). Образовавшиеся комплексы АГ–АТ какое-то время находятся

в кровяном русле, т.н. циркулирующие иммунные комплексы (ЦИК), а затем транспортируются в органы для дальнейшей переработки и элиминации.

Наиболее полно изучен уровень ЦИК у леща. Следует отметить, что значения показателя в ранне-осенний период в течение многих лет достаточно стабильны (40–50 у.е.). У окуневых (судак, берш, окунь) содержание ЦИК мало отличалось от такового у леща, средние его значения в разные годы колебались в пределах 35–45 у.е. Видовых различий также не выявлено, хотя в некоторые годы значения показателя у берша были несколько ниже, чем у судака (Лапирова, Заботкина, 2002). Концентрация ЦИК у щуки и налима из Волжского плеса водохранилища в целом практически не отличалась от таковой других видов.

Уровень лизоцима (мурамидазы) сыворотки крови также является важной составляющей гуморального неспецифического иммунитета. Лизоцим – фермент, антибактериальное действие которого осуществляется за счет растворения клеточной стенки грамположительных бактерий. При взаимодействии с комплементом он способен оказывать действие и на ряд грамотрицательных бактерий (Jolles, Jolles, 1984). Помимо антимикробной активности, мурамидаза обладает широчайшим спектром биологического воздействия: проявляет противовоспалительные свойства, опосредованно модулирует фагоцитарную функцию макрофагов и нейтрофилов (Grinde, 1989).

Активность лизоцима напрямую связана с состоянием иммунной системы и меняется в зависимости от возраста, размеров и пола рыб, сезона года, pH и температуры воды, наличия в ней токсикантов, а также степени стрессового воздействия, вследствие чего уровень фермента в сыворотке крови очень лабилен (Вихман, 1996; Hatchinson, Manning, 1996; Shailesh, Sahoo, 2008). Учитывая быструю реакцию показателя и широкий спектр вызывающих ее воздействий, концентрация лизоцима широко используется в качестве индикатора физиологического состояния рыб (Demers, Bayne, 1997).

Самая низкая активность лизоцима среди исследованных видов выявлена у карповых. Однако многолетние наблюдения показали, что в разные годы уровень содержания фермента у этих рыб сильно колеблется. Как правило, в сыворотке крови представителей этого семейства лизоцим либо отсутствует вовсе, либо обнаруживается в очень малом количестве. Но в отдельные годы величина показателя оказалась вполне сопоставима с таковой других видов рыб. Так, в сентябре 2006 г. концентрация сывороточного лизоцима у леща Волжского плеса достигала 0.3 мкг/мл при очень низкой (~10%) для этого вида доле рыб с нулевыми значениями показателя. У плотвы активность фермента оказалась чуть выше, чем у леща (в разные годы 0.1–0.3 мкг/мл), но доля особей с нулевыми значениями показателя была намного ниже. Среди рыб этого семейства наименьшее количество данных получено для чехони, лизоцим не был обнаружен в сыворотке крови ни у одной из исследованных особей.

Среди окунеобразных минимальный уровень концентрации фермента, не превышающий в среднем 2 мкг/мл, выявлен у окуня. Максимальные значения содержания лизоцима у судака составили 15 мкг/мл в октябре 2011 г.,

при отсутствии особей с нулевыми значениями показателя. В предыдущие годы концентрация фермента в сыворотке судака не превышала 10–12 мкг/мл, а доля рыб, у которых его активность не выявлялась, достигала 17%. Значения показателя у берша и судака были очень близки, однако его средний уровень у берша оказался несколько ниже, а доля нулевых особей больше. Содержание фермента в сыворотке щуки мало отличалось от такового берша, как и у судака, достигало максимума (9 мкг/мл) в 2011 г., доля нулевых особей составила 5%.

Данных по налиму меньше, чем по остальным видам, но они достаточно однородны. Наиболее многочисленные выборки получены осенью 1998 и 2006 гг. Средние значения показателя были относительно невысоки и незначительно отличались по годам: 0.23 в 1998 г. и 0.15 мкг/мл в 2006 г. Однако в 1998 г. наблюдали высокий индивидуальный разброс показателя, доля нулевых значений достигала 40%, в то время как в 2006 г. выборка была стабильна, активность фермента выявлена у всех исследованных рыб. Низкое содержание фермента у донных рыб относительно других экологических групп, выявлено также для черноморских видов (Кузьминова, 2010).

Анализ полученных данных позволил выявить некоторые тенденции в функционировании клеточной и гуморальной составляющих врожденного иммунитета рыб Рыбинского водохранилища. Показатели гуморального неспецифического иммунитета имеют разную степень выраженности видовых различий. Минимальными они оказались у всех исследованных видов по средним значениям ЦИК. Полученные нами данные согласуются с мнением некоторых авторов о том, что уровень этого показателя у рыб в нормальном физиологическом состоянии относительно невысок (Валедская, 2005). Значения параметра у судака из водохранилища сопоставимы с таковыми здоровых рыб из дельты Волги (Валедская, 2005). Сглаженность различий в показателях ЦИК между видами свидетельствует о достаточно стабильном состоянии окружающей среды и относительно невысоком уровне загрязнения. О.М. Валедская (2005) предполагает, что качество воды – основной фактор, влияющий на уровень ЦИК.

Основная масса лизоцима, как и других противомикробных факторов, синтезируется тканевыми макрофагами и нейтрофилами (Lie et al., 1989). Макрофаги синтезируют и секретируют этот защитный фактор постоянно и более интенсивно, чем другие клетки. Однако наиболее высокое содержание фермента выявлено в лизосомах нейтрофилов, из которых он высвобождается при дегрануляции клеток (Бухарин, Васильев, 1974; Луценко, 2004; Ingram, 1980). Наши результаты, свидетельствующие о, как правило, более высоком уровне БАСК и лизоцима у рыб с большей долей полиморфноядерных клеток в периферической крови, согласуются с литературными данными. Если высокие уровни БАСК совпадают с большей суммарной долей гранулоцитов в периферической крови у леща, судака и берша по сравнению с другими видами этих отрядов, то уровень лизоцима обычно связан с содержанием зрелых форм гранулоцитов. Выявленные тенденции могут определяться функциональными особенностями гранулоцитов рыб.

Анализ многолетних лейкограмм леща в Волжском и Моложском плесах водохранилища показал сдвиг лейкоцитарной формулы в сторону увеличе-

ния доли гранулярных форм клеток, что свидетельствует об общем ухудшении качества среды обитания бентосоядных рыб за последние два десятилетия.

Сравнение показателей фагоцитарной способности нейтрофилов крови позволяет предположить, что более высокие ДАН, ИАН и степень активации клеток наблюдаются у рыб, более требовательных к пороговому содержанию кислорода в воде. Эти виды имеют более высокий уровень клеточного неспецифического иммунитета. Отсутствие данных по этим показателям за предшествующие периоды не позволяет проанализировать их многолетние изменения. В целом анализ представленных показателей свидетельствует об адаптации рыб Рыбинского водохранилища к условиям среды обитания.

## Глава 12. Виды-вселенцы в экосистеме водохранилища

### 12.1. Водоросли<sup>1</sup>

В настоящее время в водоемах бассейна Волги насчитывается 18 видов планктонных водорослей, которые можно отнести к чужеродным (Корнева, 2015 а; Korneva et al., 2015; Охалкин и др., 2016; Воденеева и др., 2017). В основном это диатомовые водоросли: *Skeletonema subsalsum* (CleveEuler) Bethge, *S. potamos* (C.I. Weber) Hasle in Hasle & Evensen, *Thalassiosira lacustris* (Grun.) Hasle, *T. incerta* Makar., *T. pseudonana* Hasle & Heimdal, *T. faurii* (Gasse) Hasle, *T. gessneri* Hustedt, *T. proschkinae* Makar., *Conticribrilla guillardii* (Hasle) K. Stachura-Suchoples et D.M. Williams (sin. *Thalassiosira guillardii* Hasle), *C. weissflogii* (Grun.) Stachura-Suchoples et Williams (sin. *Thalassiosira weissflogii* (Grun.) G.Fryxell & Hasle), *Actinocyclus normanii* (W. Gregory ex Greville) Hust., *Cyclotella ambigua* Grun., *C. choctwhatcheeana* Prasad emend. Genkal (sin. *Cyclotella caspia* Grun.), *C. marina* (Tanimura, Nagumo et Kato) Aké-Castillo, Okolodkov et Ector, *Halamphora coffeiformis* (C. Agardh) Levkov (sin. *Amphora coffeaeformis* (C. Agardh) Kütz.), *Chaetoceros muelleri* Lemm., *Plagiotropis lepidoptera* (W. Greg.) Kuntze и один вид из динофлагеллят – *Peridiniopsis kevei* Grigor. et Vasas. Кроме последнего, все перечисленные виды – солоноватоводные или морские.

В расселении инвазийных видов в планктоне Волги выделяют два этапа (Корнева, 2007): первый (1960-е годы), связанный с завершением основного гидростроительства и изменением гидрологического и гидрохимического режима реки, превратившейся в каскад водохранилищ с замедленным водообменом и более высоким уровнем трофии, и второй (1980-е годы), сопряженный с началом глобальных климатических изменений, которые способствовали увеличению стока Волги, поднятию уровня Каспия, повышению температуры воды и минерализации водохранилищ. Оба периода совпадают по времени с многоводной фазой циклических колебаний общей увлажненности. Из представленных видов только два активно развиваются в водохранилищах и доминируют в процессе ценозообразования – *Skeletonema subsalsum* и *Actinocyclus normanii*. Относительная биомасса *Skeletonema subsalsum* в период 1989–2004 гг. составляла до 58% в водохранилищах Верхней Волги, до 32% – Средней Волги, до 46% – Нижней Волги, относительная биомасса *Actinocyclus normanii* – до 25, 77 и 94 %, соответственно.

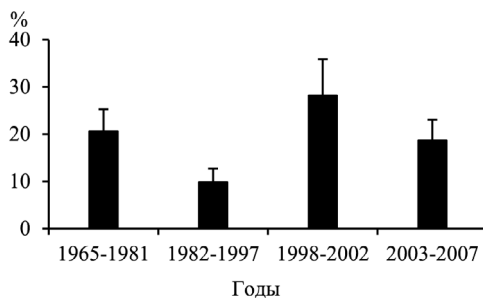
В Рыбинском водохранилище *Skeletonema subsalsum* впервые была обнаружена в 1955 и 1959 гг. на отдельных его участках (Корнева, 2007). С 1962 г. она стала активно развиваться по всей акватории водоема, достигнув максимальной численности и биомассы в 1970-е годы (табл. 12.1).

<sup>1</sup> Авторы раздела Л.Г. Корнева, В.В. Соловьева и И.В. Митропольская

**Таблица 12.1.** Максимальные численность и биомасса *Skeletonema subsalsum* в Рыбинском водохранилище в разные годы.

| Годы      | Месяц, год                                  | Численность, млн кл./л | Биомасса, г/м <sup>3</sup> |
|-----------|---|------------------------|----------------------------|
| 1962–1981 | VIII, 1974 <sup>1</sup> , 1971 <sup>2</sup> | 6.4 <sup>1</sup>       | 1.38 <sup>2</sup>          |
| 1989–1992 | VII–VIII, 1989                              | 2.9                    | 0.56                       |
| 1995–2004 | IX, 2002                                    | 1.9                    | 0.71                       |
| 2006–2015 | VIII, 2015                                  | 1.9                    | 0.76                       |

Частота встречаемости *S. subsalsum* в планктоне водохранилища также постепенно увеличивалась от 7.5% в 1955–1967 гг. до 29.6% в 1976–1981 гг. (Корнева, 2015 а). В последующие десятилетия обилие вида постепенно снижалось и стабилизировалось. При этом в маловодные годы, в периоды антициклональной активности, более высоких температур и уменьшения количества осадков, что приводит к снижению приходной части водного баланса, относительная биомасса этого вида увеличивалась (рис. 12.1). В каждую последующую соответствующую фазу этот показатель был выше, чем в предыдущую. Положительная связь между средними по водоему численностью вида и температурой воды в 1987–2007 гг. показала, что уровень его развития в значительной степени лимитируется температурным фактором (Корнева, 2015 а). Поэтому обычно максимальная численность вида наблюдается в летний период (табл. 12.2).



**Рис. 12.1.** Динамика относительной биомассы *Skeletonema subsalsum* в разные фазы водности (1965–1985 и 1998–2001 гг. – маловодные, 1982–1997 и 2003–2007 гг. – многоводные).

**Таблица 12.2.** Многолетнее изменение максимальной численности *Skeletonema subsalsum* в Рыбинском водохранилище в разные годы.

| Год  | Число, месяц | Станция      | Численность, млн кл./л |
|------|--------------|--------------|------------------------|
| 1962 | 26–27. VII   | Молога       | 1.44                   |
| 1965 | 18. VIII     | Коприно      | 0.24                   |
| 1966 | 21–22. VII   | Брейтово     | 0.11                   |
| 1967 | 30–31. V     | Брейтово     | 0.81                   |
| 1968 | 19–20. VIII  | Средний Двор | 0.49                   |
| 1969 | 8. X         | Коприно      | 1.14                   |
| 1970 | 26–27. VIII  | Коприно      | 0.82                   |
| 1971 | 18. VIII     | Коприно      | 1.89                   |
| 1972 | 24. VII      | Молога       | 0.28                   |
| 1973 | 6. VI        | Коприно      | 0.41                   |
| 1974 | 18–20. VIII  | Коприно      | 6.40                   |



## Продолжение таблицы 12.2

| Год  | Число, месяц | Станция | Численность, млн кл./л |
|------|--------------|---------|------------------------|
| 1976 | 29. VI       | Коприно | 3.10                   |
| 1977 | 14. VI       | Коприно | 3.12                   |
| 1978 | 20. VI       | Коприно | 0.89                   |
| 1979 | 20. VII      | Молога  | 1.06                   |
| 1981 | 21. VII      | Мышкин  | 2.96                   |

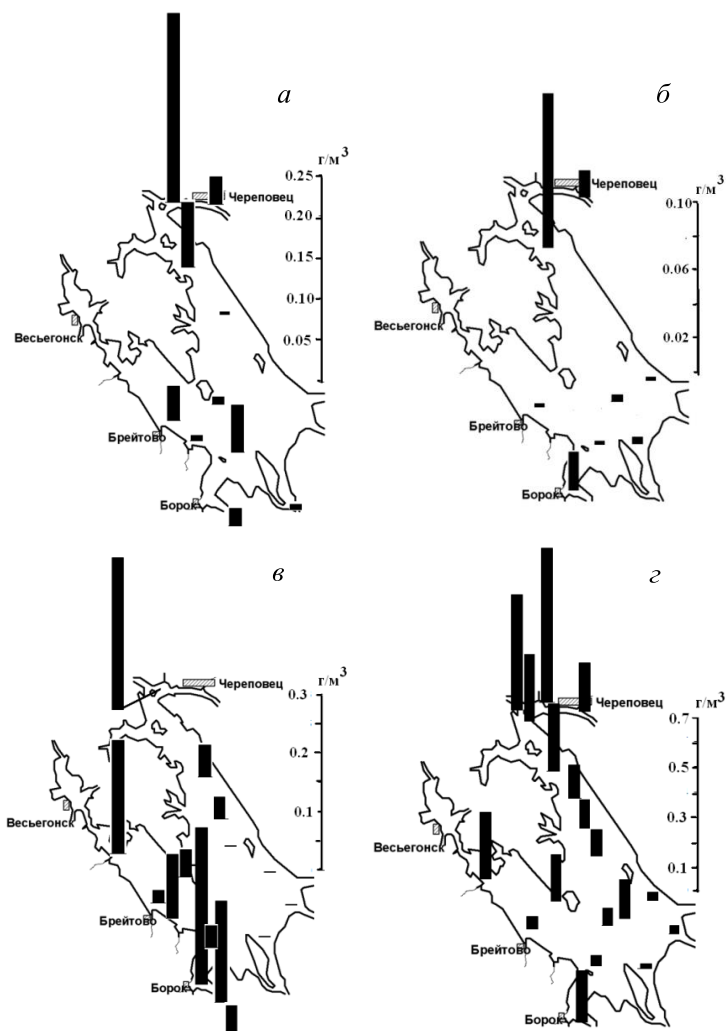
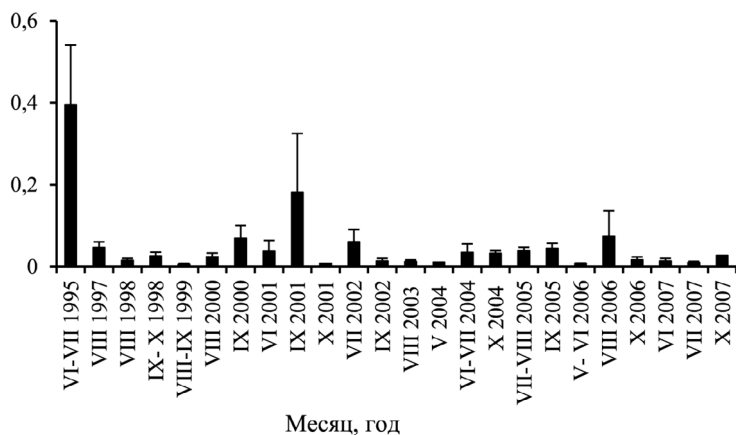


Рис 12.2. Распределение биомассы *Skeletonema subsalsum* по акватории Рыбинского водохранилища в разные годы: а – VI–VIII 1995 г., б – VIII 1997 г., в – VII–VIII 2005 г., г – VII 2007 г.

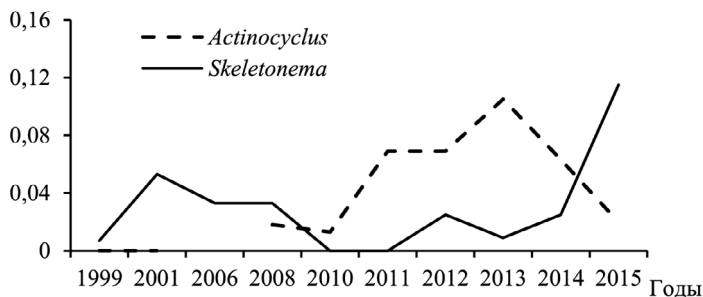
Распределение обилия вида по акватории водохранилища весьма неравномерно. До 1981 г. обычно *Skeletonema subsalsum* наибольшего развития достигала в южной части водоема (Волжский плес). Начиная с 1981 г., вплоть до начала 2000-х годов в 39% наблюдений максимум численности

отмечался в северном Шекснинском и в 33% – в Волжском плесах, то есть в наиболее высокопродуктивных речных участках (рис. 12.2) (Корнева, 2015 а).



**Рис. 12.3.** Многолетняя динамика средней по водоему биомассы (г/м³) *Actinocyclus normanii* в Рыбинском водохранилище в разные годы.

Впервые *Actinocyclus normanii* в фитопланктоне Рыбинского водохранилища обнаружен в сентябре 1993 г. в Шекснинском плесе (Генкал, Елизарова, 1996). В 1998 г. вид начал встречаться и в центральной части Рыбинского водохранилища, в 2000–2001 гг. стал доминировать в Шекснинском плесе и к 2004 г. фактически распространился по всей акватории водоема. С 1995–2002 гг. по 2004–2010 гг. частота встречаемости вида в Рыбинском водохранилище увеличилась в 3 раза (Корнева, 2015 а). Наибольшая в среднем по водоему биомасса этого вида отмечена в 1990-е годы и в последующий период она снизилась и стабилизировалась, так же как у *Skeletonema subsalsum* (рис. 12.3). Однако данные, полученные на шести стандартных станциях, показали, что многолетняя динамика их биомасс находится в противофазе (Korneva et al., 2017) (рис. 12.4). Это наводит на предположение, что виды вступают в конкурентные отношения за ресурсы. Что это за ресурсы, задача дальнейших исследований.



**Рис. 12.4.** Многолетняя динамика средневегетационной биомассы (г/м³) *Actinocyclus normanii* и *Skeletonema subsalsum* в Рыбинском водохранилище.

Из вышеизложенного следует, что два инвазионных вида, *Skeletonema subsalsum* и *Actinocyclus normanii*, обладающие высоким потенциалом развития в водохранилищах Волги, первоначально активно внедрялись в структуру планктонных сообществ Рыбинского водохранилища путем прогрессивного увеличения численности и биомассы, а затем на фоне снижения и стабилизации показателей обилия они стали расширять территорию своего обитания. Популяционная динамика этих видов характеризуется определенными флуктуациями. Но пока еще трудно установить механизм колебаний их численности и биомассы. Популяции как наземных, так и водных организмов подвержены определенным колебаниям, так называемым “волнам жизни”, которые, согласно С.С. Четверикову (Тимофеев-Ресовский и др, 1977), относят к важнейшим факторам эволюции. Факторы, регулирующие численность популяций, разнообразны: физико-химические, обеспеченность ресурсами, жизненные циклы организмов, влияние конкурентов, хищников, паразитов и т. д. До сих пор нет четких представлений о степени случайности и детерминированности популяционной динамики. Также возможно, что это детерминированный хаотический процесс, который свойственен для нелинейных и неустойчивых систем.

## 12.2. Сосудистые растения<sup>2</sup>

Внедрение (инвазия) агрессивных чужеродных видов является в настоящее время значительной частью глобальных природных изменений и часто ведет к существенным потерям биологического разнообразия и экономической значимости экосистем, подверженных биологическим инвазиям. Адвентивные виды активно вселяются в растительные сообщества и занимают устойчивые позиции в составе флоры. Наиболее опасными среди заносных видов являются те, которые преодолели не только географический, но и репродуктивный барьер, и способны к активному возобновлению, расселению, вхождению в природные и трансформированные человеком местообитания. Особенно актуально это для искусственных водных экосистем – водохранилищ, которые представляют собой сильно антропогенно преобразованные объекты с нарушенными связями между природными компонентами.

Одним из транзитных путей и полигоном инвазионных процессов в России служит р. Волга и водные объекты ее бассейна. В Рыбинском водохранилище, заполнение которого началось в 1941 г., формирование растительного покрова происходило за счет популяций растений, попавших сюда из водоемов и водотоков затопленной территории, а также по рекам из бассейна водохранилища. Поэтому на данном этапе растительность водохранилища в основном имела аллохтонное происхождение.

Во вновь созданном водохранилище происходило формирование растительного покрова из популяций растений, попавших сюда из водоемов и водотоков затопленной территории или оказавшихся в бассейне ново-

<sup>2</sup> Авторы раздела С.Ю. Мальцева и А.А. Бобров

го искусственного водоема. Поэтому в значительной степени растительность имеет аллохтонный характер. Значительные площади на водохранилище занимали новые местообитания – обширные мелководья с резко меняющимся уровнем воды, малопригодные для большинства водных и прибрежноводных макрофитов. Например, А.П. Белавской и Т.Н. Кутовой (1966) показано, что в период с 1942 по 1963 гг. для водохранилища был характерен процесс медленного формирования прибрежноводной растительности. Общее изменение шло от гидрофитных к гелофитным фитоценозам со слабым развитием высокотравных воздушно-водных растений.

К 1987 г. произошло заметное увеличение зарастания водохранилища с доминированием воздушно-водных растений (*Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla) (Ляшенко, 1997, 1999). Эта тенденция прослеживалась до 1997 г. С начала 2000-х годов обнаружено, что многие мелководья, покрытые воздушно-водными растениями, перешли в заболоченный берег и перестали быть частью акватории, что привело к снижению зарастания водохранилища; водная и прибрежноводная растительность в целом заняла более глубоководные местообитания, на которые в первую очередь продвинулись заросли *Potamogeton* spp. и *Schoenoplectus lacustris* (Папченков, 2013). Постоянно происходящие изменения в растительном покрове, наличие потенциально свободных экологических ниш весьма благоприятно для проникновения и закрепления чужеродных видов растений.

Следует отметить, что ранее специальных исследований, направленных на изучение растений-вселенцев водохранилища, не проводилось. Хотя сведения о них имеются в ряде публикаций (Белавская, Кутова, 1966; Определитель..., 1986; Лисицына, 1990; Ляшенко, 1997, 1999; Папченков, 2013).

Наша работа основана на данных многолетних наблюдений за составом флоры Рыбинского водохранилища (Белавская, Кутова, 1966; Лисицына, 1990; Ляшенко, 1997, 1999; Экологические проблемы..., 2001; Папченков, 2013). Для анализа истории появления и распространения видов использованы достоверные литературные указания (см. ниже) и материалы из фондов гербария Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН, ИВИВ). Кроме того, сюда вошли результаты, полученные во время ботанических исследований в бассейне Рыбинского водохранилища (Бобров, Чемерис, 2001). Для приведенных гербарных образцов указан коллектор, дата сбора и место хранения.

К чужеродным отнесены виды, которые натурализовались за пределами своего естественного (исторического) ареала. Некоторые из них могут расцениваться как потенциально инвазионные виды, которые способны быстро распространяться, негативно влиять на видовой состав и структуру естественных растительных сообществ и вытеснять аборигенные виды.

**Таблица 12.3.** Подтвержденные сборы чужеродных видов сосудистых растений Рыбинского водохранилища (Верхняя Волга, Россия).

| Таксон                       | Автор                  | Год находки             | Местонахождение   | Координаты, с.ш., в.д. |
|------------------------------|------------------------|-------------------------|---|------------------------|
| <i>Acorus calamus</i>        | Лисицына Л.И.          | 1987                    | Ярославская обл.: Угличский р-н, с. Воскресенское           | 57.593868, 38.350034   |
|                              | Лисицына Л.И.          | 1987                    | Мышкинский р-н, д. Нижние Плостки                           | 57.713693, 38.423618   |
|                              | Лисицына Л.И.          | 1988                    | Рыбинский р-н, Югский залив                                 | 58.086566, 38.570134   |
|                              | Лебедева О.А.          | 1993                    | Угличский р-н, д. Спирково                                  | 57.634680, 38.375083   |
|                              | Гарин Э.В.             | 1998                    | Некоузский р-н, пос. Борок                                  | 58.041271, 38.244126   |
|                              | Папченков В.Г.         | 2007                    | Некоузский р-н, д. Чурилово                                 | 58.110466, 38.254204   |
| <i>Bidens frondosa</i>       | Папченков В.Г.         | 2002                    | Ярославская обл.: Мышкинский р-н, г. Мышкин                 | 57.781637, 38.454674   |
|                              | Бобров А.А.            | 2004                    | Некоузский р-н, пос. Борок                                  | 58.064480, 38.247961   |
| <i>Elodea canadensis</i>     | Посохина Т.Б.          | 1952                    | Ярославская обл.: Некоузский р-н, о. Хохотка (у пос. Борок) | 58.070305, 38.274551   |
|                              | Посохина Т.Б.          | 1955                    | Некоузский р-н, пос. Борок                                  | 58.063594, 38.250806   |
|                              | Ляшенко Г.Ф.           | 1990                    | Вологодская обл.: Череповецкий р-н, д. Вичелово             | 59.011928, 37.950524   |
| <i>Phragmites altissimus</i> | Ремизов И.Е.           | 2003                    | Вологодская обл.: Череповецкий р-н, д. Вичелово             | 59.011928, 37.950524   |
|                              | Кутова Т.Н.            | 1950                    | Череповецкий р-н, д. Борок                                  | 58.545781, 37.541152   |
| <i>Zizania latifolia</i>     | Бобров А.А. (указание) | середина 1960-х годов ? | Ярославская обл.: Некоузский р-н, пос. Борок                | 58.068671, 38.250366   |
|                              | Лисицына Л.И.          | 1988                    | Рыбинский р-н, у д. Пачеболка                               | 58.345053,             |
|                              |                        |                         |   |                        |

К настоящему времени в акватории Рыбинского водохранилища зарегистрировано 5 чужеродных видов сосудистых растений: *Acorus calamus* L. – аир обыкновенный, *Bidens frondosa* L. – череда облиственная, *Elodea Canadensis* Michx. – элодея канадская, *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabille – тростник высочайший, *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf. – цицания широколистная (табл. 12.3, рис. 12.5). Согласно классификации В.Г. Папченкова (2003 а), чужеродные растения, встречающиеся в водоемах и водотоках бассейна Волги, по происхождению подразделяются на три группы. К первой относятся растения, которые были известны в бассейне Волги (аборигенные), и которые расширяют свой ареал с юга на север или севера на юг путем естественного расселения или связанного с деятельностью человека (например, *Phragmites altissimus*). Чужеродными видами второй группы являются вселенцы из географически близких к бассейну Волги регионов. Растения, связанные с водными и водно-болотными экотопами, которые преднамеренно или случайно интродуцированы из далеких от волжского бассейна регионов Евразии и с других континентов, принадлежат к вселенцам третьей группы (*Acorus calamus*, *Bidens frondosa*, *Elodea canadensis*, *Zizania latifolia*).

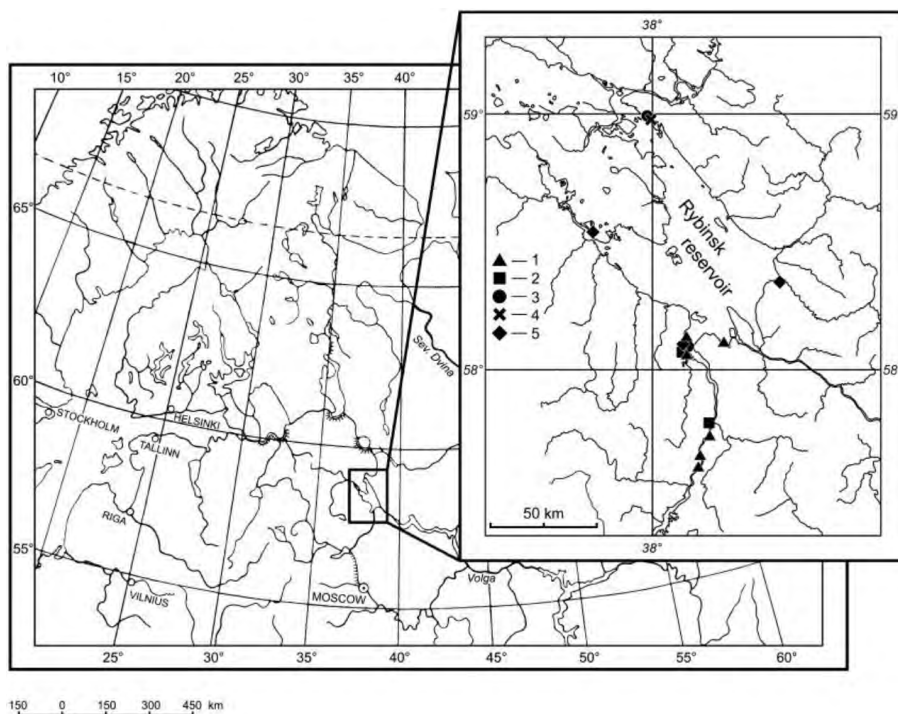


Рис. 12.5. Распространение *Acorus calamus* (1), *Bidens frondosa* (2), *Elodea canadensis* (3), *Phragmites altissimus* (4), *Zizania latifolia* (5). Источник данных – табл. 12.3. Совмещены в одну точку сборы *Elodea canadensis* из окр. пос. Борок.

*Acorus calamus* – аир обыкновенный, сем. *Acoraceae* Martinov. Многолетнее травянистое корневищное растение. Оптимальные местообитания – неразмываемые берега водоемов, участки рек и ручьев со стоячей или медленно текущей водой. Распространяется в основном речными паводками. Родина аира – Юго-Восточная Азия, инвазионные популяции широко распространены по всему северному полушарию. Первые документальные сведения о распространении аира в России относятся к первой половине XIX в. (Виноградова и др., 2009). В Средней России растения стерильны и размножаются исключительно вегетативно. Расселение и распространение происходит с помощью фрагментов корневища, которые переносятся водными потоками.

Впервые в Рыбинском водохранилище *A. calamus* был отмечен Л.И. Лищицкой (1990) в Волжском плесе водохранилища (Ярославская обл.): 1987 г. в заливах у с. Воскресенское (Угличский р-н) и д. Нижние Плоски (с. Учма, Мышкинский р-н). Годом позднее она указала этот вид в Югском заливе Волжского плеса (Рыбинский р-н). Позднее вид обнаружили в том же плесе на мелководьях напротив д. Спирково (Угличский р-н) (Лебедева О.А., 26.07.1993, IBIW), в окр. пос. Борок, прудовая база “Сунога” (Гарин Э.В., 28.08.1998, IBIW), у д. Чурилово (Папченков В.Г., 27.07.2007, IBIW) (Некоузский р-н). Это растение пока не составляет конкуренцию

аборигенным прибрежноводным видам, поскольку находится у северного предела своего распространения (Виноградова и др., 2009). Состояние и динамика популяций вида не известны, поскольку повторных исследований не проводилось.

*Bidens frondosa* – череда облиственная, сем. *Asteraceae* Dumort. Однолетнее травянистое растение, которое размножается только семенами. На родине в Северной Америке *B. frondosa* распространена довольно широко. Ее проникновение в Европу датируется еще 1762 г., но расселение началось только со второй половины XIX в. (Виноградова и др., 2009). На территории бывшего СССР в настоящее время существуют три изолированных очага распространения *B. frondosa*: Приморье, куда она занесена непосредственно из Америки не позднее 1950 г.; европейская часть России, где вид стал расселяться с 1955 г.; и Черноморское побережье Кавказа, куда череда занесена в конце 1970-х годов. Во всех этих регионах череда активно натурализуется (Виноградова и др., 2009). Отмечают, что основной способ распространения – расселение вида вдоль побережья рек в результате гидрохории и эпизоохории. Экологические условия, в которых обитает череда облиственная в естественном ареале, очень разнообразны. Во вторичном ареале, также как на родине, *B. frondosa* часто и обильно растет по берегам рек и на рудеральных местах, редко – как сорняк в полях. По данным многих авторов (Лисицына, Артеменко, 1990; Лисицына и др., 2009) известно, что череда облиственная уже в конце 1980-х – начале 1990-х годов отмечалась в Волгоградском, Саратовском, Куйбышевском, Чебоксарском, Горьковском, Ивановском и Угличском водохранилищах, а также на прилегающих к ним территориях.

На Рыбинском водохранилище впервые череда была собрана только в 2002 г. в Волжском плесе у г. Мышкин (Ярославская обл.) (Папченков, 2003 б). Следующая и самая северная находка вида сделана в том же плесе в окр. пос. Борок на берегу канала у ихтиологического корпуса ИБВВ РАН (Некоузский р-н) (Бобров А.А., 24.09.2004, IBIW). Больше находок на водохранилище до сих пор не известно. Дальнейшее продвижение этого растения на север, по-видимому, сдерживают климатические условия.

*Elodea canadensis* – элодея канадская, сем. *Hydrocharitaceae* Juss. Многолетнее водное растение, с преобладанием вегетативного размножения. Изначально это североамериканский плюризональный вид, характерный для большинства умеренных районов США и Канады. Первые его находки во многих водоемах и водотоках на соседней с Ярославской обл. территории относятся к началу XX в. (Виноградова и др., 2009). По данным (Бобров, Чемерис, 2001; Трemasова и др., 2011) и гербарным материалам (IBIW), в настоящее время вид распространен равномерно по всей территории области, обнаружен во всех типах водных объектов, во многих местах лидирует по встречаемости среди водных сосудистых растений. Однако указаний собственно для Рыбинского водохранилища немного. Самый ранний сбор элодеи канадской на водохранилище сделан в Волжском плесе у о. Хохотка (Некоузский р-н) (Посохина Т.Б., 11.09.1952, IBIW), позднее вид найден в пос. Борок у стоянки лодок (Некоузский р-н) (Посохина Т.Б., 23.06.1955, IBIW). На севере в Шекснинском плесе растение известно из залива у д. Ви-

челово (Вологодская обл., Череповецкий р-н) (Ляшенко Г.Ф., 03.09.1990, IBIW). Как редкие сообщества *E. canadensis* отмечены в Волжском и Главном плесах Рыбинского водохранилища (Ляшенко, 1997). Роль этого вида в зарастании водохранилища в 2000-х годах была не велика (Папченков, 2013). Конкретных местонахождений элодеи в двух последних работах не приведено. Элодея является крайне мощным конкурентом в условиях водоемов и водотоков умеренной полосы. При внедрении в них она способна активно вытеснять аборигенные виды, поскольку формирует чистые заросли на больших площадях, к тому же, выделения элодеи имеют аллелопатическое влияние на некоторые виды водных растений (Виноградова и др., 2009). В условиях Рыбинского водохранилища ее распространение ограничено, возможно, в силу специфического гидрологического режима водоема. Напротив, в притоках водохранилища элодея достаточно обычный вид, она особенно активна в нарушенных местообитаниях (броды, места водопоя и прогона скота, спрямления, зоны сброса сточных вод и т. п.) (Бобров, Чемерис, 2001; материалы IBIW).

*Phragmites altissimus* – тростник высочайший, сем. *Poaceae* Barnhart. Многолетнее травянистое растение. Данный вид относится к потенциально инвазионным, проявившим себя в качестве таковых в смежных регионах и способных к возобновлению в местах вселения. Естественный ареал таксона – область Древнего Средиземья (Папченков, 2008; Цвелев, 2012). В европейской части России тростник высочайший стал распространяться на север с начала 1990-х годов, он поднимался с юга по Дону и Волге и продвигался на север по сырым местообитаниям вдоль железных дорог, расселяясь по побережью Балтийского моря (Папченков, 2008). В 2003 г. этот вид был собран на Рыбинском водохранилище (Шекснинский плес) у д. Вичелово (Вологодская обл., Череповецкий р-н) (Ремизов И.Е., 19.07.2003, IBIW). Это пока единственная находка на водохранилище. Она же одна из наиболее северных в ареале *P. altissimus* (Цвелев, 2012). За достаточно небольшой период вид от низовий Волги распространился до ее верховий (Папченков, 2008). В местах проникновения конкурентных отношений между местным *P. australis* и чужеродным *P. altissimus* не наблюдается по причине начального периода адаптации последнего к достаточно северным условиям. Однако впоследствии более мощный вегетативно размножающийся *P. altissimus* может вполне потеснить местный тростник (Папченков, 2008). Необходимы дальнейшие наблюдения за распространением тростника высочайшего и взаимодействием его с местным тростником южным.

*Zizania latifolia* – цицания широколистная, сем. *Poaceae*. Цицания широколистная – дальневосточный вид, завезенный в европейскую часть России в 1934 г. с целью увеличения кормовых ресурсов и улучшения защитных условий для околотоварных животных. В 1950-е годы работы по интродукции цицании проводились в Восточной Сибири (Иркутская обл.) и во многих регионах европейской части страны, в том числе в бассейне Волги (Кутова, 1961; Матвеев, Зотова, 1973; Матвеев, Соловьева, 1997). Так, на Рыбинском водохранилище интродукция цицании началась в 1950 г. (Кутова, 1961), в Среднем Поволжье – в 1957 г. (Матвеев, Зотова, 1973). Отмечают, что в условиях северного Рыбинского водохранилища цицания чувствительна



к низким температурам, резким перепадам уровня воды, воздействию волнения и плохо выносит конкуренцию с местными видами (Кутова, 1961). Южнее (Краснодарский край, Самарская обл.) в более благоприятных условиях растение успешно конкурирует с характерными для волжских водохранилищ доминантами (например, *Butomus umbellatus* L., *Phragmites australis*, *Sparganium erectum* L., *Typha angustifolia* L., *T. latifolia* L.), активно их вытесняя (Матвеев, Зотова, 1973; Матвеев, Соловьева, 1997).

На Рыбинском водохранилище *Z. latifolia* распространена спорадически. По заливам Моложского плеса вид известен из окр. д. Борок в Дарвинском заповеднике Вологодской обл. (Кутова, 1961), Главного плеса – Брейтовского (Определитель..., 1986) и Рыбинского (р. Пачеболка близ впадения в р. Ухра у д. Пачеболка: Лисицына Л.И., 25.08.1988, IBIW) р-нов Ярославской обл. Кроме того, крупные заросли *Z. latifolia* долгие годы (предположительно с середины 1960-х) существуют в бывшем рыбообразном пруде у пос. Борок (Некоузский р-н), где растение занимает значительную площадь, но не распространяется в прилегающие заливы Волжского плеса водохранилища. Очевидно, что цитация пока сохраняется лишь в местах, где проводились работы по ее интродукции. Однако происходящее потепление климата может способствовать дальнейшему ее расселению.

Среди найденных растений только *Phragmites altissimus* происходит из низовий Волги, остальные – *Acorus calamus*, *Bidens frondosa*, *Elodea canadensis*, *Zizania latifolia* – из далеких от волжского бассейна регионов Евразии и с других континентов. В водохранилище все находки этих видов пока сосредоточены в основном у населенных пунктов или в местах непосредственной интродукции. В особом внимании нуждаются *Bidens frondosa* и *Elodea canadensis*, которые происходят из Северной Америки, как потенциально наиболее опасные чужеродные растения–“трансформеры” (Виноградова и др., 2009). Они способны активно внедряться в естественные и трансформированные сообщества, изменять облик экосистемы, нарушать естественный ход сукцессии, выступать в качестве доминантов и эдификаторов, образовывать значительные по площади одновидовые заросли, вытеснять и препятствовать возобновлению видов нативной флоры. Мониторинг инвазий, в том числе изучение динамики инвазионных популяций, экологии и биологии адвентивных видов, выявление путей и способов заноса, важны для оценки экономического ущерба от распространения наиболее агрессивных видов, а также для разработки мер борьбы с ними.

### 12.3. Зоопланктон<sup>3</sup>

Миграция северных озерных видов вниз по Волге началась сразу после создания каскада водохранилищ (Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976), список северных форм, вселившихся в Рыбинское водохранилище, приведен в работе (Экологические проблемы..., 2001). Однако и в настоящее время проникновение в водохранилище северных холодолюбивых видов не прекратилось.

<sup>3</sup> Автор раздела В.И. Лазарева

Появление в водохранилище южных форм планктона отмечено с 1980-х годов (Лазарева, 1988, 2005, 2008; Ривьер, 1993; Экологические проблемы..., 2001), что совпало с развитием потепления климата. В России начало потепления зарегистрировано с 1976 г. (Оценочный доклад..., 2008). Южные вселенцы проникают в водохранилище преимущественно из водоемов бассейна Средней Волги (Лазарева, 2008, 2010 а, 2012). Считают (Мордужай-Болтовской, Дзюбан, 1976), что они распространяются вверх по Волге пассивно с балластными водами судов и в кишечниках рыб. Этот случайный занос представляет, по-видимому, основной способ расселения новых видов. В последующем при благоприятных климатических условиях формируются локальные, сравнительно многочисленные популяции в основном в литорали, заливах и устьевых участках рек-притоков (Лазарева, 2008). Оттуда новые виды со стоковыми и ветровыми течениями распространяются по всему водохранилищу и проникают в другие водоемы каскада.

Как правило, вселенцы, если достигают высокой численности, вытесняют из доминантного комплекса зоопланктона близкородственные таксоны. Так, в 1990-х годах в Рыбинском водохранилище *Polyarthra major* Bruck. фактически полностью вытеснила ранее обильную *P. vulgaris* Carlin (Лазарева, 2008, 2010а).

Известно девять видов, зарегистрированных в водохранилище в период с 1984 по 2013 гг. (табл. 12.4). Они регулярно встречаются в сборах зоопланктона, многие локально формируют многочисленные популяции и периодически входят в состав доминантов (см. главу 9). Единичные находки других новых для водохранилища видов, которых достаточно много, проанализированы в главе 9 настоящей книги как дополнение к известным спискам. Их находки вряд ли следует считать “вселением”. Обнаружение данных редких видов связано с интенсификацией исследований зоопланктона в последнее десятилетие, а также с обследованием ранее мало изученных биотопов (устьевые области малых притоков).

Среди перечисленных в табл. 12.4 видов ракообразных два условно можно считать выходцами с севера. Придонную латону (*Latona setifera*) относят к северным циркумбореальным формам, ее ареал охватывает север Палеарктики и Неарктики (Коровчинский, 2004). Крупный пелагический циклоп (*Cyclops bohater* Kozminski) характеризуют как холодноводный (обычно размножается зимой) западноевропейский вид глубоких озер (Монченко, 1974; Einsle, 1993). Остальные два вида – южные теплолюбивые и эвригалинные планктонные формы, обычные для бассейна Средней и Нижней Волги (Коровчинский, 2004; Лазарева, 2012; Лазарева и др., 2010).

Из пяти видов коловраток-вселенцев только один (*Synchaeta kitina*) по нашим наблюдениям относится к холодноводным и доминирует в современном зоопланктоне водохранилища зимой подо льдом (см. главу 9), летом встречается редко. В Шотландских озерах *S. kitina* тоже многочисленна в холодное время, хотя обитает там круглый год (May et al., 1993). Оба вида рода *Polyarthra* широко распространены и эвритермны, а *Asplanchna henrietta* и *Brachionus diversicornis* относятся к теплолюбивым преимущественно южным формам эвтрофных вод (Кутикова, 1970), которые обычны для Средней Волги (Тимохина, 2000).

**Таблица 12.4.** Список видов зоопланктона, вселившихся и натурализовавшихся в Рыбинское водохранилище с 1980-х годов по настоящее время.

| Таксон                                     | Год находки | Источник                        |
|--|-------------|---------------------------------|
| Cladocera                                  |             |                                 |
| <i>Diaphanosoma orghidani</i> Negrea       | 2003        | Лазарева, 2005                  |
| <i>Latona setifera</i> (O.F. Müller)       | 2007        | Лазарева, 2007                  |
| Copepoda                                   |             |                                 |
| <i>Acanthocyclops americanus</i> (Marsch.) | 1990        | Экологические проблемы..., 2001 |
| <i>Cyclops bohater</i> Kozminski           | 2013        | Лазарева, наст. кн.             |
| Rotifera                                   |             |                                 |
| <i>Polyarthra minor</i> (Rousselet)        | 1997        | Экологические проблемы..., 2001 |
| <i>Polyarthra luminosa</i> Kutikova        | 1984        | Лазарева, 1988                  |
| <i>Asplanchna henrietta</i> Langhaus       | 1985        | Лазарева, 1988                  |
| <i>Brachionus diversicornis</i> (Daday)    | 1988        | Ривьер, 1993; Лазарева, 2005    |
| <i>Synchaeta kitina</i> Rousselet          | 2004        | Лазарева, 2005                  |

*Cyclops bohater* (Copepoda, Cyclopoida) – крупный (1.8–2.4 мм) пелагический холодноводный циклоп – впервые обнаружен в начале зимы 2013/2014 гг. в западной части Главного плеса водохранилища (ст. Первомайка) при температуре воды 0.2–0.3°C. Следующей зимой 2014/2015 гг. его находили в Волжском плесе (ст. Молога). В марте 2014 г. в восточной части Главного плеса (ст. Средний Двор) зарегистрирована небольшая (<50 экз./м³) размножающаяся популяция, представленная яйценосными самками (около 30 яиц в каждом мешке), самцами и копеподами IV–V стадий. Размножение происходило при температуре 1–3°C, вероятно, в слое воды 0–8 м, поскольку глубже содержание кислорода резко снижалось с 12 до 4 мг/л.

Этот вид в глубоких озерах Западной Европы формирует моноциклические (с размножением зимой) или дициклические популяции (с размножением зимой и летом в холодном гипolimнионе) (Einsle, 1993). В последние годы он активно расселяется на восток. В 2007–2009 гг. *C. bohater* обнаружен в глубоких (до 25 м) озерах Латвии (Deimantovica, 2010), а летом 2008 г. в гипolimнионе оз. Глубокое (гл. >25 м) под Москвой (Жданова, Лазарева, 2009).

*Latona setifera* (Cladocera, Sididae) – крупный (>1.5 мм) донный рачок. С 2007 г. его ежегодно в небольшом количестве обнаруживали в придонном горизонте глубоководных участков водохранилища. Он был отмечен в списке зоопланктона Верхней Волги (Волга и ее жизнь, 1978), но в последующие 30 лет вид не регистрировали ни в одном из водохранилищ. В настоящее время самая южная находка латоны в Волге – устьевая область р. Суры в Чебоксарском водохранилище (Лазарева и др., 2012).

Латона – типично бентосный вид, обитающий в верхнем слое илов (Коровчинский, 2004). В сборы зоопланктона она попадает случайно, а в пробах мейобентоса, куда она относится согласно размерам тела, ее не учитывают. Согласно сложившейся практике исследований на водохранилищах (Гусаков, 2007), донные ракообразные сем. Sididae (роды *Sida*, *Latona*) не относят к мейобентосу. Этот методический казус – основная причина редких находок латоны и полного отсутствия сведений о ее биологии в водохранилищах Волги.

*Diaphanosoma orghidani* (Cladocera, Sididae) – сравнительно крупный (0.7–1.2 мм) рачок, в больших водоемах обитающий преимущественно в мелководных заливах и побережье. В водохранилище *D. orghidani* предпочитает речные плесы и устьевые области малых рек-притоков, в последних ее количество летом достигает 7–10% численности ракообразных (Лазарева, 2012; Лазарева, Болотов, 2013, 2014).

В настоящее время *D. orghidani* обитает во всех водохранилищах Верхней Волги и Шексны совместно с аборигенной *D. brachyurum* (Lievín) (Лазарева, 2012). К 2013 г. встречаемость вида возросла вдвое, а численность – более чем в 40 раз (табл. 12.5). В большинстве обследованных водоемов *D. orghidani* ежегодно формирует численность, сравнимую с таковой аборигенной *D. brachyurum* (Lievín).

Биология и экология *Diaphanosoma orghidani* в волжских водохранилищах сравнительно хорошо описаны (Лазарева, 2012; Лазарева, Болотов, 2013, 2014). Обилие вселенца резко возрастает в теплые годы. Так, жарким летом 2010 г. максимальная численность *D. orghidani* в пелагиали Рыбинского водохранилища составила 6 тыс. экз./м<sup>3</sup>, а в реках-притоках >100 тыс. экз./м<sup>3</sup> (Лазарева, Болотов, 2013). Оба вида диафаносом начинают сезонный цикл в мае и заканчивают его в конце августа – середине сентября. Однако нарастание численности популяции *D. orghidani* происходит медленнее, чем *D. brachyurum*. В планктонных сборах из открытого водохранилища *D. orghidani* появляется на месяц позже, позже (в конце июля) наблюдается и сезонный максимум численности вида. В июле–августе средняя индивидуальная плодовитость (число яиц в кладке) этих видов достоверно не различается:  $1.8 \pm 0.3$  яйца на партеногенетическую самку *D. brachyurum* и  $1.7 \pm 0.2$  – *D. orghidani*. Популяционная плодовитость также фактически не различается:  $0.75 \pm 0.12$  яиц у *D. brachyurum* и  $0.78 \pm 0.16$  – у *D. orghidani*.

**Таблица 12.5.** Динамика распространения некоторых южных видов-вселенцев в пелагиали Рыбинского водохранилища в 2000–2013 гг.

| Вид                             | 2000–2003          | 2004–2005        | 2007–2009        | 2010              | 2011–2013         |
|---------------------------------|--------------------|------------------|------------------|-------------------|-------------------|
| <i>Diaphanosoma orghidani</i>   | <u>13</u><br><0.5  | <u>19</u><br>1.1 | <u>18</u><br>4.4 | <u>42</u><br>6.1  | <u>27</u><br>19.6 |
| <i>Asplanchna henrietta</i>     | <u>11</u><br>15.0  | <u>12</u><br>4.4 | <u>6</u><br>5.4  | <u>10</u><br>40.0 | <u>3</u><br>5.6   |
| <i>Brachionus diversicornis</i> | <u>26</u><br>530.0 | <u>3</u><br><0.5 | <u>2</u><br><0.5 | <u>36</u><br>23.2 | <u>14</u><br>2.8  |

**Примечание.** Над чертой – встречаемость (% к общему количеству проб), под чертой – максимальная численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>).

Самцы обоих видов появляются одновременно в конце июня (<1% численности популяции). В течение июля рачки размножаются преимущественно партеногенетически, в августе значительная часть популяций переходит к гамогенезу. Максимальная численность самцов (пик гамогенеза) *D. orghidani* зарегистрирована во второй декаде августа ( $11 \pm 5$  тыс. экз./м<sup>3</sup>), они концентрируются у дна водоема. Напротив, скопления самцов *D. brachyurum*

(<1 тыс. экз./м<sup>3</sup>) отмечены в третьей декаде месяца в верхнем метровом горизонте воды. Самки обоих видов вынашивают 1–2 латентных яйца. Зарегистрирована различная интенсивность гамогенеза диафаносом от биотопа к биотопу, а также различные сроки окончания цикла развития (Лазарева, 2012). В большинстве случаев, особенно в северных плесах водоема, *D. brachyurum* завершает сезонный цикл раньше, чем *D. orghidani*. Различия в сезонном цикле развития данных видов, по-видимому, благоприятствуют их сосуществованию.

*Asplanchna henrietta* (Rotifera, Asplanchnidae) – самый маленький (0.2–0.4 мм) из представителей рода, впервые обнаружен в северных заливах Главного плеса водохранилища. К 2005 г. *A. henrietta* регистрировали во всех четырех плесах, но численность вида была не велика (<5 тыс. экз./м<sup>3</sup>) (табл. 12.5). Максимальную численность наблюдали в июне–июле, вид локально формировал 14–17% обилия коловраток. С 2007 г. находки *A. henrietta* резко сократились (табл. 12.5), высокую его численность отмечали чаще в Волжском плесе (Лазарева, 2010). Здесь в июне 2010 г. обилие вида локально достигало >40 тыс. экз./м<sup>3</sup>. В 2011–2014 гг. *A. henrietta* обнаруживали в пробах крайне редко (<6 тыс. экз./м<sup>3</sup>) преимущественно в Моложском и Шекснинском плесах водохранилища. Вид регулярно встречается и многочислен в Ивановском (до 40 тыс. экз./м<sup>3</sup>) и Угличском водохранилищах (до 125 тыс. экз./м<sup>3</sup>), зарегистрирован в Горьковском, Чебоксарском и Куйбышевском, однако в Шекснинском до настоящего времени не обнаружен.

В Рыбинском водохранилище *A. henrietta* обитает в тех же биотопах, что и родственная ей *A. priodonta* Gosse. В планктоне *A. henrietta* появляется в июне–июле, а в сентябре уже фактически отсутствует в пробах. В середине лета вид встречается совместно с *A. priodonta*, *A. herricki* Guerne, а в литорали – еще и с *A. girodi* Guerne, спектры питания всех видов перекрываются, случаев каннибализма не отмечено (Лазарева, 2004). Питается *A. henrietta* в основном мелкими водорослями и детритом, а из животных потребляет инфузорий и яйца коловраток. В целом, состав пищи этого вида ближе всего к таковому *A. priodonta*. Начало массового размножения *A. henrietta* (июнь) приходится на максимум численности *A. priodonta*. До настоящего времени в водохранилище не отмечено изменения встречаемости и численности аборигенных *A. priodonta* и *A. herricki*, которое можно было бы объяснить распространением вселенца (Лазарева, 2008).

*Brachionus diversicornis* (Rotifera, Brachionidae) – крупная (250–300 мкм) эвритопная коловратка, впервые отмечена в Моложском плесе водохранилища в теплом 1988 г. (Лазарева, 2005). Жарким летом 1989 г. (температура воды 22–25°C) вид был многочислен (>60 тыс. экз./м<sup>3</sup>) в наиболее эвтрофированном Шекснинском плесе (Ривьер, 1993). Как и прочие представители рода *Brachionus*, этот вид относится к  $\alpha$ – $\beta$ -мезосапробам, индикаторам эвтрофных вод (Мяэметс, 1980).

Наибольшую его встречаемость (26% летних проб) регистрировали в начале 2000-х годов (табл. 12.5). В конце августа 2002 г. интенсивное размножение (самки несли до 4 яиц) и численность *B. diversicornis* до 530 тыс. экз./м<sup>3</sup> отмечали в устьевых областях рекпритоков водохрани-

лища при температуре воды 14–17°C. Почти повсеместно (70% станций) *B. diversicornis* встречался в пелагиали водохранилища в августе аномально жаркого 2010 г., локально он входил в состав доминантов (12–30% численности коловраток). В июле–августе 2011–2013 гг. вид регулярно обнаруживали в открытом водохранилище, наибольшую его численность (1–3 тыс. экз./м³) отмечали в Волжском плесе и западной части Главного плеса водохранилища.

С 2003 г. *B. diversicornis* зарегистрирован в Иваньковском и Угличском водохранилищах (до 8 тыс. экз./м³), а в августе 2007 г. впервые отмечен у поверхности воды в Ковжинском разливе Шекснинского водохранилища (>80% численности Rotifera) (Лазарева и др., 2013). Следует заключить, что *B. diversicornis* успешно адаптировался к термическому режиму верхне-волжских водоемов и стал обычным компонентом их планктона.

*Polyarthra luminosa* (Rotifera, Synchaetidae) – впервые зарегистрирована в Моложском плесе водохранилища в середине 1980-х годов как обычный, но немногочисленный вид (Лазарева, 1988). Встречаемость и обилие *P. luminosa* резко возросли в середине 2000-х годов, особенно в Главном плесе (см. главу 9). Если в конце 1990-х она встречалась в пелагиали в 15% проб и достигала численности 4 тыс. экз./м³, то с 2005 г. ее обнаруживали в 45–50% проб, а максимальная численность достигала 19 тыс. экз./м³. С 2004 г. вид локально входит в состав доминантов пелагического зоопланктона водохранилища (Лазарева, 2005). До конца 2000-х годов *P. luminosa* была особенно многочисленна (в среднем 7% численности коловраток) в прибрежье в первой половине лета (Лазарева, 2010 а).

**Таблица 12.6.** Сезонные изменения численности (экз./м³) некоторых видов рода *Polyarthra* в пелагиали Рыбинского водохранилища в 2012–2015 гг.

| Вид                  | Месяц |      |      |      |      |
|----------------------|-------|------|------|------|------|
|                      | V     | VI   | VII  | VIII | IX   |
| <i>P. major</i>      | <100  | 5400 | 7260 | 2250 | 650  |
| <i>P. luminosa</i>   | 0     | 2050 | 1200 | 3010 | 4760 |
| <i>P. minor</i>      | 0     | 0    | 120  | <100 | 0    |
| <i>P. longiremis</i> | 0     | <100 | 100  | 120  | 0    |

С 2010 г. ее численность в июне–августе в пелагиали водохранилища была сопоставима с таковой доминантной *P. major* (табл. 12.6). В июне–июле количество *P. major* обычно превышало таковое *P. luminosa* в среднем в 2.5–6 раз. В августе–сентябре в Главном плесе *P. luminosa* была даже более многочисленна (до 7 раз) по сравнению с *P. major*. Можно заключить, что в последние пять лет *P. luminosa* стала обычным и многочисленным видом летнего зоопланктона водохранилища.

*Polyarthra minor* (Rotifera, Synchaetidae) – самый маленький (70–90 мкм) представитель рода. В 1980–1990-х годах ее регулярно отмечали в болотных озерах на северном побережье водохранилища (Лазарева, 1994). В самом водохранилище она впервые найдена летом 1997 г. в восточной части Главного плеса (до 6 тыс. экз./м³). До 2011 г. в пелагиали водоема ее обнаруживали сравнительно редко (<5% проб), с 2012 г. встречаемость возрос-

ла до 10–20% проб. Вид зарегистрирован во всех плесах водохранилища, численность не превышала 1 тыс. экз./м<sup>3</sup>, только в устьевых областях рек Ламь и Сить достигала 3 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Количество этого вида максимально в июле–августе (табл. 12.6), в среднем оно сравнимо с таковым обычной в водохранилище *P. longiremis*.

*Synchaeta kitina* (Rotifera, Synchaetidae) – в небольшом количестве (<200 экз./м<sup>3</sup>) обнаружена в начале мая 2004 г. в Волжском плесе водохранилища (Лазарева, 2005). По устному сообщению И.К. Ривьер, вид изредка находили и ранее. До 2008 г. *S. kitina* регистрировали крайне редко, в основном в речных плесах. С возобновлением исследования подледного зоопланктона выяснилось, что *S. kitina* с декабря по апрель представляла обычный, но немногочисленный (10–1500 экз./м<sup>3</sup>) вид. С 2008 до зимы 2013/2014 гг. его встречаемость составляла ~20% проб.

С 2014 г. *S. kitina* стала наиболее массовым зимним видом зоопланктона, который с начала февраля до конца марта формировал фактически “чистую культуру” подо льдом в Главном и Волжском плесах водохранилища. При встречаемости 95% проб, его численность на отдельных участках достигала 20 тыс. экз./м<sup>3</sup>. В апреле этот вид вытесняли из сообщества *S. tremula* и, *S. pectinata*, которые встречались в планктоне круглый год. Они же предвещали развитие *S. kitina* в октябре (табл. 12.7).

**Таблица 12.7.** Сезонные изменения встречаемости и численности видов рода *Synchaeta* в пелагиали Рыбинского водохранилища в 2010–2016 гг.

| Вид                 | Период, мес        |                   |                   |                   |                   |                  |                  |
|---------------------|--------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|------------------|------------------|
|                     | XII                | II–III            | V                 | VI                | VII               | VIII             | IX–X             |
| <i>S. kitina</i>    | <u>40</u><br>8620  | <u>95</u><br>3960 | 0                 | 0                 | 0                 | 0                | 0                |
| <i>S. tremula</i>   | <u>40</u><br>14080 | <u>5</u><br>140   | <u>15</u><br>3540 | <u>50</u><br>140  | <u>80</u><br>5580 | <u>25</u><br>440 | <u>70</u><br>110 |
| <i>S. pectinata</i> | <u>60</u><br>100   | <u>40</u><br>90   | <u>40</u><br>8850 | <u>90</u><br>9170 | <u>90</u><br>9290 | <u>25</u><br>730 | <u>60</u><br>30  |

**Примечание.** Над чертой – встречаемость (% проб); под чертой – численность (экз./м<sup>3</sup>).

Таким образом, *S. kitina* в водохранилище можно считать зимним видом, ее пик численности приходится на декабрь–март. В этот период она формирует 40–95% численности синхет, а вместе с *S. tremula* – почти 50% численности коловраток. Как круглодичный вид можно характеризовать *S. tremula*, она развивается в массе в начале зимы, весной и летом (30–40% численности синхет). А *S. pectinata* является типичным весенне-летним видом с максимумом численности в мае–июле (60–95% количества синхет).

В 2005–2012 гг. в Ивановском, Угличском и Шекснинском водохранилищах обнаружен новый вид зоопланктона – американская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet) (Лазарева и др., 2013; Лазарева, Жданова, 2014). В России находки *K. bostoniensis* участились в первом десятилетии XXI в. (Жданова, Добрынин, 2011; Лобуничева и др., 2011; Макарецва, Родионова, 2011; Литоральная зона..., 2011; Лазарева, Жданова, 2014;

Жданова и др., 2016). На сегодня она обнаружена во многих реках, озерах и водохранилищах лесной зоны Европейской России между 54° и 62° с.ш. (Жданова и др., 2016). Среди водоемов Верхней Волги *K. bostoniensis* формирует наибольшую численность (до 3 тыс. экз./м³) в пределах акватории Иваньковского водохранилища (Лазарева, Жданова, 2014). Проникновение этого вида по течению Волги в Рыбинское водохранилище вполне вероятно и ожидаемо.

Таким образом, из девяти недавних вселенцев, сформировавших достаточно обычные или даже многочисленные популяции в водохранилище, четыре вида относятся к теплолюбивым южным формам, два вида эвритермны, два характеризуются как холодолюбивые и один является представителем северной фауны. Большинство этих вселенцев, за исключением *Cyclops bohater*, не являются чужеродными или инвазионными, они давно обитают в бассейне Волги. Вселение их в водохранилище представляет только расширение ареала.

Проникновению в водоем теплолюбивых видов способствует потепление климата и эвтрофирование экосистемы. Возможно, вселению и развитию в водохранилище холодноводных зимних форм, обычных в западной Европе, также способствует изменение климата, в частности, современные теплые зимы с более коротким периодом ледостава и специфическим гидрофизическим режимом водоема в подледный период (см. главу 2). Тот факт, что некоторые вселенцы в настоящее время вошли в состав доминантов зоопланктона открытого водохранилища (*Polyarthra luminosa*, *Synchaeta kitina*), – важный и наглядный результат смен видов в процессе сукцессии сообщества, которая связана с эволюцией экосистемы в условиях глобального потепления.

## 12.4. Донные виды-вселенцы<sup>4</sup>

Проблема инвазии и интродукции видов всегда была важной, поскольку появление новых видов часто влекло за собой глубокие и даже катастрофические нарушения в экосистемах, сопровождающиеся вымиранием эндемиков или вытеснением доминировавших ранее аборигенных видов.

Из Каспия и Азовского моря в Волжский каскад и далее в Верхнюю Волгу проникли моллюски из рода *Dreissena* (*D. polymorpha* и *D. bugensis*), полихета *Hypania invalida*, олигохеты *Potamothrix vej dovskiyi*, *P. heusheri* и *Psammoryctides moravicus*, пиявка *Archaeobdella esmonti* и байкальский представитель ракообразных *Gmelinoides fasciatus* (табл. 12.8).

Первые находки *Dreissena polymorpha* в Рыбинском водохранилище отмечены в 1954 г., к 1968 г. она расселилась по всем его плесам (Рыбинское водохранилище..., 1972). *D. bugensis* впервые обнаружена в 1997 г. (Orlova et al., 2000). Вселение в бассейн Верхней Волги двух видов дрейссенид привело к образованию одноименных биоценозов – самых продуктивных в различных водоемах. Дрейссениды располагаются на склонах затопленного русла в речных плесах и в профундали озерной части водоема. Они пе-

<sup>4</sup> Авторы раздела Г.Х. Щербина, С.Н. Перова и Е.Г. Пряничникова



рехватывают значительную часть органических веществ и препятствуют их поступлению в глубоководную часть водоема, т.е. являются своеобразным биологическим фильтром. Подробно роль дрейссенид в функционировании экосистемы водохранилища представлена в разделе 12.8.

**Таблица 12.8.** Список донных макробеспозвоночных, вселившихся в Рыбинское водохранилище за время его существования.

| Вид  | Дата находки | Источник                         |
|--|--------------|----------------------------------|
| Polychaeta                                     |              |                                  |
| <i>Hypania invalida</i> (Grube)                | 1994 г.      | Щербина и др., 1997              |
| <i>Potamothrix vej dovskyi</i> (Hrabě)         | 1969 г.      | Семерной, 1974                   |
| <i>P. heusheri</i> (Bretscher)                 | 1969 г.      | Семерной, 1974                   |
| <i>Psammoryctides moravicus</i> Hrabě          | 1986 г.      | Щербина, 1998                    |
| <i>Quistadrilus multisetosus</i> (Smith, 1900) | 2013 г.      | Пряничникова и др., 2017         |
| Hirudinea                                      |              |                                  |
| <i>Archaeobdella esmonti</i> Grimm             | 2009 г.      | Perova, 2011                     |
| Mollusca                                       |              |                                  |
| <i>Dreissena polymorpha</i> Pall.              | 1954 г.      | Рыбинское водохранилище..., 1972 |
| <i>Dreissena bugensis</i> Andrussov            | 1997 г.      | Orlova et al., 2000              |
| Crustacea                                      |              |                                  |
| <i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbin)         | 1986 г.      | Щербина, 1996                    |

Каспийская полихета *Hypania invalida* впервые обнаружена в 1994 г. на глубине 5 м в небольшом заливе у г. Углич в Волжском плесе водохранилища, где ее численность составляла 600 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 3.1 г/м<sup>2</sup> (Щербина и др., 1997). Трубки гипании располагаются в друзах между раковинами или возвышаются на 1/3 своей длины над дном, что делает полихету весьма доступным кормовым объектом для многих бентосоядных рыб. Следовательно, ее вселение в волжские водохранилища существенно увеличило кормовую базу рыб-бентофагов и активизировало процессы самоочищения водоемов.

В 2005–2007 гг. гипания обнаружена на склоне затопленных русел рек Волга и Сутка, здесь отмечена ее максимальная численность (1850 экз./м<sup>2</sup>) и биомасса (4.7 г/м<sup>2</sup>). Год от года максимальная численность, биомасса и встречаемость вида в Волжском плесе водохранилища варьировали незначительно (табл. 12.9). Следует отметить, что максимальные размеры *H. invalida* при продвижении на север возросли в 2–2.5 раза по сравнению с материнской популяцией (Щербина, 2001).

*Potamothrix heusheri* впервые обнаружен в 1969 г. в Моложском плесе водохранилища у г. Высегонска на сером илу (глубина 7.5 м). В 1994–1996 гг. вид отмечен на трех из шести стандартных станций (Наволоч, Измайлово и Брейтово), где он входил в состав субдоминантных по численности видов олигохет. Максимальная его численность (2000 экз./м<sup>2</sup>) и биомасса (0.4 г/м<sup>2</sup>) зарегистрированы осенью на ст. Брейтово.

**Таблица 12.9.** Максимальная численность (экз./м<sup>2</sup>), биомасса (г/м<sup>2</sup>) и встречаемость донных вселенцев на различных станциях Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 2005–2007 гг.

| Вид                          | Станции                  |                         |                         |
|------------------------------|--------------------------|-------------------------|-------------------------|
|                              | 1                        | 2                       | 3                       |
| 2005 г.                      |                          |                         |                         |
| <i>Gmelinoides fasciatus</i> | <u>350 (2.0)</u><br>22   | <u>50 (0.1)</u><br>4    | <u>1850 (4.7)</u><br>50 |
| <i>Hypania invalida</i>      | –                        | <u>250 (2.87)</u><br>23 | –                       |
| 2006 г.                      |                          |                         |                         |
| <i>Gmelinoides fasciatus</i> | <u>1200 (2.85)</u><br>33 | <u>50 (0.1)</u><br>10   | <u>3550 (9.5)</u><br>38 |
| <i>Hypania invalida</i>      | <u>50 (0.75)</u><br>3    | <u>200 (2.9)</u><br>50  | <u>400 (0.8)</u><br>7   |
| 2007 г.                      |                          |                         |                         |
| <i>Gmelinoides fasciatus</i> | <u>1150 (2.7)</u><br>32  | <u>50 (0.1)</u><br>5    | <u>850 (3.0)</u><br>25  |
| <i>Hypania invalida</i>      | <u>100 (1.5)</u><br>32   | <u>550 (2.9)</u><br>63  | <u>50 (0.1)</u><br>5    |

**Примечание.** Над чертой – максимальная численность и, в скобках, максимальная биомасса; под чертой – встречаемость; прочерк – вид отсутствовал.

*Potamothenix vejovskyi* впервые найден единичными экземплярами в Волжском и Моложском плесах водохранилища на глубине от 0.5 до 12 м (Семерной, 1974). В 1994–1996 гг. вид был субдоминантом бентоса Волжского плеса (ст. Коприно и Молога), его численность достигала 2650 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 0.8 г/м<sup>2</sup>.

*Psammoryctides moravicus* впервые обнаружен в 1986 г. при обследовании мелководной зоны акватории водохранилища. Он относительно многочислен на слабо заиленных песках на глубине от 3 до 5 м. В многоводном 1990 г. единичные особи обнаружены в прибрежной зоне на глубине 1–2 м. Максимальная численность вида (250 экз./м<sup>2</sup>) отмечена в восточной части Главного плеса (ст. Средний Двор) на заиленной дерновине на глубине 7 м. По численности он уступал другому представителю данного рода – *P. barbatus* (Grube).

В июне 2009 г. в составе макрозообентоса водохранилища впервые зарегистрирована пиявка *Archaeobdella esmonti* (Перова, 2012; Perova, 2011). Этот обитатель солоноватоводных водоемов приспособлен к жизни на илистом грунте. Вид представляет элемент автохтонной фауны Каспийского моря, встречающийся также в Азовском море, устьевых областях Волги, Дона и Днепра и лиманах около Одессы (Лукин, 1976). Ранее *A. esmonti* считали палеарктическим эндемиком с ограниченным распространением (Лукин, 1976). Однако в конце XX в. началось продвижение вида на север. В 1990 г. *A. esmonti* обнаружена А.И. Бакановым в Волгоградском и Саратовском водохранилищах (Баканов, 1993). По мнению этого автора, она вселилась туда вслед за полихетами, которыми питается. Этот вид отмечен в составе макрозообентоса Чебоксарского и Куйбышевского водохранилищ (Баканов, 2005; Зинченко и др., 2008). По неопубликованным данным А.И. Баканова (Скаль-

ская, 2010), в августе 2001 г. *A. esmonti* найдена в Горьковском водохранилище ниже г. Кострома на биотопе песчанистого серого ила (глубина 6 м).

В Рыбинском водохранилище пиявка *A. esmonti* была отмечена на четырех из шести стандартных станций, одна из которых расположена в Волжском плесе водохранилища, остальные – в Главном. Она встречалась на глубине от 7 до 14 м на различных грунтах (серый ил, заиленные ракушечник, песок и торфянистые почвы). Наибольшее обилие *A. esmonti* (220 экз./м<sup>2</sup> и 10.7 г/м<sup>2</sup>) зарегистрировано в июне 2009 г. в Волжском плесе (ст. Молога) в биотопе серого ила с ракушечником (глубина 14 м). Доля пиявки в биомассе макрозообентоса была сравнительно высокой (33%), но по численности она составляла всего 7% общего количества бентоса. Пиявки были представлены крупными экземплярами длиной от 16 до 45 мм, их средняя индивидуальная масса составляла 48.4 мг, самая крупная особь имела массу 91.4 мг (рис. 12.6).

Размерно-массовые характеристики пиявок *A. esmonti*, обнаруженных в водохранилище, значительно превышали таковые для солоноватоводных водоемов (Мордухай-Болтовской, 1940). Тогда как по данным А.И. Баканова (1993), в пресных водах размеры *A. esmonti* несколько снижались. Подобное увеличение в несколько раз размеров тела при продвижении на север ранее отмечено для полихеты *Hypania invalida* в Горьковском и Ивановском водохранилищах (Щербина, 2001).



Рис. 12.6. Пиявка *Archaeobdella esmonti* из Рыбинского водохранилища.

Жизненный цикл пиявок этого вида и особенности их экологии до сих пор изучены мало. А.И. Баканов (1993) писал о частых находках *A. esmonti* совместно с полихетой *Hypania invalida*, которой, по его мнению, эта пиявка питается. Действительно, в нескольких публикациях указано, что *A. esmonti* питается мелкими полихетами (Эпштейн, 1968). Ф.Д. Мордухай-Болтовской (1960) считал, что эта пиявка – специализированный монофаг, потребляющий мелких амфаретид *Hypaniola kowalewsky* Grimm. В пробах макрозообентоса, собранных нами в 2009 г., полихета *Hypania invalida* не встречалась, следовательно, в Рыбинском водохранилище пиявка *Archaeobdella esmonti* может питаться другими донными беспозвоночными. Это подтверждают данные Е.И. Лукина (1976), который по типу питания относит *A.*

*esmonti* к группе пиявок, заглатывающих других животных. “Живя в илу, она, по-видимому, питается различными мелкими животными” (Лукин, 1976, стр. 446). Пиявки сем. *Egrobdebellidae* заглатывают добычу с помощью складчатой глотки, их пища разнообразна: черви, моллюски, ракообразные, личинки насекомых и собственная молодь (Монаков, 1998).

Осенью 2013 г. на девяти станциях водохранилища обнаружена олигохета *Quistadrilus multisetosus* (Smith, 1900). Этот вид был также отмечен при просмотре препаратов олигохет, собранных в водохранилище в начале 1990-х годов. В пробах, собранных ранее, он не был выявлен. По-видимому, конец XX в. может быть предполагаемым временем появления этого вселенца в Рыбинском водохранилище. Пути его проникновения в водохранилище не ясны.

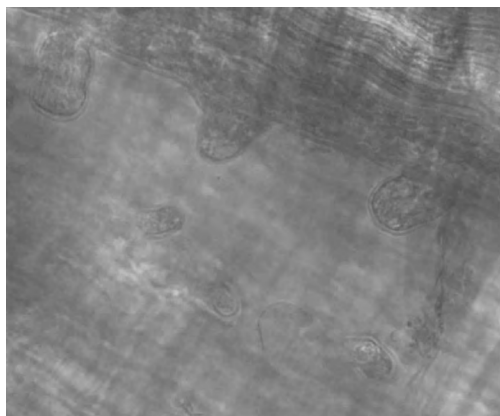


Рис. 12.7. Олигохета *Quistadrilus multisetosus* из Рыбинского водохранилища.

В связи со сложностью идентификации, в ранее опубликованных списках видов макрозообентоса верхневолжских водохранилищ (Рыбинское водохранилище..., 1972; Экологические проблемы..., 2001; Щербина, 2001; Архипова, 2005, 2007) данный вид отсутствовал. Отличительной особенностью червей *Q. multisetosus* от олигохет рода *Spirosperma* служит характер развития железистого эпителия, который образует поперечные ряды крупных эпидермальных сосочков на сегментах (рис. 12.7).

В 2013 г. максимальное обилие *Quistadrilus multisetosus* зарегистрировано на одной из самых продуктивных станций Рыбинского водохранилища, где общая численность и биомасса макрозообентоса достигали очень высоких значений – 45.5 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 63.98 г/м<sup>2</sup>. При этом доля олигохет, среди которых доминировали полисапробные виды, составляла 97% численности и 57% биомассы всего макрозообентоса.

*Quistadrilus multisetosus* (Smith, 1900) описан из многих водоемов Северной Америки (Holmquist, 1979), в том числе из Великих Озер (Spencer, Hudson, 2003). Вид в настоящее время активно расширяет свой ареал. В Европе он отмечен в Польше под названием *Peloscolex moszynskii* (Kasprzak, 1971). В последнее десятилетие обнаружен также в водоемах Бельгии (Seys et al., 1999; Heyer, 2012; Soors et al., 2013), Франции (Klink, 2010), Турции (Yildiz,

Balik, 2005) и Ирана (Mosavi et al., 2011). Некоторые авторы указывают его как вполне обычный вид в Бельгии, Голландии и Северной Германии (Van Naaren, Soors, 2013). В большинстве распространенных в России определителей (Чекановская, 1962, Определитель пресноводных..., 1977, Определитель пресноводных ..., 1994; Определитель зоопланктона..., 2016) этот вид не указан. Сходство морфометрических характеристик *Q. multisetosus* с представителями рода *Spirosperma* предопределяет вероятность его ошибочного определения как *Spirosperma ferox* (Eisen, 1879). Номенклатура, экология и диагностические особенности *Q. multisetosus* представлены в работах (Timm, 2009; Van Naaren, Soors, 2013). Также можно посмотреть описание его морфологии как *Peloscolex multisetosus* (Kasprzak, 1971; Holmquist, 1978) и как *Peloscolex moszynskii* (Kasprzak, 1971; Holmquist, 1979).

В 1962–1964 гг. в Горьковское водохранилище был интродуцирован байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus*, который весьма успешно расселился по всему водоему (Июффе, 1968). В 1986 г. гмелиноидес впервые обнаружен в Рыбинском водохранилище (Щербина, 1996), а в 1994 г. он зарегистрирован еще севернее – в оз. Белом в пределах Шекснинского водохранилища (Щербина и др., 1997). Обычно *G. fasciatus* предпочитает зону зарослей и ниже 2–3 м опускается редко, но в биоценозе дрейссенид он встречается на глубине 6–15 м. Его максимальная биомасса (25 г/м<sup>2</sup>) зарегистрирована в Главном плесе Рыбинского водохранилища в биоценозе *Dreissena polymorpha* (глубина 6 м). В Волжском плесе максимальная численность (3550 экз./м<sup>2</sup>) и биомасса (9.5 г/м<sup>2</sup>) обнаружены в 2006 г. (табл. 12.9).

Таким образом, за время существования водохранилища в него вселились девять видов макрозообентоса. Их максимальная численность и биомасса отмечена в биоценозе дрейссенид, продукты жизнедеятельности которых являются источником пищи и строительным материалом для трубокормиков ряда вселенцев. Большинство донных вселенцев проникли в Верхнюю Волгу в период с середины 1980-х до начала 1990-х годов, в настоящее время они имеют большое хозяйственное значение как кормовая база рыб и компонент системы биологического самоочищения водоема.

## 12.5. Рыбы<sup>5</sup>

В связи со значительными изменениями в таксономии рыб классификация и латинские названия приводятся не в первоначальном авторском написании, а по последней редакции базы данных Fish Base (Froese, Pauly, 2016). Таксономия приведена по последней редакции “Catalog of Fishes” (Van der Laan et al., 2014). Общий список рыб и рыбообразных Рыбинского водохранилища и его притоков, а также изменения в рыбном сообществе почти за век наблюдений приведены в специализированной монографии (Рыбы Рыбинского..., 2015).

Изначально формирование рыбного сообщества Рыбинского водохранилища связано с аборигенной ихтиофауной Верхней Волги, а также рыбами, случайно оказавшимися на затопливаемой территории. В первой половине

<sup>5</sup> Авторы раздела Е.А.Боровикова, Ю.В. Герасимов и Д.П.Карабанов. Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект № 17-05-00782-а)

XX века для этого района всего было зарегистрировано 37 видов рыб и рыбообразных, среди которых были такие ценные промысловые виды, как каспийская минога (*Caspiomyzon wagneri*), белуга (*Huso huso*), русский осетр (*Acipenser gueldenstaedtii*), севрюга (*A. stellatus*) и белорыбица (*Stenodus leucichthys*) (Васильев, 1950).

К концу первого десятилетия существования водохранилища в структуре его ихтиофауны произошли значительные изменения. Так, в результате зарегулирования исчезли проходные виды рыб (Васильев, 1955). С другой стороны, в водоемах Верхней Волги стали появляться новые виды (Васильев, 1952; Волга..., 1978; Экологические проблемы..., 2001). Появление не свойственных региону элементов ихтиофауны связано как с проводимыми акклиматизационными работами, так и с саморасселением рыб (пассивным, случайным и/или активным).

Работы по интродукции хозяйственно ценных видов рыб особенно активно проводились в 1950–1980-х годах. Посадка пеляди (*Coregonus peled*) в 1985 г., вероятно, последнее акклиматизационное мероприятие в Рыбинском водохранилище (Кудерский, 2001). Кроме пеляди предпринимались вселения и других представителей сиговых рыб, были попытки восстановить популяции осетровых (русский осетр, стерлядь), которые до постройки волжских водохранилищ встречались на рассматриваемой территории. С целью повышения рыбопродуктивности в водоем вселяли судака (*Sander lucioperca*) и сазана (*Cyprinus carpio*).

В целом, из 16 видов (без судака), которых вселяли в водохранилище вновь, лишь один – сазан, образовал малочисленную, но самоподдерживающуюся популяцию. Подобных популяций осетровых и сиговых так и не сформировалось в связи с отсутствием подходящих участков для нереста (Кудерский, 2001). Однако в случае сиговых нельзя исключать полного отсутствия эффекта акклиматизационных работ. Известно (Боровикова, Махров, 2013), что представители не только разных видов, но даже родов этого семейства легко скрещиваются друг с другом и дают плодовитое потомство. В условиях вселения в водохранилище многочисленных форм и видов гибридизация (в том числе и интрогрессивная) могла происходить достаточно часто. Отметим, что среди вылавливаемой ряпушки (*C. albula*) попадаются особо крупные особи длиной до 30 см. Обращает на себя внимание и значительная генетическая гетерогенность популяции ряпушки Рыбинского водохранилища (Рыбы Рыбинского..., 2015).

В настоящее время семь отмеченных в водоеме видов рыб являются активными или пассивными (случайно интродуцированными) вселенцами: черноморско-каспийская тюлька (*Chupeonella cultriventris*), бычок-кругляк (*Neogobius melanostomus*), трубоносый бычок (*Proterorhinus* sp.), звездчатая пуголовка (*Benthophilus stellatus*), европейская корюшка (снеток) (*Osmerus eperlanus*), европейская ряпушка. Требуется проверки зарегистрированное ранее (Экологические проблемы..., 2001) наличие популяций малой южной колюшки (*Pungitius platygaster*) и каспийского бычка-головача (*Ponticola gorlap*). Многочисленные популяции головешки-ротана (*Perccottus glenii*) сформировались в прудах бассейна водохранилища, но в самом водоеме этот вид пока не отмечен.

Большая часть перечисленных видов являются вселенцами с юга; лишь корюшка и ряпушка спустились вниз по системе созданных каналов за пределы южной границы своего естественного ареала. Следует отметить, что именно северные водоемы изначально были основными донорами вселенцев водохранилища. В настоящее время, напротив, наблюдается массовый поток рыб-вселенцев из Черноморско-Каспийского бассейна на север через волжские водохранилища. Примером таких “южных” вселенцев, ставших стабильным компонентом современного рыбного сообщества водохранилища, служат черноморско-каспийская тюлька и бычки. Интересно, что с появлением тюльки в 1990-х годах численность северного вселенца – корюшки – значительно снизилась, в 1950–1970-е годы она была супердоминантом в пелагическом сообществе (Иванова, 1982). В настоящее время черноморско-каспийская тюлька стала массовым видом и частично заменила корюшку в пелагиали водохранилища (Кияшко и др., 2012). Такие виды, как звездчатая пуголовка и малая южная колюшка, находки которых в водохранилище единичны, скорее всего, появились не в результате саморасселения, а были случайно занесены, например, с кормовыми объектами (Евланов и др., 1998). В целом можно отметить, что Рыбинское водохранилище – важный узел в южном и северном инвазивном коридоре (Слынько и др., 2010), своеобразная зона аккумуляции вселенцев, область интеградации северных и понто-каспийских гидробионтов (Слынько, 2001).

Ряд видов, поимки которых были зафиксированы в водохранилище, происходят, вероятно, из рыбоводных заводов, расположенными в его бассейне. Эта группа не оказывает влияния на ихтиофауну водоема, а представляет скорее природоведческий интерес. В нее входят микижа (*Oncorhynchus mikiss*), кумжа (*Salmo trutta*), белый амур (*Ctenopharyngodon idella*), канальный сомик (*Ictalurus punctatus*), белый толстолобик (*Hypophthalmichthys molitrix*) и другие экзотические для Верхней Волги виды.

Периодически встречаются в водохранилище группы рыб, не создающие популяций. Среди них можно выделить природные гибриды. Самыми распространенными являются гибриды карповых рыб: леща с плотвой (*Abramis brama* x *Rutilus rutilus*) и леща с густерой (*A. brama* x *Blicca bjoerkna*). Гибрид леща и плотвы распространен везде, где встречаются оба родительских вида. Это самый обычный гибрид среди карповых рыб, и Рыбинское водохранилище здесь не исключение. Недооценка доли гибридов при анализе уловов связана, прежде всего, со сложностью их первичного морфологического определения. В настоящее время разработаны достаточно простые методы идентификации гибридов (Кодухова, Слынько, 2007), и мониторинг этих особей эффективно ведется при научных ловах.

Гибридные особи отмечены среди обоих родительских видов – как плотвы, так и леща, независимо от места лова. Ключевое значение для массовой гибридизации в водохранилище имеет его уровенный режим. При низком уровне и задержке прогрева воды на нерестилищах к началу нереста основная масса производителей леща и плотвы размножается на общих участках. Одновременный нерест леща и плотвы на этих участках наблюдается также при высоком уровне и быстром прогреве воды, протекающем без резких колебаний. При несовпадении сроков нереста из-за температуры, даже при

повышенном уровне воды, данные участки используются как нерестилища преимущественно плотвой, в этом случае появление гибридной молоди с лещом единично и носит случайный характер (Кодухова, 2011). Таким образом, доля гибридов соответствующего поколения может служить косвенным показателем качества нереста и применяться при оценке воздействия на окружающую среду.

Ниже приводятся сведения о первичном ареале рыб-вселенцев Рыбинского водохранилища, их основных биологических характеристиках, особенностях процесса расселения.

*Acipenser gueldenstaedtii* (Brandt, Ratzeburg, 1833) – **русский осетр**. Волга – основная нерестовая река, по которой осетр ранее поднимался до Ржева. Обитал он и во многих ее притоках, в том числе в водоемах находящихся в прошлом на территории Рыбинского водохранилища. В настоящее время на Волге ареал этого вида ограничен нижними плотинами (Атлас пресноводных..., 2003 а). Ценнейшая промысловая рыба, объект заводского разведения. Единичные поимки взрослых рыб (1 особь за 3–5 лет), видимо, связаны с уходом их с рыбоводных заводов.

*A. ruthenus* (Linnaeus, 1758) – **стерлядь**. Речная рыба, единственный представитель осетровых, постоянно живущий в пресной воде. Широко распространена в бассейнах Черного, Азовского, Каспийского, Балтийского, Белого, Баренцева и Карского морей, бассейн Волги входит в состав ее первичного ареала (Берг, 1948; Атлас пресноводных..., 200 а). Однако постройка плотин на реке привела к снижению численности этого ценного вида, поэтому стерлядь включена в Красную книгу РФ (2001). Она объект пресноводной аквакультуры (Атлас пресноводных..., 200 а). Незначительное число вылавливаемых в Рыбинском водохранилище особей (2–5 шт. в год) полностью связано с искусственным воспроизводством.

*Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) – **речной угорь**. В России ареал угря приурочен к бассейнам Белого, Баренцева и Черного морей. В 1960-е годы угря выпускали в оз. Селигер, откуда он проник во все волжские водохранилища, в том числе и Рыбинское (Кудерский, 2001; Атлас пресноводных..., 2003 а). В последнем частота поимки угря составляла 8–10 экз. в год (Экологические проблемы..., 2001). Ценный промысловый вид, хотя ловится в небольшом количестве (Атлас пресноводных..., 2003 а). В водохранилище раз в несколько лет ловятся крупные взрослые особи речного угря.

*Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) – **черноморско-каспийская тюлька**. Нативный ареал приурочен к бассейнам Черного, Азовского и Каспийского морей. Пелагическая, эвригалинная рыба, обитает в море (соленость до 34‰), а также в пресноводных озерах и реках. В пределах нативного ареала тюлька – одна из основных промысловых рыб (Атлас пресноводных..., 2003 а).

Расселение вида на север связывают с постройкой каскада волжских водохранилищ: с 1960-х годов прошлого столетия наблюдали последовательное распространение тюльки вверх по Волге (Евланов и др., 1998). В литературе приводят разные даты первого обнаружения тюльки в Рыбинском водохранилище, начиная с 1990 г. (Атлас пресноводных..., 2003 а) по 1994 г. (Экологические проблемы..., 2001).



В настоящее время тюлька присутствует в уловах пелагического трала по всей акватории водохранилища. Для нее характерны значительные колебания численности. Вид является ключевым компонентом пелагического сообщества. В качестве основных факторов, регулирующих динамику численности тюльки, можно выделить термические условия и выедание хищными рыбами (Карабанов, 2013). Основными факторами, регулируемыми ростовые процессы, по-видимому, служат межвидовая трофическая конкуренция и снижение кормовых запасов (Кияшко и др., 2012).

***Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844) – белый амур.** Естественный ареал белого амура – Восточная Азия (Китай), в России – среднее и нижнее течение Амура, устье рек Сунгари, Уссури, оз. Ханка. Широко интродуцирован в водоемы Европы, Азии и Северной Америки (Атлас пресноводных..., 2003 а). В связи с разведением амура в искусственных условиях неизбежно его проникновение в естественные водоемы, что, вероятно, имеет место и в Рыбинском водохранилище, где отмечены единичные поимки особей, ушедших с рыбоводных заводов.

***Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1759) – сазан, обыкновенный карп.** Пресноводная рыба, но встречается и в солоноватых водах Каспийского моря, где образует полупроходную форму. Молодь питается сначала зоопланктоном, затем переходит на питание бентосом; взрослые рыбы потребляют моллюсков, растительность, личинок насекомых. Характеризуется порционным нерестом. Предельный возраст жизни 30 лет (Атлас пресноводных..., 2003 а). Естественный ареал вида состоит из двух частей: на западе сазан населяет водоемы Понто-Каспия и Аральского региона, на востоке обычен для водоемов Амурского бассейна (Берг, 1949 а; Атлас пресноводных..., 2003 а).

Редкий вид. В Рыбинское водохранилище в 1944–1948 гг. выпущено 133 тыс. сеголетков и около 3 тыс. производителей (Тихий, 1953). Однако, несмотря на несколько попыток интродукции, сазан в водохранилище так и не прижился. Имеются единственные данные о существовании устойчивой самовоспроизводящейся популяции в устьевой зоне р. Сутка (Экологические проблемы..., 2001). В Рыбинском водохранилище также изредка встречаются зеркальные карпы (объект аквакультуры).

***Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) – белый толстолобик.** Обитатель пелагиали, в течение практически всей жизни питается фитопланктоном. Естественный ареал связан с водоемами Восточной Азии, Амурского бассейна и Сахалина (Атлас пресноводных..., 2003 а). Толстолобик – ценная промысловая рыба, наряду с пелядь, лещом и судаком толстолобик стал одним из популярных объектов акклиматизации. Так, на протяжении ряда лет в конце прошлого столетия осуществлялось вселение толстолобика в водохранилища волжского бассейна (Иваньковское, Угличское, Горьковское и др.) (Кудерский, 2001). Из них он мог проникнуть в Рыбинское водохранилище. В последнее десятилетие пойманы две взрослые особи, очевидно, имевшие искусственное происхождение.

***Pungitius platygaster* (Kessler, 1859) – малая южная колюшка.** Естественный ареал малой южной колюшки – бассейны Черного, Азовского и Каспийского морей. В бассейне Волги встречается повсеместно в дельте

и низовьях; после зарегулирования Волги и других рек быстро расселяется в водохранилищах (Атлас пресноводных..., 2003 б). Населяет заросшие погруженной водной растительностью участки водоемов, ведет скрытый образ жизни в зарослях. Не образует стай и скоплений. Питается зоопланктоном и бентосом, собственной икрой и растительностью. Хозяйственного значения не имеет. Поедается окунем, судаком и другими хищными рыбами (Атлас пресноводных..., 2003 б). В работе (Яковлев и др., 2001) указаны “единичные находки на водозаборе Рыбинской ГРЭС”. Вероятно, авторы имели в виду приплотинный участок Рыбинского водохранилища у водозабора г. Рыбинск близ ГЭС. Больше сведений о находках данного вида в водохранилище нет.

***Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758) – европейская корюшка (снеток).** Корюшка – прибрежная проходная рыба, для которой отмечены скороспелые озерные популяции (снеток). Пелагический стайный вид, придерживается верхних и средних слоев воды. Питается мелким планктоном. Естественный ареал корюшки – водоемы бассейнов Балтийского, Белого и Баренцева морей. Самые южные популяции населяют озера Псковское и Белое (Атлас пресноводных..., 2003 а). Из Белого озера корюшка проникла в Рыбинское водохранилище по р. Шексна практически сразу после его создания (Берг, 1948; Васильев, 1950). Кроме естественного расселения производили вселение снетка во вновь созданный водоем, так, в 1945 г. в водохранилище выпущено 10 тыс. штук производителей (Тихий, 1953).

Промысловый вид, уже в 1949 г. стал объектом промысла в Рыбинском водохранилище (Васильев, 1950). В новых условиях снеток обнаружил высокую плодовитость и темп роста (Щетинина, 1954; Иванова, 1982). До конца XX в. корюшка доминировала по численности в пелагических комплексах рыб всех водохранилищ Верхней Волги (Иванова, 1982). В Рыбинском водохранилище уловы снетка колебались от 5 до 67 т (Кудерский, 2001). В настоящее время снеток является редким компонентом пелагического ихтиоценоза, встречается в пелагиали Шекснинского и Главного плесов водохранилища, а его место в трофической сети пелагиали заняла черноморско-каспийская только (Кияшко и др., 2012).

***Percottus glenii* (Dybowski, 1877) – головешка-ротан.** Предпочитает стоячие водоемы, пруды и болота. Неприхотлив к условиям среды, хорошо переносит дефицит кислорода в воде, выдерживает почти полное высыхание и промерзание водоемов, зарываясь в ил. Питается животной пищей доступного размера, как правило, бентосом и реже планктонными организмами, поедает молодь рыб и икру (Атлас пресноводных..., 2003 б). Очень прожорлив и всеяден. В пределах нативного ареала ротан населяет водоемы бассейна Амура, некоторых других дальневосточных рек России, а также северо-восточного Китая и Северной Кореи (Берг, 1949 б; Атлас пресноводных..., 2003 б). Первые находки головешки-ротана за пределами естественной области обитания отмечены с 1916 года (Дмитриев, 1971; Решетников, 2001). Впоследствии ротан широко распространился по водоемам, в том числе находящимся на 10° севернее естественной границы его ареала (Кудерский, 2001).

В Рыбинском водохранилище не отмечен, но небольшие популяции существуют в водоемах его бассейна. Есть вероятность, что в период паводка

этот вид проникает и в водохранилище, но не выдерживает пресса многочисленных хищников и в уловах пока не встречается.

***Benthophilus stellatus* (Sauvage, 1874) – звездчатая пуголовка.** Естественный ареал звездчатой пуголовки приурочен к бассейнам Черного, Азовского и Каспийского морей (Атлас пресноводных..., 2003 б). Изначально пуголовка не поднималась по Волге выше 30 км от Астрахани. Однако сейчас она образовала популяции в ряде водохранилищ Средней Волги. Возможны два пути ее расселения: саморасселение и случайное вселение вместе с кормовыми организмами (Евланов и др., 1998). Мелкий вид, хозяйственного значения не имеет. Входит в состав пищи ерша и судака (Атлас пресноводных..., 2003 б). В Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 2014 г. зафиксирована единственная находка взрослой особи, запутавшейся в старых сетях (Кодухова и др., 2016).

***Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) – бычок-кругляк, черноротый бычок.** Нативный ареал этого вида охватывает бассейн Азовского моря, прибрежные районы Черного и Каспийского морей, нижнее течение впадающих в них рек, а также Мраморное море (Атлас пресноводных..., 2003 б). Бычок-кругляк в пределах первичного ареала долгое время являлся ценным промысловым видом, что значительно подрывало его запасы. Ранее по Волге не поднимался выше Волгограда, однако за последние 45 лет широко расселился по ее бассейну (Евланов и др., 1998). Распространению бычка-кругляка способствует его эврибионтность: он способен жить и размножаться в широком диапазоне температуры воды и концентрации кислорода, имеет широкий спектр питания, способен поддерживать численность популяции за счет раннего созревания, особенностей оогенеза и высокой эффективности нереста (Соколов и др., 1994; Москалькова, 1996).

В настоящий момент можно говорить о существовании небольшой популяции вида в приплотинном участке Рыбинского водохранилища. Об этом свидетельствует пойманная там самка с развитыми половыми продуктами (Столбунов и др., 2013), регулярно вылавливаемая молодь бычка и находки этого вида в пищевом комке налима (Иванова, Касьянов, 2011).

***Ponticola gorlap* (Iljin, 1949) (sin. *Neogobius iljini* Vasiljeva et Vasiljev, 1996) – каспийский бычок-головач.** Ареал этого вида в России – побережье Среднего Каспия и низовья Волги до Волгограда. Эвригалинный вид, биология его не изучена. Питается мелкими бычками, моллюсками и ракообразными; сам же входит в состав питания хищных рыб (щука, сом, окунь и др.). Промыслового значения не имеет (Атлас пресноводных..., 2003 б). Известна единственная находка в Рыбинском водохранилище (Терещенко, Стрельников, 1997), данные требуют проверки.

***Proterorhinus* spp.** Smith, 1899 (ранее указан как *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814)) – **трубноносый бычок.** Эвригалинный вид. Предпочитает зарослевые биотопы, ведет малоподвижный донный образ жизни. Молодь питается зоопланктоном, взрослые в основном потребляют донных беспозвоночных. Промыслового значения не имеет. Объект питания хищных рыб (Атлас пресноводных..., 2003 б).

Естественный ареал бычка – водоемы Азовского и Каспийского морей (Берг, 1949 б; Атлас пресноводных..., 2003 б). С 1980-х годов отмечено

постоянное продвижение бычка вверх по Волге (Евланов и др., 1998). Впервые в Рыбинском водохранилище популяция трубконосого бычка обнаружена в 2002 г. у о-ва Юршинский в пределах Волжского плеса. Вид определен как бычок-цуцик, мраморный трубконосый бычок *P. marmoratus* (Pallas, 1814) (Слынько, 2008). Однако, по результатам молекулярно-генетических исследований (Neilson, Stepien, 2009; Sorokin et al., 2011), таксономия, систематика, филогеография бычков рода *Proterorhinus* требует дополнительного изучения. В настоящий момент трубконосые бычки стабильно присутствуют в прибрежных скоплениях молоди рыб водохранилища (Столбунов, 2015).

***Sander lucioperca* (sin. *Stizostedion lucioperca*) (Linnaeus, 1758) – судак.** Рыбинское водохранилище и водоемы его бассейна находятся в пределах естественного ареала этого вида. Судак – представитель аборигенной фауны рыб рассматриваемого региона. Однако в целях “уплотнения” ареала и повышения эффективности формирования рыбного населения его намеренно вселяли в водохранилище в середине прошлого столетия (1955 г.) (Кудерский, 2001).

Пелагический хищник, обитающий в открытой зоне озер и водохранилищ. Пищу взрослого судака составляют мелкие массовые виды рыб. Ценный объект промысла, однако в последние годы его уловы резко снизились (Герасимов и др., 2015).

***Coregonus albula* (Linnaeus, 1758) – европейская ряпушка.** Первичный ареал европейской ряпушки охватывает бассейны Северного, Балтийского, а также Баренцева и Белого морей; южная граница его проходит по Псковско-Чудскому водоему и озерам Верхней Волги (Селигер, Вселуг, Белое, Переславское). Живет в озерах, хотя есть и озерно-речные формы. Типичная проходная форма отсутствует (Атлас пресноводных..., 2003 а).

Ряпушку никогда не отмечали в числе постоянных обитателей водоемов, расположенных на территории будущего водохранилища. Однако уже в первые годы (1942–1943 гг.) его существования в уловах были отмечены единичные особи (Васильев, 1952). Очевидно, появление этого вида в составе ихтиофауны вновь созданного водоема связано с миграцией из оз. Белое. В то же время, есть сведения, что в 1952 г. для формирования местного промыслового стада в водохранилище вселяли личинок ряпушки; источник вселения не известен (Кудерский, 2001).

Интенсивное развитие популяции ряпушки в Рыбинском водохранилище происходило до начала 1970-х годов. Однако уже в последней четверти XX в. началось снижение ее численности. Наблюдаемое сейчас потепление климата также не способствует положительной динамике численности ряпушки. На генетическую структуру ее популяции в водохранилище существенное влияние могли оказать процессы гибридизации с многочисленными сиговыми, массово вселяемыми в водохранилище по программам акклиматизации ценных видов рыб (Боровикова, 2009). В настоящее время ряпушка является немногочисленным, но стабильным компонентом пелагической части рыбного сообщества.

***C. ladogae* (Pravdin, Golubev, Belyaeva, 1938) – рипус.** Крупная ряпушка Ладожского озера. Ряд российских ихтиологов рассматривают ее как подвид

или локальную форму европейской ряпушки (Берг, 1948; Потапова, 1978; Атлас пресноводных..., 2003 а). Максимальные размеры рипуса 46 см, вес до 1 кг; средний размер 23–28 см. Обитает обычно на больших глубинах (15 м и более); питается не только планктоном, но охотно поедает корюшку, молодь рыб, мизид. Созревает позднее обычной формы ряпушки (Решетников, 1980; Дятлов, 2002).

Ее намеренно выпускали весной 1955 г. личинками (120 тыс.) в Волжский плес Рыбинского водохранилища. Результат интродукции признан отрицательным (Поддубный, Сахарова, 1961).

***C. ladogae* x *C. maraenodes* – гибридный “уральский” рипус.** Гибрид получен в ходе выращивания товарного рипуса совместно с сигом из оз. Чудское в озерах Южного Урала (Таватуй, Увильды и др.) (Лопатышкина, 1957). Оказалось, что гибрид по сравнению с родительскими формами менее требователен к условиям обитания, полнее использует кормовые запасы водоема и лучше растет (Нестеренко, 1958). В связи с перечисленными особенностями “уральский” рипус стал одним из объектов разведения, вывозившимся в другие регионы (Бурмакин, 1963; Кудерский, 2001).

“Уральский” рипус дважды был выпущен в Рыбинское водохранилище в период с 1945 по 1955 гг.; результат вселения отрицательный (Тихий, 1953; Бурмакин, 1963).

***C. lavaretus* (Linnaeus, 1758) – карликовая форма из оз. Кубенское (“нелмушка”).** Систематическое положение формы не определено: одни авторы рассматривают ее как аберрантную форму европейского сига (Канеп, 1974), другие формально выделяют в ранг подвида *C. lavaretus nelmuschka* Pravdin (Шапошникова, 1977; Лебедев, 1982). Среднетычинковый сиг, характеризуется коротким жизненным циклом, ранним созреванием, высокой относительной плодовитостью (Лебедев, 1977).

В 1955 г. в Рыбинское водохранилище высаживали разновозрастной посадочный материал (3094 особей) (Титенков, 1956). Результат интродукции признан отрицательным.

***C. lutokka* (Kottelat, Bogutskaya, Freyhof, 2005) – сиг лудога.** Распространен преимущественно в южной части Ладожского озера (Дятлов, 2002). Отметим, что ряд авторов рассматривают лудогу как подвид или форму *C. lavaretus* (Берг, 1948; Правдин, 1954; Решетников, 1980; Дятлов, 2002). Среднетычинковый сиг, питается в основном зоопланктоном (Правдин, 1954). Особенностью лудогии является высокое содержание жира в полости тела и мышцах. На Ладожском озере ведется промысел этого сига, хотя запасы его за последние 50 лет существенно сократились (Дятлов, 2002).

В 1955 г. его личинок (805 тыс.) выпускали в Волжский плес Рыбинского водохранилища. В 1957 г. в уловах вблизи места выпуска отмечены трехлетки сига, определенные как сиг лудога (Кондратьев, 1958). В дальнейшем в уловах лудогу не отмечали (Поддубный, Сахарова, 1961).

***C. maraenoides* (Berg, 1916) – чудской сиг.** Большинство российских ихтиологов рассматривают чудского сига лишь как подвид *C. lavaretus* (Берг, 1948; Решетников, 1980). В пределах России населяет Псковско-Чудской водоем. Многотычинковая форма, ценный промысловый вид. Чудской сиг активно использовался в акклиматизационных работах, его вселяли в ряд

водохранилищ (Янковская, 1982), озера Южного Урала и другие водоёмы (Биккинин, 1979). В оз. Севан образовалась популяция гибрида чудского сига с сигом лудогой (Маилян, 1954).

В Рыбинское водохранилище чудского сига вселяли два раза: в 1945 г. икру (52 тыс.) и в 1955 г. личинок (1110 тыс.) в Волжский плес (Бурмакин, 1963; Поддубный, Сахарова, 1961; Янковская, 1982). В 1957 г. обнаружены две особи сига, определенные как чудской сиг. В дальнейшем в осенне–зимний период 1959–1960 гг. на песчаных склонах Волжского плеса выловлены пять сигов, достигших половой зрелости и пришедших на нерест. Половые продукты у них выметаны не были, несмотря на то, что лов проводили после окончания нереста, нормально происходящего у этого вида в октябре–ноябре. Вероятно, сиг не нашел в Рыбинском водохранилище подходящих нерестилищ с песчаногалечными грунтами, хотя в целом отловленные особи характеризовались хорошим темпом роста, средний вес их был более 1 кг (Поддубный, Сахарова, 1961). Результаты интродукции признаны отрицательными.

*C. peled* (Gmelin, 1789) – **пелядь**. Эндемик сибирских водоемов. В настоящее время ареал пеляди значительно расширился, акклиматизированные популяции широко представлены во многих европейских водоемах (Атлас пресноводных..., 2003 а). В Европейской части России длительное время основным источником зарыбления новых водоемов пелядью было племенное хозяйство “Ропша” в Ленинградской области (Головков, 1956; Бурмакин, 1963). Пелядь по сравнению с другими сиговыми менее требовательна к кислороду, может жить даже в эвтрофных водоемах. Питается преимущественно зоопланктоном, ценный промысловый вид (Атлас пресноводных..., 2003 а).

С 1969 по 1985 гг. предпринимали неоднократные попытки акклиматизации пеляди в Рыбинском водохранилище. Натурализация этого вида в водоеме не произошло, после выпуска встречались лишь единичные особи (Янковская, 1982; Пелядь..., 1989; Кудерский, 2001).

*Oncorhynchus mykiss* (sin. *Parasalmo mykiss*) (Walbaum, 1792) – **радужная форель, микижа**. Естественный ареал вида в России – водоемы Камчатки, единично встречается в Амурском лимане, на Командорских островах, водоемах материкового побережья Охотского моря (Атлас пресноводных..., 2003 а). Внутри вида в зависимости от морфоэкологических особенностей выделяют ряд форм, в том числе проходную и пресноводную формы. Ценная рыба, объект промысла и аквакультуры. Проходная форма внесена в Красную книгу РФ (2001). Единственный пойманный в Рыбинском водохранилище экземпляр, очевидно, имеет искусственное происхождение.

*Salmo trutta* (Linnaeus, 1758) – **кумжа, или форель**. В России кумжа обитает в бассейнах Баренцева, Белого, Балтийского, Черного и Каспийского морей. Вид представлен несколькими подвидами, образующими проходные и жилые пресноводные (форель) формы. Широко используется в акклиматизационных работах, ценная промысловая рыба. Объект спортивного рыболовства и рыбоводства. Все подвиды, за исключением *Salmo trutta trutta* (Linnaeus, 1758) внесены в Красную книгу РФ (2001).

Несколько пойманных в Рыбинском водохранилище особей, имели, вероятно, искусственное происхождение.

***Stenodus nelma*** (sin. *Stenodus leucithys*) (Pallas, 1973) – **нельма**. Населяет все реки бассейна Северного Ледовитого океана. В некоторых озерах (Кубенское, Зайсан), реках и водохранилищах образует жилые формы (Атлас пресноводных..., 2003 а). Ценная промысловая рыба, способная сокращать численность малоценных рыб в открытой зоне зарегулированных водоемов (Бурмакин, 1963; Атлас пресноводных..., 2003 а).

При проведении акклиматизационных раб от использовали жилую форму нельмы оз. Кубенское. Первая посадка разновозрастных особей в количестве 65 штук произведена в 1953 г.; затем 328 штук в 1955 г. Третья посадка проведена в 1957 г., посажено 592 особи (Титенков, 1956; Бурмакин, 1963). Однако проведенные работы оказались неэффективны, натурализации нельмы в водохранилище не произошло (Янковская, 1982; Кудерский, 2001). Встречалась в уловах единично; последняя поимка единственной взрослой особи отмечена в 1992 г. В настоящее время нельма (в том числе и форма оз. Кубенское) внесена в Красную книгу РФ (2001).

***Ictalurus punctatus*** (Rafinesque, 1818) – **канальный сомик**. Североамериканский вид. В России его разводят в водоемах с теплыми сбросными водами и прудовых хозяйствах (Кудерский, 1982). В Рыбинском водохранилище единичные находки связаны с уходом рыбы из рыбоводных хозяйств.

Таким образом, в Рыбинское водохранилище за весь период его существования путем интродукции и саморасселения вселялись 25 видов рыб. Из них как минимум пять видов успешно приспособились к условиям существования в водоеме: европейская корюшка (снеток), европейская ряпушка, черноморско-каспийская тюлька, бычок-кругляк и трубоносый бычок. Все эти рыбы – активные вселенцы, пришедшие в водохранилище с севера или юга. Из 16 видов и форм рыб, вселявшихся в водохранилище в ходе акклиматизационных раб от (не рассматривая судака), в настоящее время в уловах встречаются лишь единичные особи сазана и стерляди, причем существование последней, по-видимому, целиком зависит от искусственного воспроизводства.

## 12.6. Значение моллюсков дрейссенид для функционирования экосистемы водохранилища

### 12.6.1. Основные характеристики популяций дрейссенид и формируемых ими биоценозов<sup>6</sup>

**Распространение дрейссенид.** В Волжском плесе водохранилища с 1997 г. совместно обитают два вида дрейссенид: *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* (Orlova et al., 2000). С 2005 по 2012 гг. численность *D. polymorpha* сократилась более чем в пять раз, а *D. bugensis* – в три раза (табл. 12.10). В последующие годы на отдельных участках отмечена тенденция к восстановлению обилия популяции бугской дрейссены (Пряничникова и др., 2011).

Первый этап снижения численности дрейссенид, особенно *D. polymorpha* (более чем в 3 раза), зарегистрирован в 2009 г. На втором этапе в 2010 г. уменьшилась численность обоих видов до минимальных за исследуемый период значений, этот год отличался аномально высокой температурой воз-

<sup>6</sup> Авторы раздела Е.Г. Пряничникова и Г.Х. Щербина

духа и воды ( $>27^{\circ}\text{C}$  у поверхности (Лазарева и др., 2012; Лазарева, Пряничникова, 2013). Численность полиморфной дрейссены составила  $<10$  экз./м<sup>2</sup>, что более чем в 100 раз меньше, чем в 2005 г. (Пряничникова и др., 2011). Численность бугской дрейссены снизилась более чем в 30 раз. К 2012 г. наметилась положительная динамика обилия обоих видов (табл. 12.10). Однако после 2010 г. в Волжском плесе основу численности составляет *D. bugensis* (в среднем 77% обилия обоих видов, максимально 99%).

В Главном плесе в 2005 г. в качественных сборах в районе ст. Молога ( $58^{\circ}12'$  с.ш.,  $38^{\circ}27'$  в.д.) впервые отмечена *D. bugensis*, с этого года оба вида дрейссенид встречаются совместно, доля *D. bugensis* невелика (1–12% общей численности дрейссенид). В 2009 г. в этом плесе водохранилища *D. bugensis* присутствовала в количественных сборах, и ее вклад в общую численность дрейссенид составлял ~25% (Перова, 2012). В 2010 г. произошло увеличение ее доли ( $>90\%$ ) в общем количестве дрейссенид за счет сокращения плотности *D. polymorpha*. В 2011–2015 гг. *D. bugensis* в этом плесе не находили ни в качественных, ни в количественных сборах.

В Моложском плесе водохранилища до 2004 г. в донных биоценозах отмечали только *D. polymorpha*, лишь в 2005 г. обнаружены единичные особи *D. bugensis* в районе пр. Первомайка ( $58^{\circ}23'$  с.ш.,  $37^{\circ}44'$  в.д.) (Пряничникова и др., 2011). Численность *D. polymorpha* варьировала в пределах от  $>4$  тыс. экз./м<sup>2</sup> в 2008 г. до единичных экземпляров в 2013 г. (табл. 12.7).

**Таблица 12.10.** Численность дрейссенид (тыс.экз./м<sup>2</sup>) в Рыбинском водохранилище в 2005–2015 гг.

| Год  | Вид | В         | Г        | М        | Ш        |
|------|-----|-----------|----------|----------|----------|
| 2005 | DP  | 1.1±0.6   | 1.1      | 1.3±0.8  | 0.2      |
|      | DB  | 1.9±0.6   | 0        | ед. экз. | 0        |
| 2006 | DP  | 1.6±1.0   | –        | –        | –        |
|      | DB  | 1.7±0.7   | –        | –        | –        |
| 2007 | DP  | 1.3±1.0   | –        | 3.9      | 0.2      |
|      | DB  | 3.4±0.5   | –        | 0        | 0        |
| 2008 | DP  | 2.3±1.1   | –        | 4.1±0.6  | 0.5±0.4  |
|      | DB  | 8.3±3.8   | –        | 0        | 0        |
| 2009 | DP  | 0.6±0.2   | 0.6±0.3  | –        | –        |
|      | DB  | 4.8±2.3   | 0.4±0.2  | –        | –        |
| 2010 | DP  | ед. экз.  | 0.5±0.4  | –        | –        |
|      | DB  | 0.06±0.03 | 0.1±0.09 | –        | –        |
| 2011 | DP  | ед. экз.  | ед. экз. | –        | –        |
|      | DB  | 0.3       | 0.3±0.1  | –        | –        |
| 2012 | DP  | 0.2       | –        | ед. экз. | 0.2±0.1  |
|      | DB  | 0.7       | –        | 0        | 0        |
| 2013 | DP  | 0.9±0.2   | +        | ед. экз. | ед. экз. |
|      | DB  | 0.3±0.1   | 0        | 0        | 0        |
| 2014 | DP  | 1.3±0.4   | 0.3      | –        | –        |
|      | DB  | 0.2±0.1   | 0        | –        | –        |
| 2015 | DP  | 0.5       | +        | –        | +        |
|      | DB  | 3.1       | 0        | –        | +        |

**Примечание.** Плесы водохранилища: В – Волжский, Г – Главный, М – Моложский, Ш – Шекнинский; DP – *Dreissena polymorpha*, DB – *D. bugensis*, прочерк – отсутствие данных, «+» – вид обнаружен в качественных сборах, ед. экз. – единичные экземпляры ( $\leq 3$  в пробе).



Вплоть до 2015 г. считалось что в Шекснинском плесе обитает только *D. polymorpha*. Ее численность ( $<1$  тыс. экз./м<sup>2</sup>) существенно меньше, чем в других плесах (табл. 12.7). В 2015 г. в качественных сборах из этого плеса (ст. Любец, 59°00' с.ш., 37°51' в.д.) обнаружены два взрослых экземпляра *D. bugensis* размерами 21 и 31 мм.

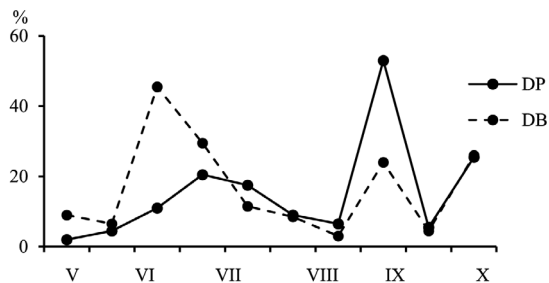
Таким образом, в 2005–2015 гг. бугская дрейссена была обнаружена во всех плесах водохранилища. К концу 2012 г. на значительной части его акватории произошло сокращение численности полиморфной и бугской дрейссены как в моновидовых, так и в двухвидовых сообществах.

**Размерная структура и размножение *D. polymorpha* и *D. bugensis*.** Эти характеристики изучены на примере популяций дрейссенид Волжского плеса водохранилища в 2005–2007 гг. В 2005 г. в популяции *D. polymorpha* в течение всего сезона преобладали взрослые моллюски длиной 20–25 мм, в популяции *D. bugensis* доминировали еще более крупные особи (25–36 мм). Незначительное количество сеголеток ( $\leq 5$ –10 мм) в популяциях обоих видов дрейссенид указывало на отсутствие их массового размножения. Низкой была и численность велигеров дрейссенид (табл. 12.11), близкие значения ( $\sim 4$  тыс. экз./м<sup>3</sup>) приводит Е.А. Соколова (2008).

**Таблица 12.11.** Численность велигеров дрейссенид (тыс.экз./м<sup>3</sup>) в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 2005–2007 гг.

| Год  | Дата (день, мес) | Станция |       |       |
|------|------------------|---------|-------|-------|
|      |                  | 1       | 2     | 3     |
| 2005 | 02.08            | 3.1     | 1.1   | 0     |
|      | 17.08            | 2.8     | 6.6   | 0     |
|      | 30.08            | 0.1     | 0     | 0     |
| 2006 | 04.07            | 5.9     | 6.3   | 7.1   |
|      | 20.07            | 13.7    | 19.5  | 5.0   |
|      | 03.08            | 31.0    | 1.6   | 42.7  |
|      | 21.08            | 0.6     | 58.5  | 42.7  |
|      | 01.09            | 3.3     | 5.5   | 0.6   |
| 2007 | 17.07            | 24.1    | 7.9   | 3.2   |
|      | 06.08            | 538.3   | 521.0 | 155.3 |
|      | 22.08            | 0       | 228.3 | 64.2  |

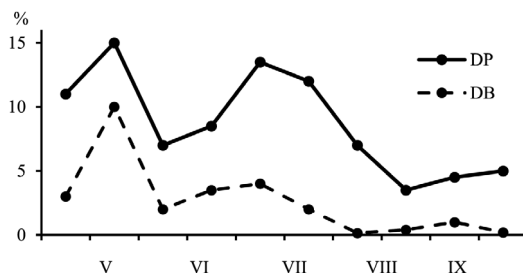
В 2006 г. оба вида размножались, о чем свидетельствовала динамика доли сеголеток в биоценозах с доминированием полиморфной дрейссены. (рис. 12.8). При доминировании бугской дрейссены (ст. 2), несмотря на значительное количество велигеров в толще воды (табл. 12.11), сеголетки не обнаружены. Возможно, на процесс оседания велигеров повлияли видовые различия формируемых дрейссенидами друз. У *D. polymorpha* из-за особенностей морфологического строения раковины (более плоское основание) друзы образуются округлые (шарообразные) и высокие, а у *D. bugensis* – более растянутые, нитевидные, особенно если они сформированы крупными моллюсками. Друзы бугской дрейссены отличаются менее прочными биусусными связями между моллюсками. К тому же, за счет особенностей строения раковины *D. bugensis* могут быть частично погружены в мягкие донные отложения.



**Рис. 12.8.** Динамика доли (%) сеголеток ( $\leq 5$  мм) *D. polymorpha* (DP) и *D. bugensis* (DB) в биоценозе с доминированием полиморфной дрейссены в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 2006 г.

В 2006 г. сеголетки *D. bugensis* в массе появились на месяц раньше таковых *D. polymorpha*. Как следствие, в следующем 2007 г. в популяции бугской дрейссены увеличилась доля особей размерной группы 15–20 мм. Особи *D. polymorpha* второго года жизни достигали меньшей длины (10–15 мм). Сеголетки *D. polymorpha* в водохранилище достигают в длину 11–13 мм, в среднем 6–7 мм (Скальская, 2002). Данные о размере сеголеток в популяции *D. bugensis* водохранилища в доступной автору литературе отсутствуют. Предположительно, они достигают большей длины, чем сеголетки полиморфной дрейссены. Экспериментально показано, что *D. bugensis* растет быстрее, чем *D. polymorpha* (Орлова и др., 2004).

В 2007 г. сеголетки *D. polymorpha* (ст. 1 и 3) встречались в меньшем количестве по сравнению с 2005–2006 гг. Сезонная динамика их численности и обилия велигеров в планктоне подтверждают факт размножения полиморфной дрейссены (табл. 12.11 и рис. 12.9). Сеголетки *D. bugensis* размером  $< 5$  мм в количестве, сопоставимом с таковым полиморфной дрейссены, зарегистрированы только в мае. В зоопланктоне в эти сроки велигеры еще отсутствовали (табл. 12.11). Вероятно, поздней осенью предыдущего года велигеры последних стадий развития (педивелигер и великонх) после оседания пережили зиму и продолжили свое развитие весной. Подобное отмечено в работе (Львова, Макарова, 1994). Развитие крупных велигеров *D. polymorpha* замедляется при понижении температуры воды осенью и они могут “входить в зиму” (Кирпиченко, 1964).



**Рис. 12.9.** Динамика доли (%) сеголеток ( $\leq 5$  мм) *D. polymorpha* (DP) и *D. bugensis* (DB) в биоценозе с доминированием полиморфной дрейссены в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 2007 г.

В Волжском плесе *D. bugensis* размножалась один год из трех. Вероятно, это связано с недостатком тепла в северном водоеме, каким служит Рыбинское водохранилище. *D. bugensis* – южный вид, вселившийся к нам относительно недавно. По-видимому, ей не хватает одного вегетационного сезона для накопления суммы температур, необходимой для начала размножения. Развитие гонад происходит только в теплый сезон, а зимой рост половых клеток практически останавливается (Львова, Макарова, 1994). Размножение бугской дрейссены один раз в несколько лет зафиксировано также в Угличском водохранилище (Орлова, Щербина, 2001, 2002; Щербина, 2008).

Оседающие велигеры начинают прикрепляться к субстрату по достижении длины 200 мкм, но большее их количество продолжает вести планктонный образ жизни, пока нередуцированный велюм позволяет им парить в толще воды (Кирпиченко, 1971). За это время они успевают вырасти до 225–255 мкм. Одновременно подрастают велигеры нового поколения и оседают вместе с запаздывающими личинками предыдущего поколения. Таким образом, из одновременно осевших велигеров возникают разноразмерные и разновозрастные группы поствелигеров. В результате в однолетней популяции моллюска в течение года встречаются особи длиной от 0.3 до 15 мм. Зимовка мелких особей (1–2 мм) может быть причиной раннего появления моллюсков  $\leq 5$  мм в начале следующего вегетационного сезона.

В популяции *D. polymorpha* особи размером  $>30$  мм встречались единично, а в популяции *D. bugensis* достигали 12% общей численности. Максимальная длина бугской дрейссены в Рыбинском водохранилище составила 38 мм, а полиморфной – 33 мм. *D. bugensis* растет быстрее, чем *D. polymorpha*. Цикл развития гонад и нерест бугской дрейссены более продолжительные и заканчиваются позднее, чем у полиморфной. Более растянутые сроки размножения *D. bugensis*, возможно, способствуют более эффективному расселению и дают определенные преимущества для выживания осевших моллюсков. Сопоставление данных по количеству велигеров в планктоне (табл. 12.11) с пиками численности моллюсков 1–5 мм в популяциях дрейссенид (рис 12.8 и 12.9) позволяет предположить, что в июне большая часть велигеров принадлежала *D. bugensis*, а в августе – *D. polymorpha*.

**Фильтрационная активность и питание дрейссенид.** Для количественной характеристики фильтрационной активности двустворчатых моллюсков обычно используют показатель скорости фильтрации воды. Скорость фильтрации выражают как объем воды, который моллюски способны пропустить через свой вододвижущий аппарат за определенный отрезок времени. Можно сказать, что скорость фильтрации – условно осветляемый объем воды за единицу времени (Алимов, 1981).

Скорость фильтрации дрейссенид изучали многие авторы, но большинство исследований были посвящены *D. polymorpha* (Михеев, 1966, 1967 а, б; Михеев, Сорокин, 1966; Кондратьев, 1967, 1969, 1970; Алимов, 1981; Fanslow et al., 1995; Horgan, Mills, 1997). Фильтрационная способность *D. bugensis* была исследована на примере популяции из Запорожского водохранилища (Золотарева и др., 1975; Лубянов, Золотарева, 1976). Экспе-

риментальные исследования фильтрации обоих видов дрейссенид, взятых для опытов из одного водоема в местах их совместного обитания, показали более высокую скорость фильтрации у бугской дрейссены (на 37%) по сравнению с полиморфной (Diggins, 2001).

Наши эксперименты по фильтрации проводили при низкой (1.5 г/м<sup>3</sup>), средней (9.2 г/м<sup>3</sup>) и высокой (31.4 г/м<sup>3</sup>) начальной концентрации хлореллы. В течение всего эксперимента различия между средними значениями скорости фильтрации у *D. polymorpha* и *D. bugensis* наиболее четко выражены и статистически достоверны при содержании водорослей <10 г/м<sup>3</sup>. При более высокой начальной концентрации хлореллы скорость фильтрации этих двух видов различалась незначительно (табл. 12.12).

**Таблица 12.12.** Скорость фильтрации (мл/экз. ч) двух видов дрейссенид при различной начальной концентрации хлореллы.

| Вид                  | Начальная концентрация хлореллы в эксперименте, г/м <sup>3</sup> |                            |                         |
|----------------------|--|----------------------------|-------------------------|
|                      | 1.5  | 9.2                        | 31.4                    |
| <i>D. polymorpha</i> | <u>0.44–1.27</u><br>6.28   | <u>0.6–12.00</u><br>8.95   | <u>0–56.70</u><br>11.81 |
| <i>D. bugensis</i>   | <u>1.78–16.57</u><br>9.00  | <u>0.83–20.17</u><br>10.88 | <u>0–59.00</u><br>12.87 |

**Примечание.** Над чертой минимум и максимум, под чертой – среднее.

Скорость фильтрации дрейссенид при низкой начальной концентрации хлореллы (в среднем 6–9 мл/экз. ч) оказалась меньше таковой по данным раб от (Михеев, 1966; Золотарева и др., 1975; Кондратьев, 1967, 1970; Horgan, Mills, 1997). Причина заключается в том, что расчет скорости фильтрации выполняют по количеству удаленных из воды частиц, а при низкой их концентрации моллюски улавливают сестон с меньшей эффективностью (Алимов, 1981). Вследствие этого расчетные значения скорости фильтрации оказываются заниженными. Скорость фильтрации обоих видов дрейссенид при концентрации хлореллы >9 г/м<sup>3</sup> не отличалась от данных, приведенных в работах, указанных выше.

При низкой и средней начальной концентрации хлореллы минимальная доля мелких клеток (1.4–4.3 мкм) в вариантах с *D. polymorpha* составляла 61–64%. А в вариантах с *D. bugensis* она была заметно ниже (28–56%), особенно при низкой концентрации водорослей (28%). При средней концентрации минимальная доля мелких клеток в эксперименте с бугской дрейссеной составила 56%. А при высокой начальной концентрации в вариантах с *D. polymorpha* она снижалась до 33%, в вариантах с *D. bugensis* – до 28%. В целом, динамика размерного состава клеток водорослей в течение эксперимента свидетельствовала о том, что *D. bugensis* предпочитала более мелкие клетки хлореллы, а *D. polymorpha* – более крупные (Пряничникова, Щербина, 2005).

Визуально в эксперименте у *D. bugensis* отмечено более низкое количество агглютинатов и фекалий по сравнению с *D. polymorpha*. Это указывало на более высокую фильтрационную активность и более эффективную утилизацию потребленной пищи *D. bugensis*. Вероятно, это одна из причин вы-

теснения полиморфной дрейссены бугской формой в речных плесах верхневолжских водохранилищ.

Значения скорости фильтрации *D. polymorpha* из удаленных друг от друга участков водохранилища достоверно не различались и имели сходную динамику в эксперименте (Пряничникова, Щербина, 2007). В целом, полученные нами в эксперименте скорости фильтрации *D. polymorpha* сопоставимы с данными раб от (Михеев, 1966; Золотарева и др., 1975; Кондратьев, 1967, 1970; Horgan, Mills, 1997).

Фильтрационный эффект и большое значение дрейссенид в процессах осаждения sestona во многих водоемах хорошо выражены. Так, сроки, необходимые для того, чтобы популяция дрейссен могла профильтровать объем эпилимниона в озерах Мазурской группы (Польша) составляют от 2 дней до 5–6 лет при средней скорости фильтрации 35 мл/ч на грамм живого веса моллюска (Stanczykowska, 1968). В Пяловском водохранилище дрейссены ежесуточно отфильтровывают 1/20 часть объема воды (Михеев, 1967 а). В Учинском водохранилище за сутки популяция дрейссены профильтровывает 1/50 часть объема воды (Львова-Качанова, Извекова, 1973).

**Макрозообентос биоценозов дрейссенид.** В 2005–2007 гг. в Волжском плесе водохранилища в составе макрозообентоса биоценозов, сформированных двумя видами дрейссенид, обнаружено 103 таксона беспозвоночных, среди которых 97 определены до вида. Наиболее широко представлена фауна хирономид – 40 видов и форм, несколько меньше моллюсков – 27 таксонов, олигохет – 12 видов и пиявок – 5 видов. Кроме того, в поселениях моллюсков обнаружены полихеты – 1 вид, ракообразные – 2, личинки поденок – 3, ручейников – 6 и мокрецов – 4.

Индекс фаунистического сходства между тремя станциями Волжского плеса был достаточно высоким ( $>0.6$ ), наибольшее сходство (0.75) отмечено между биоценозами с доминированием *D. polymorpha* (ст. 1 и 3) (табл. 12.13). Здесь же обнаружено максимальное количество (101) таксонов животных, большинство из которых представлены хирономидами (39), моллюсками (27) и олигохетами (15). В биоценозе с доминированием *D. bugensis* выявлено 55 таксонов, основу видового богатства формировали хирономиды (23) и олигохеты (11). Среднее число видов в пробе в биоценозе *D. polymorpha* ( $12 \pm 0.4$ ,  $p < 0.05$ ) вдвое выше, чем в биоценозе *D. bugensis* ( $6 \pm 0.3$ ,  $p < 0.05$ ).

К постоянным (встречаемость  $\geq 50\%$ ) видам макробеспозвоночных биоценоза *D. polymorpha* относились четыре вида: *Potamothenis moldaviensis* (Vejdovsky et Mrazek, 1902), *Cryptochironomus obreptans* (Walker, 1856), *Helobdella stagnalis* (Linnaeus, 1758) и *Limnodrilus hoffmeisteri* (Claparede, 1862). В биоценозе с доминированием *Dreissena bugensis* постоянно обитали только два вида олигохет: *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Potamothenis moldaviensis*. В сообществах обоих видов дрейссенид чаще всего встречалась олигохета *P. moldaviensis*. В Рыбинском водохранилище олигохеты *P. moldaviensis* и *Limnodrilus hoffmeisteri* характеризуются высокой встречаемостью и за пределами биоценозов дрейссенид (Перова, 2004).

**Таблица 12.13.** Средняя численность ( $N$ , экз./м<sup>2</sup>) и биомасса ( $B$ , г/м<sup>2</sup>) дрейссенид в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 2005–2007 гг.

| Вид       | 2005 г.                     |                              | 2006 г.                       |                              | 2007 г.                       |                              |
|-----------|-----------------------------|------------------------------|-------------------------------|------------------------------|-------------------------------|------------------------------|
|           | $N$                         | $B$                          | $N$                           | $B$                          | $N$                           | $B$                          |
| Станция 1 |                             |                              |                               |                              |                               |                              |
| DB        | <u>489±92</u><br>167–966    | <u>1172±218</u><br>205–2292  | <u>2473±503</u><br>23–4717    | <u>1319±4376</u><br>145–4715 | <u>4226±555</u><br>917–6167   | <u>3343±293</u><br>1541–4723 |
| DP        | <u>2679±397</u><br>883–387  | <u>3023±400</u><br>1246–472  | <u>3187±709</u><br>152–7950   | <u>2773±299</u><br>1729–508  | <u>4368±932</u><br>1383–11567 | <u>2530±238</u><br>1787–4240 |
| Станция 2 |                             |                              |                               |                              |                               |                              |
| DB        | <u>1831±290</u><br>467–3667 | <u>4944±793</u><br>1155–8971 | <u>2039±376</u><br>67–3350    | <u>6953±661</u><br>3462–9447 | <u>2023±165</u><br>1350–2850  | <u>5864±407</u><br>4017–7993 |
| DP        | <u>105±36</u><br>0–300      | <u>428±267</u><br>0–364      | <u>77±34</u><br>17–367        | <u>171±68</u><br>22–657      | <u>115±62</u><br>0–617        | <u>80±39</u><br>0–342        |
| Станция 3 |                             |                              |                               |                              |                               |                              |
| DB        | <u>363±122</u><br>15–443    | <u>446±182</u><br>108–885    | <u>1773±428</u><br>20–3483    | <u>1174±215</u><br>233–2682  | <u>3578±329</u><br>1767–4783  | <u>4693±462</u><br>2735–6443 |
| DP        | <u>2533±226</u><br>175–2900 | <u>2755±131</u><br>2483–3028 | <u>4723±1200</u><br>313–12800 | <u>2882±314</u><br>1057–4515 | <u>4372±161</u><br>3517–5167  | <u>2221±108</u><br>1923–2948 |

**Примечание.** Над чертой – среднее значение с его ошибкой, под чертой – минимум и максимум; DB – *D. bugensis*, DP – *D. polymorpha*.

**Таблица 12.14.** Основные характеристики макрозообентоса биоценозов двух видов дрейссенид.

| Показатель    | Биоценоз<br><i>D. polymorpha</i> * | Биоценоз с доминированием     |                               |
|---------------|------------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|
|               |                                    | <i>D. polymorpha</i>          | <i>D. bugensis</i>            |
| $H_N$         | <u>3.25±0.12</u><br>2.87–3.51      | <u>2.66±0.06</u><br>2.51–2.77 | <u>2.12±0.09</u><br>2.02–2.18 |
| $H_B$         | <u>3.14±0.14</u><br>2.70–3.46      | <u>2.41±0.06</u><br>2.29–2.49 | <u>1.68±0.08</u><br>1.61–1.74 |
| $S$           | 25±1.7                             | 12±0.4                        | 6±0.3                         |
| $N$ общая     | <u>17542±3885</u><br>5825–29800    | <u>2214±178</u><br>988–4867   | <u>768±71</u><br>225–2017     |
| $N$ хирономид | <u>3483±990</u><br>1625–7525       | <u>400±46</u><br>50–1933      | <u>175±21</u><br>33–417       |
| $N$ олигохет  | <u>13171±4006</u><br>3850–27300    | <u>1271±106</u><br>75–3350    | <u>461±55</u><br>50–1333      |
| $B$ общая     | <u>60.0±11.0</u><br>21.4–82.5      | <u>8.9±0.8</u><br>2.9–22.5    | <u>4.0±0.5</u><br>0.9–12.1    |
| $B$ хирономид | <u>43.5±9.0</u><br>13.4–63.0       | <u>1.7±0.3</u><br>0.1–13.9    | <u>1.5±0.4</u><br>0.1–9.2     |
| $B$ олигохет  | <u>10.0±2.3</u><br>3.2–18.3        | <u>3.8±0.3</u><br>0.3–11.0    | <u>1.4±0.2</u><br>0.2–4.3     |

**Примечание.** Над чертой – среднее, под чертой – минимум и максимум;  $S$  – число видов в пробе,  $N$  – численность, экз./м<sup>2</sup>,  $B$  – биомасса, г/м<sup>2</sup>. \* – биоценоз *D. polymorpha* до вселения *D. bugensis* (1993 г.), данные Г.Х. Щербины.

В биоценозе с доминированием полиморфной дрейссены отмечено более высокое видовое богатство и таксономическое разнообразие, чем в та-

ковом с доминированием бугской дрейссены (табл. 12.14). Между данными биоценозами существуют достоверные отличия ( $p < 0.05$ ) индекса Шеннона и числа видов в пробе.

Динамика обилия в биоценозах с разными доминантными видами дрейссенид была сходной, но абсолютные значения численности и биомассы макрозообентоса различались (табл. 12.15). Наибольшее количество бентоса зарегистрировано в биоценозах с преобладанием *D. polymorpha*. Основную часть донных беспозвоночных здесь составляли олигохеты. В биоценозе с доминированием *D. bugensis* олигохеты также формировали значительную долю численности макрозообентоса, но наибольший вклад в биомассу вносили хирономиды (табл. 12.14).

**Таблица 12.15.** Динамика обилия макрозообентоса в биоценозах дрейссенид Волжского плеса Рыбинского водохранилища на участке мониторинга (ст. 1–3).

| Год  | Биоценоз с доминированием   |                           |
|------|-----------------------------|---------------------------|
|      | <i>D. polymorpha</i>        | <i>D. bugensis</i>        |
| 2005 | <u>2347±390</u><br>11.1±0.9 | <u>802±105</u><br>4.7±0.6 |
| 2006 | <u>2434±234</u><br>8.0±0.3  | <u>818±152</u><br>4.1±0.5 |
| 2007 | <u>1873±297</u><br>7.8±0.5  | <u>688±111</u><br>3.2±0.2 |

**Примечание.** Над чертой – численность, экз./м<sup>2</sup>; под чертой – биомасса, г/м<sup>2</sup>.

В трофической структуре макрозообентоса биоценозов дрейссенид преобладали детритофаги-глотатели (в основном олигохеты), которые составляли >50% численности и ~40% биомассы обоих биоценозов. Дрейссениды осаждают большое количество взвешенного органического вещества в виде фекалий и агглютинатов, составляющих основу питания олигохет (Монаков, 1998). Большое значение (до 19% численности и >40% биомассы) в биоценозах дрейссенид имели фитодетритофаги-фильтраторы+собиратели (в основном личинки хирономид и некоторые моллюски). Представители данной трофической группы предпочитают питаться в биоценозе дрейссенид (Львова-Качанова, Извекова, 1973; Монаков, 1998). Повышение плотности поселений дрейссенид приводит к увеличению продуктов их жизнедеятельности, которые, оседая на дно, положительно влияют на развитие макрозообентоса, особенно олигохет и хищных беспозвоночных.

Преимущество агглютинированных дрейссеной частиц объясняют обогащением ослизненной в мантийной полости моллюсков взвеси бактериями, при этом частицы взвеси становятся более усвояемыми благодаря пищеварительному действию экзоферментов мукоцитов моллюска (Львова-Качанова, Извекова, 1973). Положительное влияние на развитие макрозообентоса продуктов жизнедеятельности дрейссенид подтверждены нашими наблюдениями на водохранилище. Так, в 1990 г. плотность друз *D. polymorpha* возросла в 2.3 раза относительно 1980 г., а доля олигохет в этом биоценозе увеличилась в 6.3 раза (Перова, Щербина, 1998). Рост биомассы донных сообществ более чем на порядок отмечен также при вселении *D. polymorpha* в оз. Лукомское (Ляхнович и др., 1983).

По результатам исследования фильтрационной активности двух видов дрейссенид высказано предположение, что *D. bugensis* предпочитает более мелкие фракции сестона и лучше усваивает пищу, чем *D. polymorpha* (Пряничникова, Щербина, 2005). По этой причине, возможно, качество продуктов жизнедеятельности бугской дрейссены (агглютинаты и фекалии) менее привлекательно для макробеспозвоночных. Как следствие, в Рыбинском водохранилище в биоценозе *D. bugensis* видовой состав макробеспозвоночных достоверно беднее, а количество макрозообентоса меньше, чем таковое в биоценозе *D. polymorpha*. В Куйбышевском водохранилище биоценозы с доминированием *D. polymorpha* также более благоприятны для других беспозвоночных, чем биоценозы с преобладанием *D. bugensis* (Яковлева, Яковлев, 2011).

С биоценозом дрейссенид сопряжено пространственное распределение и обилие видов-вселенцев *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и *Hypania invalida* (Grube, 1860) (Щербина, 2001; Перова, Щербина, 2002; Перова, 2004). В Волжском плесе Рыбинского водохранилища наибольшие встречаемость и биомасса *H. invalida* отмечены в биоценозе с преобладанием бугской дрейссены (ст. 2), а *Gmelinoides fasciatus* – в биоценозе с преобладанием полиморфной (ст. 1 и 3). В Куйбышевском водохранилище, напротив, гипания предпочитает в основном друзы, сформированные *Dreissena polymorpha* (Яковлев, Яковлева, 2010). Гипания – пелофил (Иоффе, 1958), максимальное ее обилие зарегистрировано на заиленных песках в биоценозе *D. polymorpha* при численности моллюсков 1550–2800 экз./м<sup>2</sup> (Щербина, 2009). По данным Ц.И. Иоффе (1958), два фактора существенно влияют на выбор места обитания полихеты – питание и возможность образовывать трубки-домики. Следовательно, продукты жизнедеятельности дрейссены являются источником пищи и материалом для строительства домиков.

В целом, видовое богатство и обилие макробеспозвоночных были значительно выше в биоценозах полиморфной дрейссены Волжского плеса Рыбинского водохранилища до вселения бугской формы (табл. 12.14). После формирования двух видовых сообществ дрейссенид видовое богатство и обилие основных групп макрозообентоса (олигохет и хирономид) уменьшилось.

Таким образом, в составе макрозообентоса биоценозов дрейссенид Волжского плеса водохранилища обнаружено 103 таксона беспозвоночных, среди которых наибольшим богатством отличались хирономиды. Максимальное видовое богатство и обилие макрозообентоса характерны для биоценоза с преобладанием *D. polymorpha*, при увеличении в нем доли *D. bugensis* эти показатели достоверно снижаются. В макрозообентосе биоценозов обоих видов дрейссенид наибольшую роль играют детритофаги-глутатели, представленные олигохетами с доминирующим видом *Potamothrix moldaviensis*. К 2005–2007 гг. в биоценозах, формируемых двумя видами дрейссенид, уменьшилось видовое богатство и обилие основных групп макрозообентоса по сравнению с предшествующим периодом, когда в роли доминанта выступала только одна *Dreissena polymorpha*.



### 12.6.2. Роль велигеров дрейссен в структуре и продуктивности планктона<sup>7</sup>

Личинка дрейссенид (велигер) обитает в толще воды и представляет временный компонент зоопланктона (меропланктон). Наличие планктонной личинки способствует расселению моллюсков, а также позволяет им использовать дополнительные пищевые ресурсы пелагиали. Дрейссениды размножаются в теплое время года порционно. В планктоне водохранилищ Волги их велигеры присутствуют с конца мая – начала июня до конца октября, пик численности приходится на июль–август (Столбунова, 2013; Лазарева и др., 2015).

Вклад велигеров в обилие и продукцию планктона, а также потребление ими различных видов пищи анализировали по материалам 2004–2009 гг. Эти данные характеризуют продолжительный период (с начала 1980-х годов) сравнительно высокой (в среднем за май–октябрь  $45 \pm 20$  тыс. экз./м<sup>3</sup>) численности велигеров в планктоне пелагиали водохранилища. В последующие годы (2010–2016 гг.) при низкой численности велигеров вклад в суммарные характеристики сообщества оценивали пропорционально их обилию.

**Численность и биомасса.** В 2004–2009 гг. летом велигеры образовывали 12–25% численности мирного зоопланктона, весной и осенью их количество не превышало 5% (табл. 12.13). Летняя численность велигеров сравнима с таковой ракообразных-фильтраторов, а их биомасса близка к отмеченной для мирных коловраток. Доля велигеров в биомассе мирного зоопланктона во второй половине лета достигала 7%. В отдельные годы пиковая концентрация велигеров превышала численность остальных фильтраторов метазоопланктона. Так, в июле–августе 2006 г. регистрировали  $164 \pm 52$  тыс. экз./м<sup>3</sup> велигеров, на отдельных станциях  $>350$  тыс. экз./м<sup>3</sup>. Это в 6–12 раз выше, чем в другие годы нового века. Доля велигеров в среднем по акватории водохранилища составила ~70% обилия фильтраторов зоопланктона, максимум 90%.

**Таблица 12.16.** Сезонные изменения численности (*N*), биомассы (*B*), продукции (*P*) и рациона (*C*) основных групп мирного зоопланктона и велигеров дрейссенид в пелагиали Рыбинского водохранилища в 2004–2009 гг.

| Показатель                          | Весна<br>(40 сут) |      | Лето-1<br>(35 сут) |    | Лето-2<br>(60 сут) |    | Осень<br>(45 сут) |     |
|-------------------------------------|-------------------|------|--------------------|----|--------------------|----|-------------------|-----|
|                                     | 1                 | 2    | 1                  | 2  | 1                  | 2  | 1                 | 2   |
| <i>N</i> , тыс. экз./м <sup>2</sup> |                   |      |                    |    |                    |    |                   |     |
| <i>N</i> <sub>vel</sub>             | <0.01             | <0.1 | 115                | 12 | 173                | 25 | 5                 | 5   |
| <i>N</i> <sub>cl</sub>              | 23                | 14   | 124                | 14 | 65                 | 9  | 64                | 60  |
| <i>N</i> <sub>cop</sub>             | 70                | 42   | 98                 | 10 | 137                | 20 | 9                 | 8   |
| <i>N</i> <sub>rot</sub>             | 73                | 44   | 600                | 64 | 319                | 46 | 28                | 26  |
| <i>B</i> , мг/м <sup>2</sup>        |                   |      |                    |    |                    |    |                   |     |
| <i>B</i> <sub>vel</sub>             | <0.01             | <0.1 | 91                 | 1  | 182                | 7  | 6                 | 0.4 |
| <i>B</i> <sub>cl</sub>              | 570               | 71   | 5275               | 84 | 1368               | 52 | 1422              | 89  |
| <i>B</i> <sub>cop</sub>             | 176               | 22   | 420                | 7  | 751                | 29 | 117               | 7   |
| <i>B</i> <sub>rot</sub>             | 57                | 7    | 471                | 8  | 327                | 12 | 55                | 3   |

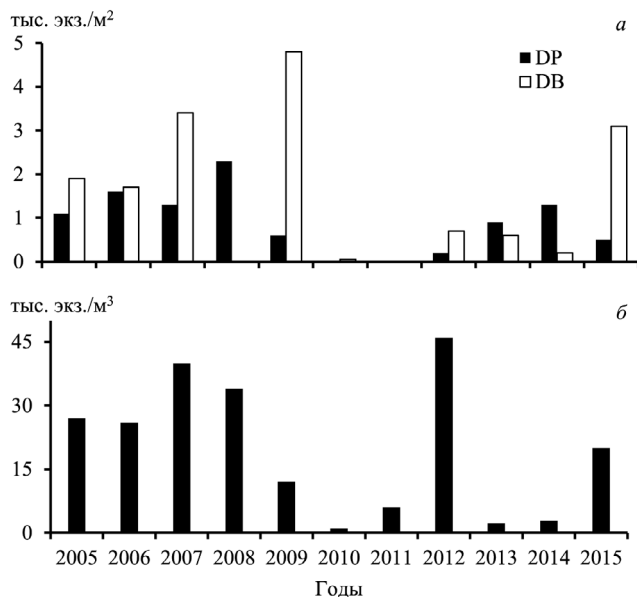
<sup>7</sup> Авторы раздела В.И. Лазарева и Е.Г. Пряничникова

Продолжение таблицы 12.16

| Показатель  | Весна<br>(40 сут) |      | Лето-1<br>(35 сут) |    | Лето-2<br>(60 сут) |    | Осень<br>(45 сут) |      |
|---|-------------------|------|--------------------|----|--------------------|----|-------------------|------|
|   | 1                 | 2    | 1                  | 2  | 1                  | 2  | 1                 | 2    |
| <i>P</i> , кал/м <sup>2</sup> за май–октябрь (180сут) |                   |      |                    |    |                    |    |                   |      |
| <i>P</i> vel  | <0.1              | <0.1 | 335                | 2  | 2234               | 13 | 17                | <0.5 |
| <i>P</i> cl   | 1293              | 61   | 14924              | 72 | 6474               | 39 | 2813              | 84   |
| <i>P</i> cop  | 397               | 19   | 986                | 5  | 2873               | 17 | 167               | 5    |
| <i>P</i> rot  | 410               | 20   | 4441               | 21 | 5206               | 31 | 364               | 11   |
| <i>C</i> , кал/м <sup>2</sup> за май–октябрь (180сут) |                   |      |                    |    |                    |    |                   |      |
| <i>C</i> vel  | 0.1               | <0.1 | 2577               | 3  | 17185              | 19 | 131               | 1    |
| <i>C</i> cl   | 5877              | 58   | 67835              | 71 | 29431              | 36 | 12785             | 82   |
| <i>C</i> cop  | 2481              | 24   | 6163               | 6  | 17959              | 22 | 1046              | 7    |
| <i>C</i> rot  | 1865              | 18   | 20188              | 21 | 23663              | 29 | 1652              | 10   |

**Примечание.** Здесь и в табл. 12.18–12.20 расчеты выполнены на среднюю глубину водохранилища 5.2–5.7 м; таксоны: vel – Veliger, cl – Cladocera, cop – Copropoda, rot – Rotifera; 1 – абсолютные значения, 2 – доля (%) от суммы метазоопланктона и меропланктона.

Начиная с 2010 г., отмечено резкое снижение пиковой численности велигеров, в отдельные годы (2010, 2013 гг.) <5 тыс. экз./м<sup>3</sup> в июле–августе. В 2012 и 2014 гг. их пиковая численность в пелагиали Главного плеса водохранилища составляла в среднем  $56 \pm 12$  тыс. экз./м<sup>3</sup>, что в три раза ниже таковой ( $170 \pm 36$  тыс. экз./м<sup>3</sup>) в 2004–2009 гг. Наибольшее количество велигеров (>100 тыс. экз./м<sup>3</sup>) регистрировали в Шекснинском плесе и прилегающим к нему участкам Главного. Вклад велигеров в показатели сообщества уменьшился в 5–6 раз.



**Рис. 12.10.** Динамика численности материнской популяции дрейссенид (а) и их велигеров (б) в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 2005–2015 гг. DP – *Dreissena polymorpha*, DB – *D. bugensis*.

Одной из причин послужило уменьшение плотности материнских поселений моллюсков, отмеченное в 2010–2014 гг. (рис. 12.10 а). Другая причина связана с формированием в открытом водохранилище летнего придонного дефицита кислорода ( $<5$  мг/л в слое 2–6 м над дном), частота встреч которого резко возросла после 2010 г. (см. главу 1). Недостаток кислорода обычно наблюдается в июле–августе на пике размножения дрейссенид и, по-видимому, оказывает негативное влияние на его интенсивность. На это указывают резкие колебания год от года пикового количества велигеров (рис. 12.10 б), не совпадающие с динамикой взрослых моллюсков. Кроме того, в Волжском плесе водохранилища зарегистрировано вытеснение полиморфной дрейссены (*Dreissena polymorpha*) бугской формой (*D. bugensis*), которая более устойчива к дефициту кислорода, но размножается не каждый год (Пряничникова, 2012).

**Пищевые потребности, состав пищи и продукция велигеров.** Спектр питания велигеров близок к таковому микрозоопланктона, например, коловраток, поскольку сходен их образ жизни, размеры тела и потребляемых частиц сестона (Телеш, 2004). В принципе, личинки дрейссенид могут конкурировать со всеми активными потребителями пико- и нанопланктона (инфузории, коловратки, кладоцеры). Средняя скорость фильтрации сестона в расчете на единицу массы тела велигеров составляет 180 мл/мг сут, что близко к таковой мирных коловраток (120 мл/мг сут) (расчет наш по: Телеш, 2004; MacIsaac et al., 1992; Telesh et al., 1995). Для велигеров, как и для других фильтраторов, характерно неселективное питание. В их пищевом спектре преобладают объекты размером 1–15 мкм. Такие же частицы (1–12 мкм) доступны для потребления мирных коловраткам (Телеш, 2004). Мирные ракообразные способны употреблять в пищу более крупные частицы 3–30 мкм (Монаков, 1998). В Рыбинском водохранилище пищей для личинок моллюсков могут служить: крупные одиночные бактериальные клетки, агрегированный бактериопланктон (бактерии, ассоциированные с мелкими детритными частицами, и в составе микроколоний), мелкий детрит растительного и животного происхождения, автотрофный пико- и нанопланктон, гетеротрофные нанофлагелляты.

В течение всего вегетационного периода в водохранилище  $>60\%$  биомассы потенциальных пищевых объектов составляет микродетрит, в котором по численности преобладают ( $\sim 80\%$ ) одиночные и ассоциированные с детритом бактерии (табл. 12.17). Среди доступных велигерам живых организмов в мае–августе по биомассе преобладает (45–65%) нанофитопланктон. Между численностью автотрофного нанопланктона и велигеров обнаружена тесная положительная корреляция ( $r = 0.70$ ,  $p = 0.05$ ), что указывает на большое значение нанофитопланктона в питании личинок моллюсков. Общее количество пищи летом существенно не изменяется, к сентябрю снижается в 1.5–2 раза (Лазарева и др., 2015).

**Таблица 12.17.** Средние за вегетационный период численность и биомасса потенциальных пищевых объектов для микрозоопланктона (велигеры моллюсков и мирные коловратки) в пелагиали Рыбинского водохранилища (по: Лазарева и др., 2015).

| Вид пищи                    | Численность  |     | Биомасса            |     |
|-----------------------------|--------------|-----|---------------------|-----|
|                             | тыс. экз./мл | %   | мг С/м <sup>3</sup> | %   |
| Бактерии одиночные (>2 мкм) | 161±35       | 11  | 21.0±4.0            | 4   |
| Бактерии в составе детрита  | 1171±332     | 79  | 21.9±7.0            | 4   |
| Бактерии в микроколониях    | 50±19        | 3   | 4.3±2.0             | 1   |
| Детрит (<15 мкм)            | 19±3         | 1   | 321.1±57.2          | 66  |
| Пикофитопланктон            | 78±9         | 5   | 13.1±3.6            | 3   |
| Нанофитопланктон            | 3±1          | <1  | 83.1±12.0           | 17  |
| Нанофлагелляты              | 2±0.5        | <1  | 25.4±6.7            | 5   |
| Общее количество            | 1484         | 100 | 489.9               | 100 |

Суммарное потребление велигерами потенциальных пищевых объектов варьирует на 5–6 порядков в течение вегетационного сезона, максимальные его значения наблюдаются летом в период высокой численности личинок (табл. 12.16 и 12.18). Летом велигеры являются важными потребителями фито- и бактериопланктона (Лазарева и др., 2015). В июле 2007 г. они выедают ~8% (49.5 мг С/м<sup>2</sup> сут) суточной первичной продукции (ППФ) и ~6% (15.4 мг С/м<sup>2</sup> сут) бактериальной продукции. Максимальное потребление детрита достигает 91.5 мг С/м<sup>2</sup> сут, в среднем за лето ~29 мг С/м<sup>2</sup> сут.

В 2004–2009 гг. суммарный летний рацион велигеров составил 19.8 ккал/м<sup>2</sup> (табл. 12.16), в 2010 г. он снизился до <1.0 ккал/м<sup>2</sup>. В июле велигеры, по-видимому, конкурировали за пищевые ресурсы с инфузориями, коловратками и, возможно, кладоцерами. Однако в среднем за сезон участие личинок моллюсков в потреблении продукции автотрофных и гетеротрофных микроорганизмов было невысоким (<2% их суммарной продукции).

**Таблица 12.18.** Сезонная динамика численности ( $N_{\text{vel}}$ , тыс. экз./м<sup>2</sup>), продукции ( $P_{\text{vel}}$ , 10<sup>-3</sup> мг С/м<sup>2</sup> сут) и рациона ( $C_{\text{vel}}$ , мг С/м<sup>2</sup> сут) велигеров, а также количества потребленного ими фитопланктона ( $G_{\text{PH}}$ , мг С/м<sup>2</sup> сут) и бактериопланктона ( $G_{\text{B}}$ , мг С/м<sup>2</sup> сут) в Рыбинском водохранилище (по: Лазарева и др. 2015).

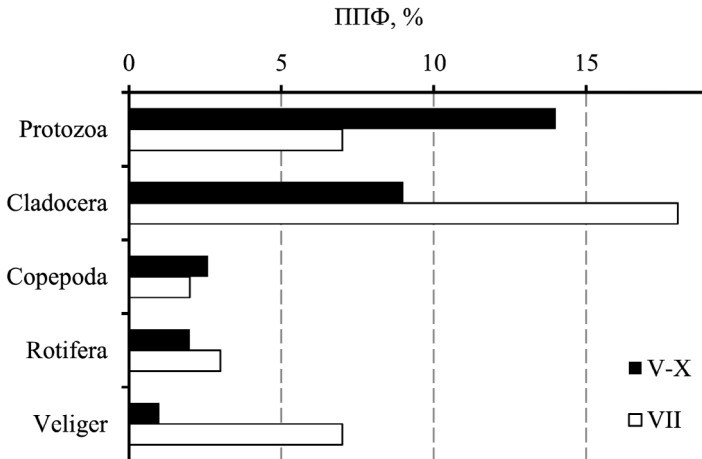
| Дата     | $N_{\text{vel}}$ | $P_{\text{vel}}$ | $C_{\text{vel}}$ | $G_{\text{PH}}$ | $G_{\text{PH}}/P_{\text{PH}}$ | $G_{\text{B}}$ | $G_{\text{B}}/P_{\text{B}}$ |
|----------|------------------|------------------|------------------|-----------------|-------------------------------|----------------|-----------------------------|
| 31.05    | 0.09             | 0.2              | <0.1             | <0.1            | –                             | <0.1           | <0.1                        |
| 14.06    | 4.3              | 121.6            | 0.9              | 0.2             | <0.1                          | 0.1            | <0.1                        |
| 26.06    | 7.0              | 122.5            | 1.0              | 0.2             | <0.1                          | 0.1            | <0.1                        |
| 10.07    | 802.7            | 21912.9          | 160.5            | 49.5            | 7.5                           | 15.4           | 5.5                         |
| 19.07    | 239.5            | 5532.7           | 44.8             | 9.4             | 0.9                           | 3.3            | 0.6                         |
| 15.08    | 154.4            | 3289.0           | 27.3             | 6.2             | 0.4                           | 2.3            | 0.3                         |
| 12.09    | 11.1             | 78.6             | 0.7              | 0.1             | <0.1                          | 0.1            | <0.1                        |
| 25.09    | 2.8              | 22.4             | 0.2              | <0.1            | <0.1                          | <0.1           | <0.1                        |
| 25.10    | 0.5              | 1.8              | <0.1             | <0.1            | <0.1                          | <0.1           | <0.1                        |
| Среднее: | 136              | 3439.1           | 26.2             | 7.3             | 1.1                           | 2.4            | 0.7                         |

**Примечание.**  $G_{\text{PH}}/P_{\text{PH}}$  и  $G_{\text{B}}/P_{\text{B}}$  – доля (%) потребленной велигерами продукции фито- и бактериопланктона.

Год от года пищевые потребности велигеров варьировали в 3–15 раз. За вегетационный период они потребляли 4.4–68.1 ккал/м<sup>2</sup> (в среднем

$19.9 \pm 5.8$  ккал/м<sup>2</sup>) или ~10% сестона, выедаемого мирным метазоопланктоном. Наибольшее выедание сестона отмечено в 2006–2007 гг. при высокой (летом 26–159 тыс. экз./м<sup>3</sup>) численности велигеров. В период исследований ППФ в водохранилище варьировала в пределах 875–1161 ккал/м<sup>2</sup> за сезон (Лазарева и др., 2015). Велигеры дрейссенид потребляли ~1% сезонной ППФ, что вдвое меньше по сравнению с коловратками (рис. 12.11). Однако в середине лета выедание велигерами водорослей сравнимо с таковым инфузорий, которые наряду с кладоцерами представляют основных потребителей фитопланктона водохранилища (Копылов и др., 2010).

Наши данные близки к расчетам А.Ф. Алимова (1981) и подтверждают его заключение о сопоставимости пищевых потребностей планктонных личинок дрейссенид и нехищных животных бентоса. Мирный зоопланктон (ракообразные, коловратки) характеризуется гораздо большей величиной пищевых потребностей. В умеренно эвтрофном Рыбинском водохранилище он потребляет ~30% ППФ (Копылов и др., 2010; Лазарева, Копылов, 2011), в эвтрофном Киевском водохранилище – до 64% (Алимов, 1981).



**Рис. 12.11.** Потребление первичной продукции фитопланктона (ППФ) различными группами фильтраторов в пелагиали Рыбинского водохранилища за вегетационный период (V–X) и летом (VII) (по: Лазарева и др., 2015).

Для расчета скорости прироста биомассы велигеров ( $P_{vel}$ ) использовали данные об интенсивности потребления ими пищи при  $k_2 = 0.4$ , и усвояемости ( $1/U = 0.6$ ) для живых пищевых объектов и  $1/U = 0.15$  для детрита (Лазарева и др., 2015). С конца мая до августа суточная  $P_{vel}$  изменялась в пределах 17.6–28.4 (в среднем  $23.1 \pm 1.7$ )  $10^{-6}$  мг С/экз. сут, в сентябре–октябре она снижалась до 3.5–8.0 (в среднем  $6.2 \pm 1.4$ )  $10^{-6}$  мг С/экз. сут. Удельная скорость продукции (суточный  $P/B$ -коэффициент) велигеров летом составила 0.20–0.32 (в среднем  $0.26 \pm 0.02$  сут<sup>-1</sup>, осенью – 0.04–0.09 (в среднем  $0.07 \pm 0.02$ ) сут<sup>-1</sup>.

Летняя удельная продукция велигеров на планктонной стадии сравнима с таковой планктонных коловраток и некоторых кладоцер, тогда как для

осевших велигеров она существенно ниже ( $0.017\text{--}0.082 \text{ сут}^{-1}$ ) (Алимов, 1981; Шевцова и др, 1986; Hillbricht-Ilkowska, Stanczykowska, 1969). По нашим оценкам в Рыбинском водохранилище  $P_{\text{vel}}$  за вегетационный период составила в среднем  $2.6 \text{ ккал/м}^2$  или 5% продукции метазоопланктона. Это близко к данным польских исследователей для Мазурских озер и расчетам А.Ф. Алимова для Куршского залива Балтийского моря (Алимов, 1981; Hillbricht-Ilkowska, Stanczykowska, 1969). Вклад велигеров в продукцию фильтраторов (велигеры+метазоопланктон) заметно выше. Во второй половине лета он достигает 13%, в другое время –  $<2\%$  (табл. 12.16).

**Оценка выедания велигеров разными группами планктонных хищников.** Небольшие размеры ( $<250 \text{ мкм}$ ) и сравнительно медленный темп перемещения в пространстве делают личинок дрейссенид очень привлекательным и доступным ресурсом для различных пелагических хищников. Однако данные по выеданию велигеров хищниками в пресноводных озерах и водохранилищах очень скудны, в сводках по питанию хищного планктона они отсутствуют (Крылов, 1989; Монаков, 1998). По форме тела и плотности покровов велигеры близки к планктонным рачкам родов *Chydorus* и *Bosmina*, которыми питаются хищные кладоцеры (Мордухай-Болтовская, 1958), циклопидные копеподы (Крылов, 1989), а также крупные ( $>1 \text{ мм}$ ) виды всеядных коловраток *Asplanchna*. В желудках *Asplanchna herricki* сравнительно часто ( $>10\%$  просмотренных особей) встречаются велигеры диаметром до  $300 \text{ мкм}$  (Лазарева, 2004).

**Таблица 12.19.** Потребление велигеров дрейссенид ( $G, \text{мг C/м}^2$ ) разными группами хищного зоопланктона в пелагиали Рыбинского водохранилища летом 2004–2009 гг.

| Группа планктона | Лето-1 (35 сут) |                        | Лето-2 (60 сут) |                        | Лето (95 сут) |                        |
|------------------|-----------------|------------------------|-----------------|------------------------|---------------|------------------------|
|                  | $G$             | $G/P_{\text{vel}}, \%$ | $G$             | $G/P_{\text{vel}}, \%$ | $G$           | $G/P_{\text{vel}}, \%$ |
| Rotifera         | 8.4             | 25                     | 65.4            | 29                     | 73.8          | 28                     |
| Cladocera        | 6.0             | 18                     | 60.4            | 27                     | 66.4          | 26                     |
| Cyclopoida       | 6.7             | 20                     | 83.4            | 37                     | 90.1          | 35                     |
| Сумма            | 21.1            | 63                     | 209.2           | 93                     | 230.3         | 89                     |

При оценке выедания личинок дрейссенид хищниками принимали, что в водохранилище их потребляют коловратки *Asplanchna*, хищные кладоцеры *Bythotrephes* и *Leptodora*, копеподиты и взрослые особи массовых видов циклопов (роды *Cyclops*, *Mesocyclops* и *Thermocyclops*). Летом в пелагиали водохранилища выедание хищниками достигает  $60\text{--}90\% P_{\text{vel}}$  (табл. 12.19). Все группы хищников фактически одинаково интенсивно потребляют личинок моллюсков. Поток энергии, проходящий за вегетационный сезон через меропланктон к консументам верхних уровней трофической цепи водохранилища, составил  $2.3 \text{ ккал/м}^2$ . Это сопоставимо с потоком энергии через такие группы метазоопланктона, как мирные коловратки ( $2.6 \text{ ккал/м}^2$ ) и копеподы ( $3 \text{ ккал/м}^2$ ) (Лазарева, Копылов, 2011). Таким образом, велигеры дрейссенид играют существенную роль в функционировании пелагической трофической сети крупных водохранилищ.

**Фильтрационная активность.** Скорость фильтрации у водных животных зависит от их массы (Монаков, 1998). В Рыбинском водохранилище

максимальная суточная скорость фильтрации взрослой дрейссены с длиной тела  $>20$  мм составляет  $>1$  л/экз (Пряничникова, Щербина, 2005). Скорость фильтрации велигеров существенно ниже, чем взрослых моллюсков. Экспериментально показано, что она варьирует от 2.6 до 17.5 мкл/экз. ч (MacIsaac et al. 1992). По оценкам (Телеш, 2004), в Финском заливе Балтийского моря объем воды, профильтрованный велигерами за сутки, меньше такового взрослых моллюсков в 75–150 раз и в среднем в 70 раз меньше, чем профильтровывают коловратки. Их вклад в общую фильтрацию (дрейссениды+зоопланктон) не превышает 0.6% (табл. 12.20).

Наши расчеты показали, что основную роль в седиментации сестона и самоочищении вод Рыбинского водохранилища играют мирные ракообразные. Их вклад в общую фильтрацию составил  $\sim 60\%$ , вклад дрейссенид (взрослые+велигеры) варьировал в пределах 32–38%, коловраток – 2–3% (табл. 12.20). Суточный объем профильтрованной дрейссеной и зоопланктоном воды составил 1353–1667 л/м<sup>2</sup> сут. (табл. 12.17), что близко к указанному (1768 л/м<sup>2</sup> сут.) для Финского залива (Телеш, 2004). Интенсивность фильтрации воды велигерами в водохранилище оказалась близка к таковой коловратками. Это в  $\sim 20$  раз ниже по сравнению с ракообразными и в 10–14 раз – по сравнению со взрослыми моллюсками.

Тот факт, что дрейссениды формируют почти 40% общей фильтрации вод, указывает на их огромную роль в самоочищении водохранилищ. Резкое снижение численности дрейссенид, которое происходит в последние годы в водохранилищах Верхней Волги, несомненно, сказывается на темпе осаждения сестона и самоочищения их вод. Так, в 2010–2015 гг. средняя численность моллюсков в Волжском плесе водохранилища составила  $1.5 \pm 0.6$  тыс. экз./м<sup>3</sup>, ранее она была в 2.5 раза выше (рис. 12.10).

В профундали Главного плеса дрейссениды фактически не встречаются в сборах зообентоса (см. главу 10). Летняя численность велигеров с 2010 г. снизилась в 2–2.5 раза с  $28 \pm 5$  до  $13 \pm 7$  тыс. экз./м<sup>3</sup> в Волжском и с  $50 \pm 23$  до  $20 \pm 9$  тыс. экз./м<sup>3</sup> в Главном плесах водохранилища. Несложный расчет показывает, что фильтрационная способность дрейссенид в открытом водохранилище уменьшилась в 2–3 раза по сравнению с данными таблицы 12.17. Их вклад в общую фильтрацию снизился с 40 до  $<20\%$ .

**Таблица 12.20.** Интенсивность фильтрации воды (л/м<sup>2</sup>) различными группами зоопланктона и взрослыми дрейссенидами бентоса в Рыбинском водохранилище в 2004–2009 гг.

| Группа гидробионтов  | Лето (июнь–август), 95 сут. |                          | Вегетационный сезон (май–октябрь), 180 сут. |                           |
|----------------------|-----------------------------|--------------------------|---|---------------------------|
|                      | л/м <sup>2</sup> сут.       | л/м <sup>2</sup> за лето | л/м <sup>2</sup> сут.                       | л/м <sup>2</sup> за сезон |
| Кладоцеры            | 780.6                       | 74160                    | 602.0                                       | 108360                    |
| Копеподы             | 306.6                       | 29125                    | 206.3                                       | 37138                     |
| Коловратки           | 46.5                        | 4415                     | 27.1  | 4875                      |
| Велигеры             | 50.0                        | 4754                     | 34.5  | 4828                      |
| Взрослые дрейссениды | 483.2                       | 45904                    | 483.2                                       | 86976                     |
| Все фильтраторы      | 1666.9                      | 158358                   | 1353.1                                      | 242177                    |

**Примечание.** Численность зоопланктона приведена в табл. 12.16; численность взрослых моллюсков принимали  $3.2 \pm 0.2$  тыс. экз./м<sup>2</sup> (расчет наш по: Щербина, 2008); вегетационный период для велигеров – 140 сут.

Таким образом, велигеры дрейссенид в Рыбинском водохранилище наиболее многочисленны летом, летняя пиковая их численность сравнима с таковой ракообразных фильтраторов и до 2010 г. составляла 12–25% обилия мирного зоопланктона. С 2010 г. на фоне колебаний обилия отмечена тенденция к снижению их пиковой численности в 2–2.5 раза. Количество взрослых дрейссенид в бентосе водохранилищ также существенно (до 3-х раз) снизилось, что вызвано летним дефицитом растворенного кислорода.

Велигеры дрейссенид играют существенную роль в функционировании пелагической трофической сети водохранилища. Продукция велигеров за вегетационный период составляет до 5% таковой метазоопланктона, во второй половине лета их вклад в продуктивность фильтраторов (велигеры+метазоопланктон) достигает 13%. Рацион велигеров составляет ~1% сезонной ППФ, что близко к пищевым потребностям нехищных животных бентоса. Наибольшее потребление водорослей велигерами наблюдается в середине лета (~7% ППФ). Пелагические беспозвоночные хищники за сезон выедают почти 90% продукции велигеров. Поток энергии, проходящий через меропланктон к верхним трофическим уровням, сопоставим с таковым через коловраток и мирных копепод.

Наши расчеты подтверждают огромное значение дрейссенид в самоочищении вод водохранилищ. До 2010 г. дрейссениды (в основном взрослые моллюски) формировали ~40% общей фильтрации вод водохранилища, что сравнимо с вкладом ветвистоусых ракообразных (45%). В последние 5 лет доля дрейссенид в общей фильтрации и самоочищении вод снизилась в 2–3 раза и составляет <20%.



## Глава 13. Антропогенное воздействие на экосистему водохранилища

### 13.1. Пространственное распределение органических загрязняющих веществ в экосистеме водохранилища (ретроспективный аналитический обзор)<sup>1</sup>

Одна из актуальных экологических проблем современного индустриального общества – антропогенное химическое загрязнение пресноводных объектов. Оно приводит к ухудшению качества водных ресурсов, негативно влияет на состояние водных животных и экосистем и представляет угрозу здоровью человека (Моисеенко, 2009; Newman, 2010). В ряду самых распространенных в настоящее время и опасных для живых организмов групп загрязняющих веществ (ЗВ) стоят стойкие органические загрязнители (СОЗ). Исходя из рекомендаций ООН по состоянию на 2003 г., к СОЗ относятся 28 наименований индивидуальных соединений и групп. Из них в поверхностных водах России наиболее часто встречаются полициклические ароматические углеводороды (ПАУ), хлорорганические пестициды (ХОП: дихлордифенилтрихлорэтан (ДДТ), гексахлорциклогексан (линдан, ГХЦГ), гексахлорбензол (ГХБ), полихлорпинен (стробан, ПХП) и полихлорированные бифенилы (ПХБ)) (Полихлорированные бифенилы..., 2000; Майстренко, Клюев, 2004).

СОЗ практически нерастворимы в воде, но хорошо растворимы в жирах, обладают высокой стойкостью к действию природных факторов, способны продолжительное время циркулировать в окружающей среде, передаваться по трофической сети и накапливаться в тканях животных высшего трофического уровня (Addisson, 1976; Tanabe, 1988; Lang, 1992).

Группа ПАУ представлена широким спектром разнообразных соединений, многие из которых сходны по вышеприведенным свойствам с другими СОЗ. Другие достаточно гидрофильны, менее устойчивы к действию внешних факторов и легче подвергаются метаболическим превращениям (Hellou, 1996).

Нерастворимые в воде СОЗ при попадании в водный объект со сточными водами быстро сорбируются на взвешенных минеральных и органических частицах, с которыми разносятся течением на достаточно большие расстояния и оседают на дно, аккумулируясь в донных отложениях (ДО) в местах их седиментации, откуда по трофическим цепям попадают в биоту (Spacie, 1994; Tlili et al., 2012). В связи с этим для объективной оценки интенсивности антропогенной нагрузки СОЗ на водный объект необходимо контролировать их содержание в ДО и биоте, а не ограничиваться только водой, где их содержание, как правило, мало.

В основном, СОЗ обладают хронической токсичностью. Это проявляется в различных патологических изменениях функционирования организма на молекулярногенетическом, биохимическом, физиологическом, клеточ-

<sup>1</sup> Авторы раздела Г.М. Чуйко и В.А. Подгорная

но-тканевом и поведенческом уровнях. Для животных они токсичны в количестве от нескольких микрограмм на 1 кг массы (Safe, 1994; Niimi, 1996). Биоаккумуляция СОЗ в организме приводит к неспособности нормального воспроизводства или гибели животных, что вызывает снижение численности популяции вплоть до полного ее исчезновения. Для человека опасность представляет потребление в пищу воды, рыбы и морепродуктов, содержащих высокую концентрацию СОЗ (Borlakoglu, Heagele, 1991).

С момента своего образования в 1941–1947 гг. и до настоящего времени Рыбинское водохранилище активно подвергается постоянному антропогенному химическому загрязнению СОЗ за счет водного транспорта, диффузного склонового стока с прилегающих сельскохозяйственных территорий, поступления коммунально-промышленных сточных вод из находящихся на его побережье населенных пунктов и атмосферных выпадений.

В первой половине периода эксплуатации водохранилища основным источником загрязнения ХОП были сельхозпредприятия, расположенные преимущественно в восточной, южной и западной части побережья. В 1965–1978 гг. они особенно интенсивно применяли ДДТ, ГХЦГ и ПХП (Майер и др., 1981). В дальнейшем использование этих пестицидов было запрещено в связи с высокой токсичностью и экологической опасностью, но их запасы достаточно долго хранились у сельхозпроизводителей и могли быть использованы без разрешения.

Источником загрязнения водохранилища ПХБ и ПАУ является крупный промышленный центр, который находится в г. Череповце в северной части водохранилища в месте слияния рек Шексны и Суды. Он включает крупнейшее в Европе металлургическое производственное объединение ПАО “Северсталь”, начавшее функционировать в 1951–1955 гг., и химическое объединение “ФосАгро”, введенное в эксплуатацию в 1974 г., а также ряд менее крупных предприятий (Влияние стоков..., 1990; Колпакова и др., 1996). Кроме того, существенным источником загрязнения водных объектов ПАУ служат нефть и нефтепродукты, попадающие в воду при эксплуатации водного транспорта.

Несмотря на постоянную и интенсивную антропогенную нагрузку на водохранилище, регулярный организованный мониторинг уровня содержания СОЗ в его экосистеме до сих пор отсутствует. Имеются лишь разрозненные исследования, выполненные в разные годы, главным образом сотрудниками Института биологии внутренних вод РАН (ИБВВ РАН).

В данном разделе обобщены данные об уровне содержания и пространственном распределении СОЗ в элементах экосистемы водохранилища за период до 2008 г. Карта-схема водохранилища с указанием станций отбора проб для проведения анализа СОЗ представлена на рис. 13.1, в табл. 13.1. даны их координаты и описание местоположения.

В течение 25 лет после окончательного формирования водохранилища в современных границах (1947 г.) не проводилось исследований по содержанию СОЗ в его экосистеме. Одна из первых раб от выполнена в 1978 г., когда были определены остаточные количества некоторых ХОП в рыбах, обитающих у юго-восточного побережья водохранилища в Главном (ст. 6, 8) и Волжском (ст. 3) плесах (Майер и др., 1981). В целой рыбе наиболь-

шее содержание ДДТ и его метаболитов (3200 мкг/кг), ПХП (1000 мкг/кг) и линдана ( $\gamma$ -ГХЦГ) (5 мкг/кг влажной массы (в.м.)) обнаружено в устьевой области р. Чеснавы (ст. 6) в плотве (*Rutilus rutilus*) возрастом 4–6+.

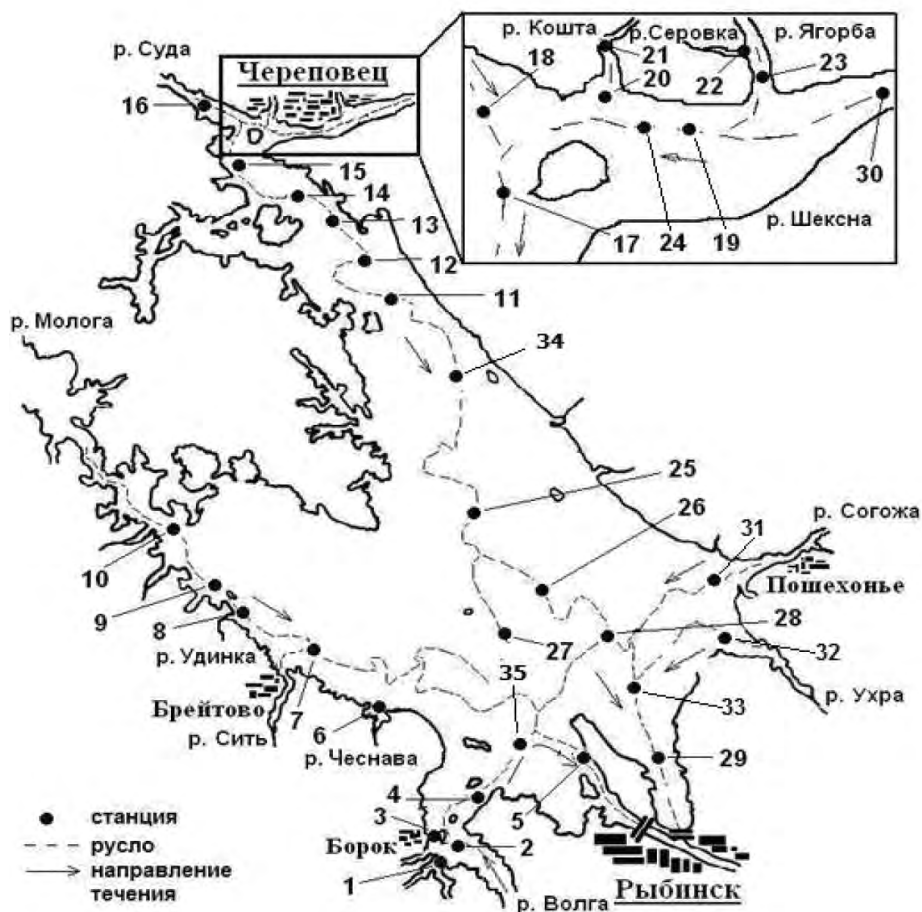


Рис. 13.1. Карта-схема Рыбинского водохранилища с местами отбора проб. Числами обозначены номера станций, координаты и описание которых приведены в табл. 13.1.

При этом содержание ДДТ было в 15 раз выше, чем его метаболита ДДД, который, в свою очередь, преобладал над ДДЕ, что указывает на относительно недавнее, на тот период, поступление исходного пестицида в рыбу. У рыб меньшего возраста содержание этих ХОП ниже. Так, у плотвы (1+) оно составляет 28, 1000 и 11, а у щуки *Esox lucius* (2+) – 45, 230 и 5 мкг/кг в.м. соответственно. Такая закономерность объясняется высокой липофильностью ХОП, их устойчивостью к метаболической деградации и прямой зависимостью уровня биоаккумуляции от времени контакта с ними организма.

**Таблица 13.1.** Описание местоположения станций отбора проб на загрязнение.

| №  | Координаты, с.ш., в.д. | Описание местоположения станции             |
|----|------------------------|---|
| 1  | 58°02.8', 38°18.6'     | устье р. Сутка                              |
| 2  | 58°04.1', 38°18.5'     | русло Волги у с. Коприно                    |
| 3  | 58°08.4', 38°16.2'     | ниже п. Борок по течению Волги              |
| 4  | 58°08.4', 38°21.4'     | вблизи о. Шумаровский                       |
| 5  | 57°09.3', 38°38.5'     | русло Волги у п. Каменники                  |
| 6  | 58°15.1', 38°07.8'     | устьевая область р. Чеснавы                 |
| 7  | 58°20.0', 37°56.0'     | устьевая область р. Сить у п. Брейтово      |
| 8  | 58°23.0', 37°47.0'     | устье р. Удинка                             |
| 9  | 58°24.0', 37°44.6'     | русло Мологи у Первомайских островов        |
| 10 | 58°30.9', 37°32.7'     | русло Мологи против д. Противье             |
| 11 | 58°51.6', 38°06.9'     | русло Шексны против с. Мякса                |
| 12 | 58°54.3', 38°03.8'     | вблизи затопленного с. Ольхово              |
| 13 | 59°00.0', 37°56.0'     | вблизи с. Вичелово                          |
| 14 | 59°00.9', 37°51.1'     | русло Шексны у затопленного с. Любец        |
| 15 | 59°03.6', 37°43.4'     | вблизи о. Каргач                            |
| 16 | 59°09.2', 37°35.9'     | р. Суда выше устья                          |
| 17 | 59°06.2', 37°43.5'     | русло Шексны у о. Ваганиха                  |
| 18 | 59°07.7', 37°42.2'     | р. Суда против турбазы Торова               |
| 19 | 59°06.8', 37°51.9'     | р. Шексна против ОАО ЧЛМЗ                   |
| 20 | 59°06.7', 37°46.8'     | русло Шексны против устья р. Кошта          |
| 21 | 59°07.6', 37°46.7'     | р. Кошта выше устья                         |
| 22 | 59°08.2', 37°56.9'     | устье р. Серовки                            |
| 23 | 59°07.5', 37°56.7'     | р. Ягорба выше устья                        |
| 24 | 59°06.7', 37°50.5'     | выпуск очистных сооружений г. Череповца     |
| 25 | 58°33.7', 38°20.4'     | русло Шексны против убежища Средний Двор    |
| 26 | 58°25.4', 38°29.1'     | русло Шексны у затопленного с. Городок      |
| 27 | 58°22.9', 38°23.6'     | у затопленного с. Наволок                   |
| 28 | 58°22.5', 38°38.1'     | русло Шексны у затопленного с. Всехсвятское |
| 29 | 58°09.8', 38°47.9'     | русло Шексны у с. Волково                   |
| 30 | 59°06.0', 38°02.0'     | русло Шексны у п. Кабачино                  |
| 31 | 58°27.7', 38°55.3'     | устье р. Согожи                             |
| 32 | 58°22.3', 38°56.4'     | против устья р. Ухры                        |
| 33 | 58°15.7', 38°42.3'     | против с. Милюшино                          |
| 34 | 58°40.1', 38°17.8'     | русло Шексны у затопленного с. Ягорба       |
| 35 | 58°11.1', 38°26.6'     | русло Волги у затопленного г. Молога        |

Общее содержание жира в плотве старших возрастов равнялось 5% массы тела, а у ее молоди и щуки – около 0.6%. Повторный анализ содержания СОЗ в образцах этих рыб, проведенный в США, показал несколько другие результаты: ДДТ выявлен не был, а среди его метаболитов преобладал ДДЕ. Содержание линдана было сопоставимо по результатам обоих анализов. В целом, несмотря на различия в содержании ДДТ и его метаболитов, общая тенденция биоаккумуляции СОЗ в рыбе на исследуемых участках водохранилища в ходе повторного анализа подтвердилась. Уровень аккумуляции напрямую зависел от возраста рыб и содержания у них липидов.

При этом по американским данным суммарное содержание всех исследованных ХОП в рыбе варьировало в зависимости от места ее вылова. Вдоль западного берега водохранилища в ряду ст. 3, 6 и 8 оно составляло 7–17,

9–26 и 7–26 мкг/кг в.м. соответственно. Выявленные концентрации ниже нормативных значений минимально допустимого уровня (МДУ), установленного в России для суммарного содержания ХОП и ПХБ в пресноводной рыбе, равного 300 мкг/кг в.м. (Гигиенические нормативы..., 1996).

В 1987–1988 гг. было проведено первое комплексное экотоксикологическое обследование водохранилища сразу после крупномасштабного аварийного сброса концентрированной серной кислоты в декабре 1986–январе 1987 гг. на ПАО “Северсталь” и “Аммофос”, которое привело к ее прямому поступлению в р. Кошта ( $>1000 \text{ м}^3$ ) и на внутризаводские и общегородские биологические очистные сооружения. В результате гибели активного ила очистные сооружения были выведены из строя, а городские сточные воды и промышленные стоки, содержащие ПАУ и ПХБ, с января по май 1987 г. поступали напрямую в Шекснинский плес водохранилища, что вызвало серьезное загрязнение этой части водоема (Влияние стоков..., 1990).

К сожалению, результаты химического анализа содержания ПАУ в элементах экосистемы водохранилища, выполненные в ходе этого обследования, были опубликованы в неполном объеме, поэтому их достаточно трудно интерпретировать. Тем не менее, в феврале–марте 1987 г. в воде Шекснинского плеса в 28–30 км ниже г. Череповца (ст. 14) суммарная концентрация трех ПАУ (нафталин и его производные метил- и диметилнафталин, аценафтен, флуорен) и бифенила (предшественник ПХБ) составляла 42 мкг/л. В воде после биологических очистных сооружений Череповецкого металлургического комбината (ЧМК, ныне ПАО “Северсталь”) их концентрации были в 10–100 раз выше (Флеров, 1990). Раздельно содержание каждой группы СОЗ в статье не приведено. В настоящее время в России нормирование содержания ПАУ в воде водных объектов рыбохозяйственного значения (ПДК р/х) проводится только по нафталину – наиболее водорастворимому представителю этой группы, а для водных объектов хозяйственно-питьевого и культурно-бытового водопользования (ПДК с/г) еще и по бенз(а)пирену – наиболее опасному для человека соединению. Для нафталина ПДК р/х составляет 0.004, а ПДК с/г 0.01 мг/л, для бенз(а)пирена ПДК с/г 0.000001 мг/л (Гигиенические нормативы..., 2003; Нормативы качества..., 2010). Нафталин и его производные обычно значительно преобладают в суммарной концентрации ПАУ в силу их самой высокой растворимости в воде среди этой группы СОЗ. В связи с этим превышение ПДК р/х по нафталину составило чуть  $<10$  раз, а ПДК с/г  $<4$  раз. Бенз(а)пирен в пробах не обнаружен.

В послепаводковый период в мае 1987 г. через 5 месяцев после аварии в районе ст. 14 суммарная концентрация ПАУ снизилась в 193 раза до 0.218 мкг/л, т.е. ниже значений ПДК р/х и ПДК с/г. Близкие концентрации ПАУ в воде были зарегистрированы на других станциях Шекснинского плеса, как ниже ст. 14 по течению р. Шексны (ст. 11, 13, 15, 16), так и выше (ст. 18, 21, 23), а также в Главном (ст. 25, 27) и Волжском (ст. 2) плесах водохранилища. К этому же времени произошло восстановление эффективности работы городских и заводских очистных сооружений, и содержание ПАУ в сточных водах существенно снизилось. Сокращение поступления ПАУ со стоками и увеличение речного притока в весенний паводок способствовали заметно-му самоочищению водоема и уменьшению концентраций ПАУ в воде.

Через 10 месяцев после аварии в октябре 1987 г. концентрация указанных ПАУ в воде на исследованных станциях была ниже предела обнаружения (Козловская и др., 1990). В этот же период ПАУ (метил- и диметилнафталин, аценафтен, флуорен) обнаружены в ДО Шекснинского и Главного плесов (Козловская и др., 1990). Их суммарное содержание в ДО было существенно выше по сравнению с водой и снижалось по мере удаления от источника загрязнения. Так, в р. Кошта на участке, наиболее близком к сбросу промышленных сточных вод (ст. 21), и 2–3 км ниже по течению при ее слиянии с р. Шексной (ст.20) содержание этих ПАУ в ДО составило 19460 и 831 мкг/кг в.м. соответственно. В Шекснинском плесе в 10–12 км ниже сброса по течению р. Шексны (ст.18), в 15–20 км у о. Каргач (ст.15), в 28–30 км у затопленного с. Любец (ст. 14), в 35–40 км у затопленного с. Ольхово и против с. Вичелово (ст.12, 13) их содержалось 118, 27, 102, 19 и 34 мкг/кг в.м. соответственно. В Главном плесе водохранилища в 52 км ниже сброса против с. Мякса (ст. 11), в 90 км (ст. 25) и 110–120 км (ст. 26–28) содержание указанных ПАУ составило 148, 16 и 28 мкг/кг в.м., соответственно.

**Таблица 13.2.** Содержание некоторых ПАУ в грунтах Шекснинского и Главного плесов Рыбинского водохранилища в октябре 1987 г. (по: Козловская и др., 1990)

| № станции | Содержание ПАУ, мкг/кг в.м. |                 |           |         |           |
|-----------|-----------------------------|-----------------|-----------|---------|-----------|
|           | Метилнафталин               | Диметилнафталин | Аценафтен | Флуорен | Сумма ПАУ |
| 23        | нпо                         | нпо             | нпо       | нпо     | нпо       |
| 19        | 35                          | 37              | 111       | 17      | 200       |
| 16        | 5                           | нпо             | нпо       | нпо     | 5         |
| 21        | 2270                        | 3080            | 12750     | 1360    | 19460     |
| 20        | 148                         | 163             | 447       | 73      | 831       |
| 18        | 15                          | 17              | 73        | 13      | 118       |
| 15        | 6                           | 4               | 14        | 3       | 27        |
| 14        | 10                          | 8               | 41        | 8       | 102       |
| 13        | 7                           | 6               | 17        | 4       | 34        |
| 12        | 4                           | 5               | 10        | нпо     | 19        |
| 11        | 39                          | 30              | 66        | 13      | 148       |
| 25        | 4                           | 2               | 6         | 4       | 16        |
| 27        | 7                           | 5               | 12        | 4       | 28        |

**Примечание.** Здесь и в табл. 13.3. НПО – концентрация ниже предела обнаружения, нумерация станций как в табл. 13.1.

Вверх по течению р. Шексны выше устья р. Кошты в 7 км (ст. 19) их суммарное содержание было ниже предела обнаружения, а в устьевой области р. Ягорбы (ст. 23) в 12 км от сброса составило 200 мкг/кг в.м. Вверх по течению р. Суды (ст.16) содержание ПАУ было низким (5 мкг/кг в.м.). Таким образом, загрязнение грунтов ПАУ в Шекснинском плесе водохранилища распространялось вниз по течению р. Шексны, постепенно снижаясь по мере удаления от источника загрязнения. Выше по течению уровень загрязнения изначально был низким. Качественный состав и соотношение ПАУ представлены в табл. 13.2.

Из четырех ПАУ в наибольшем количестве на всех станциях присутствовал аценафтен (табл. 13.2), который наряду с флуореном практически

нерастворим в воде. Тогда как растворимость нафталина и его производных равняется 0.034 г/л при 25°C. В воде в этот период ПАУ уже не обнаруживались, по-видимому, после попадания в водоем основная их часть быстро адсорбировалась на взвешенных частицах и в процессе седиментации аккумуляровалась в ДО.

В октябре 1987 г. наряду с ПАУ в тех же пробах ДО обнаружены дифенил и дибензофуран – соединения, по структуре соответствующие ПХБ и диоксинам, но отличающиеся от них отсутствием в молекуле атомов хлора. Общая закономерность их пространственного распределения в ДО была такой же, как ПАУ. Максимальное содержание зарегистрировано в грунтах р. Кошты (ст. 20–21) 920 и 1470 мкг/кг в.м. соответственно, а минимальное – в Главном плесе (ст. 25, 27) 3–7 мкг/кг в.м. В реках Суда и Ягорба их содержание было ниже предела обнаружения.

В феврале–марте 1987 г. в районе о. Каргач (ст. 15) в 12 км ниже зоны наибольшего загрязнения воды и ДО суммарное содержание четырех ПАУ в целой рыбе (плотва *Rutilus rutilus* L.) было максимальным (11250 мкг/кг в.м.) (табл. 13.3). Как в воде и ДО, концентрация ПАУ в рыбе снижалась по мере удаления от источника загрязнения. В районе наибольшего загрязнения она была в 463 раза выше, чем в воде, и в 110 раз выше, чем в ДО, что указывает на интенсивную биоаккумуляцию ПАУ. В Волжском плесе водохранилища (ст. 4) на расстоянии около 140–150 км от г. Череповца в силу особенностей гидрологического режима загрязненные воды из Шекснинского плеса не попадали, содержание ПАУ в плотве было всего 56 мкг/кг в.м., что соответствует фоновому уровню (Козловская и др., 1990).

**Таблица 13.3.** Содержание некоторых ПАУ в плотве (*Rutilus rutilus* L.) из Шекснинского и Волжского плесов Рыбинского водохранилища в 1987–1988 гг. (по: Козловская и др., 1990).

| № станции            | Содержание ПАУ, мкг/кг в.м. |           |         |           |
|----------------------|-----------------------------|-----------|---------|-----------|
|                      | Нафталин и его производные  | Аценафтен | Флуорен | Сумма ПАУ |
| февраль–март 1987 г. |                             |           |         |           |
| 16                   | нпо                         | 1360      | нпо     | 1360      |
| 15                   | 5350                        | 5230      | 670     | 11250     |
| 14                   | 4260                        | 3200      | 570     | 8030      |
| 12                   | 2110                        | 2560      | нпо     | 4670      |
| 4                    | нпо                         | 56        | нпо     | 56        |
| май 1987 г.          |                             |           |         |           |
| 15                   | 175                         | 90        | 15      | 280       |
| 14                   | 127                         | 152       | 21      | 400       |
| 2                    | 10                          | 10        | 10      | 30        |
| март–апрель 1988 г.  |                             |           |         |           |
| 16                   | 74                          | нпо       | нпо     | 74        |
| 17                   | 43                          | нпо       | 2       | 45        |
| 15                   | 68                          | 3         | 2       | 73        |
| 11                   | 87                          | 25        | 5       | 117       |
| 1                    | 26                          | 4         | 2       | 32        |

В мае 1987 г. через 5 месяцев после аварии содержание перечисленных выше ПАУ в плотве из наиболее загрязненного района (ст. 14, 15) Шекснинского плеса снизилось в 20–40 раз, в то время как в чистом Волжском плесе (ст. 2) оставалось в пределах фоновых значений (30 мкг/кг в.м.). Через год после аварии количество ПАУ в плотве из Шекснинского плеса (ст. 11, 15–17) было уже близко или чуть выше фоновых значений (45–117 мкг/кг в.м.) и сравнимо с таковым (32 мкг/кг в.м.) в Волжском плесе водохранилища (ст. 1).

Аналогичные пространственно-временные особенности биоаккумуляции ПАУ обнаружены для двух других видов рыб: леща (*Abramis brama* L.) и налима (*Lota lota* L.). Видовых различий в содержании ПАУ не выявлено (Козловская и др., 1990). Следует отметить, что в рыбе в первые несколько месяцев после аварии суммарно преобладали гидрофобные аценафтен и флуорен, а спустя год – более гидрофильные нафталин и его производные на фоне общего снижения уровня биоаккумуляции ПАУ. Как известно (Newman, 2010), основная стратегия детоксикации водонерастворимых органических ксенобиотиков в организме состоит в понижении их гидрофильности в процессе метаболической биотрансформации и выведения их из организма. С этой позиции уменьшение со временем содержания гидрофобных ксенобиотиков в рыбе хорошо объяснимо.

Принимая во внимание низкую растворимость в воде большинства представителей ПАУ, основной путь их поступления в биоту – трофический. Уменьшение содержания ПАУ в рыбе могло осуществляться двумя путями. Во-первых, за счет биотрансформации и выведения ПАУ из организма рыб. Во-вторых, за счет элиминации (гибели) рыб с высоким содержанием ПАУ.

В 1990 г. исследовано содержание в ДО и печени леща (*Abramis brama* L.) одиннадцати ПАУ. Среди них два низкомолекулярные (НМ) – флюорантен и пирен, а 9 высокомолекулярные (ВМ) – бензофлюорен, бензантрацен, хризен, бенз(е)пирен, перилен, бенз(а)пирен, дибензантрацен, бенз(г,х,и)перилен и коронен (Siddall et al., 1994). Показано, что суммарное содержание этих ПАУ в ДО Шекснинского плеса в 15–20 км ниже г. Череповца (ст. 15, 17) равнялось 1707–5203 мкг/кг в.м., Моложского (ст.10) и Волжского (ст. 2) плесов – 139 и 178 мкг/кг в.м. соответственно. Доля НМ соединений варьировала в пределах 1.6–10.7% общей суммы ПАУ, содержание флюорантена было ниже предела обнаружения. Среди ВМ ПАУ доминирующую роль играли перилен (60%) и бенз(е)пирен (31%). В тканях леща содержание ПАУ сильно варьировало и средние значения не показывали четкой зависимости от удаленности места вылова рыбы от г. Череповца. Однако медианные значения общего содержания ПАУ были несколько выше (477–783 мкг/кг) в Шекснинском плесе, чем в Моложском (394 мкг/кг) и Волжском (156 мкг/кг).

Достаточно детальное исследование пространственного распределения ПАУ в экосистеме водохранилища выполнено в период 1989–1993 гг. (Козловская и др., 1997). Из 25 обнаруженных ПАУ было идентифицировано 14: нафталин, флуорен, фенантрен, антрацен, флуорантен, пирен, бенз(в)флуорантен, бенз(к)флуорантен, бенз(а)пирен, дибенз(а,х)антрацен, инденопи-



рен, бенз(g,h,i)перилен, хризен, трифенилен. Они были найдены в воде, ДО и двустворчатых моллюсках (дрейссена). Данных о содержании отдельных ПАУ в работе не приведено, а их суммарное содержание в воде варьировало от 0.005 до 5.3 мкг/л, в ДО – от 0.9 до 822 мг/кг с.м., в дрейссене – от 0.002 до 0.733 мг/кг в.м., в рыбе (мышцы, печень) – от 4 до 150 мг/кг в.м. Для воды, ДО и моллюсков была выявлена четкая зависимость уровня содержания ПАУ от расположения места отбора проб. Чем ближе точка отбора проб к г. Череповцу, тем выше уровень содержания ПАУ. Причем для воды повышенный уровень ПАУ обнаруживали на расстоянии до 10–15 км от г. Череповец (ст. 15, 18), а для ДО – до 100 км. В 15–20 км (ст. 30) выше города ПАУ в элементах экосистемы водохранилища обнаружены в существенно более низком количестве, в целом соответствующем фоновому или несколько выше (преимущественно в 1993 г.): в воде 0.005–0.46 мкг/л, в ДО 3.9–5.17 мг/кг с.м.

Характер пространственного распределения ПАУ в воде, ДО и биоте указывает на то, что существует локальный источник их поступления в водохранилище, который расположен в г. Череповце. Было установлено, что таким источником являются сточные воды ряда предприятий, которые поступают в реки Кошту и Серовку, а также с городских очистных сооружений в р. Шексну (Колпакова и др., 1996). В течение трех лет наблюдений в наиболее загрязненном участке Шексинского плеса фиксировали 4–20 кратные колебания содержания и дальности распространения ПАУ. Максимальные значения зарегистрированы в 1993 г.

В рыбе каких-либо закономерностей пространственного распределения ПАУ в пределах водохранилища не выявлено, что может быть объяснено миграцией и (или) индивидуальными особенностями метаболизма. Не было обнаружено предпочтительной биоаккумуляции ПАУ ни в мышцах, ни в печени, а также у какого-либо из шести обследованных видов рыб (лещ, плотва, синец, судак, окунь, налим).

В 1989–1993 гг. впервые документально зарегистрировано присутствие в экосистеме водохранилища ПХБ (Козловская и др., 1997). Они были обнаружены в ДО и биоте. В воде ПХБ выявлены только в наиболее загрязненном районе Шексинского плеса водохранилища (ст. 21), где их суммарная концентрация варьировала год от года от 0.16 до 0.33 мкг/л.

В отличие от ПАУ, ПХБ демонстрировали четкую прямую зависимость пространственного распределения от близости к локальному источнику загрязнения для всех элементов экосистемы, включая рыб. Зона этого загрязнения в Шексинском плесе простиралась на 52 км от г. Череповца (до ст. 11) вниз по течению р. Шексны. Содержание ПХБ в наиболее и наименее загрязненных участках варьировало в пределах 0.06–7.16 мг/кг с.м. в ДО, 0.2–1.4 мг/кг в.м. в моллюсках (дрейссена) и 0.03/0.2 – 1.56/15.8 мг/кг в.м. в рыбе (мышцы/печень). В остальной акватории водохранилища, в том числе вверх по течению от города, уровень содержания ПХБ был фоновым: в ДО 0–0.04 мг/кг с.м., в моллюсках (дрейссена) 0–следовые количества, в рыбе (мышцы/печень) 0/0.16 мг/кг в.м.

Содержание ПХБ в ДО зависело от типа и физико-химического состава грунтов. При равном удалении от локального источника загрязнения уро-

вень ПХБ был существенно выше в илистых грунтах с высокой долей мелкодисперсных частиц и содержанием общего органического вещества (ОВ) по сравнению с песчанистыми с высокой долей крупнодисперсных частиц и меньшим содержанием ОВ (Герман, Законнов, 2003). Поскольку илистые ДО в водохранилище приурочены к руслу затопленных рек, можно предположить, что ПХБ распространяются от источника поступления преимущественно по этим участкам.

Среди разных видов рыб в наибольшем количестве ПХБ обнаружены в тканях бентофага леща и хищников судака, окуня и налима, в наименьшем – у планктофага синца и бентофага плотвы. В 1991–1992 гг. максимальное содержание ПХБ у леща, судака, окуня, синца, плотвы и налима в районе Торово–Любец (ст. 14–19) составляло: в мышцах – 1560, 1020, 940, 340, 250 и 120, в печени – 15800, 4560, 4840, 1250, 1220 и 9730 мкг/кг в.м. соответственно (Козловская, Герман, 1997). Различные органы и ткани рыб по-разному накапливали ПХБ, но в наибольшем количестве они всегда аккумулировались в печени, а в наименьшем в мышцах, что связано с тканевыми особенностями общего содержания липидов. Наибольший уровень их аккумуляции наблюдался в тех органах, которые наиболее богаты липидами. Так, в 1993 г. у самок леща вблизи г. Череповец содержание ПХБ в печени, гонадах, почках, селезенке, мышцах равнялось 6180, 2530, 1850, 1640 и 600 мкг/кг в.м., соответственно (Герман, Козловская, 1999). Четко выраженных межсезонных различий содержания ПХБ в печени леща не выявлено, хотя в феврале 1992 г. на наиболее загрязненном участке их уровень был достоверно ниже (2200 мкг/кг в.м.), чем в мае (9200 мкг/кг в.м.). В 1993 г. различия в эти месяцы были незначительными и недостоверными – 4700 и 6200 мкг/кг в.м., соответственно (Герман, Козловская, 2001).

В 1994–1995 гг. было проведено исследование содержания ПАУ, ХОП и ПХБ в воде и ДО Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища в черте г. Череповец (Колпаков и др., 1996). К сожалению, авторы не указывают, на сухую или влажную массу ДО проводили расчет содержания загрязнителей. Приведенные значения позволяют предположить, что использовалась влажная масса. Анализировали семь ПАУ: нафталин, фенантрен, антрацен, флуорантен, пирен, бенз(б)флуорантен и бенз(а)пирен. Концентрация отдельных соединений в воде варьировала в пределах 0–0.893, 0.037–0.226, 0–0.003, 0–0.005, 0–0.04 мкг/л соответственно, а их суммарное содержание составило от 0.037 в устье р. Кошта (ст. 20) до 1.045 мкг/л в р. Шексна (ст. 24). В ДО содержание этих ПАУ колебалось в диапазоне 0–216, 8.4–1526, 0–286, 0–70, 0–23 и 0 мкг/кг соответственно, а суммарный уровень изменялся от 8.4 мкг/кг вблизи устья р. Кошты (ст. 19) до 2098 мкг/кг в устье р. Серовки (ст. 22). Концентрации ХОП (ДДТ, ГХЦГ, ГХБ) в воде были <0.05 мкг/л, в ДО их не определяли.

В воде ПХБ были обнаружены только вблизи локального источника поступления в водохранилище. Их максимальное суммарное содержание (4.91 мкг/л) зарегистрировано в р. Серовке, куда сбрасывают стоки несколько промышленных предприятий, включая ОАО “Северсталь”. Река Серовка впадает в р. Ягорбу, которая, в свою очередь, впадает в р. Шексну

вблизи центра г. Череповца. Вниз по течению этих рек концентрация ПХБ снижалась, на расстоянии 10 км от устья р. Серовки (ст. 24) она равнялась 0.08 мкг/л. Еще ниже (12 км) по течению Шексны в устье р. Кошта (ст. 20), уровень ПХБ был ниже предела обнаружения ( $<0.005$  мкг/л).

В ДО содержание ПХБ варьировало в пределах 0.002–0.66 мкг/кг. При этом максимальные и минимальные значения зафиксированы на разных участках р. Шексна в пределах Шекснинского плеса водохранилища. Высокий уровень ПХБ (0.204 мкг/кг) обнаружен в устье р. Кошта (ст. 20), неожиданно низкое содержание отмечено в р. Серовка (ст. 22), хотя в воде здесь их концентрация была максимальной. Качественный анализ состава ПХБ показал, что соотношение конгенов 28, 52, 118, 138, 153 и 180 (номенклатура ИЮПАК) составляло 18, 14, 13, 19, 23, 11 и 2% их суммы.

В 1994 г. содержание ПХБ в печени леща из Шекснинского плеса водохранилища в 52 км ниже г. Череповца (ст. 11) варьировало от 220 до 3400 мкг/кг в.м. (Chuiiko et al., 2007). В Моложском (ст. 9), южной части Главного (ст. 29) и Волжском плесе (ст. 5) их содержание колебалось на уровне 0–57 мкг/кг в.м. Однако у одной особи из Моложского плеса зарегистрировано значение 640 мкг/кг в.м.

В 1996 г. проведено комплексное обследование содержания ПАУ, ХОП и ПХБ в ДО Рыбинского водохранилища (Флеров и др., 2000). Максимальное (6291 мкг/кг с.м.) суммарное содержание девяти ПАУ (нафталин, бифенил, фенантрен, флуорен, антрацен, хризен, бенз(е)пирен, бенз(а)пирен и перилен) зарегистрировано в устье р. Серовка (ст. 22) в пределах г. Череповец, минимальное – в Шекснинском плесе в 25–30 км ниже по течению от города (ст. 14; 177 мкг/кг с.м.) и в Моложском плесе (ст. 10; 121 мкг/кг с.м.). Различия в их содержании достигали 30–50 раз. Среди индивидуальных ПАУ в наиболее загрязненных участках доминировал антрацен (37–46% общего содержания), а в наименее загрязненных – перилен (35–43%). На всех участках в заметном количестве содержались нафталин (7–18%) и бенз(а)пирен (5–23%). Доля остальных соединений варьировала в зависимости от места отбора проб.

Суммарное содержание ПХБ в ДО по мере удаления от места их поступления в водоем заметно снижалось. Максимальные значения (11312 и 2143 мкг/кг с.м.) отмечены в устьях рек Серовки и Ягорбы (ст. 22 и 23), а минимальные (30 и 26 мкг/кг с.м. соответственно) – на ст. 14 и 10. Содержание ХОП было существенно ниже, чем ПХБ. Уровень ДДТ варьировал в городской черте от 14.7 до 22.3 мкг/кг с.м. (ст. 20, 22, 23), в 8 км ниже города (ст. 18) составлял 9.5 мкг/кг, а в 25–30 км (ст. 14) и в Моложском плесе (ст. 10) колебался в пределах 1.6–2.9 мкг/кг с.м. Содержание линдана ( $\gamma$ -ГХЦГ) на всех исследованных участках водохранилища было минимально и варьировало от нуля в черте города до 0.43 мкг/кг с.м. в Моложском плесе (ст. 10).

По нашим данным (Чуйко и др., 2008), в 1996 г. суммарное содержание ПХБ в ДО в черте г. Череповец (ст. 20, 22, 23) составляло 656, 540, 144 мкг/кг с.м., а вниз по течению от города уровень аккумуляции ПХБ в ДО постепенно снижался. На ст. 17, 18, 14 и 11 он равнялся 160, 82, 17 и 102 мкг/кг с.м. соответственно. В Моложском плесе (ст. 10), в северо-за-

падной (ст. 9) и западной (ст. 7) частях Главного плеса содержание ПХБ было минимально: 8, 24 и 11 мкг/кг с.м., соответственно.

В 2005 г. (Герман и др., 2010) исследовали содержание СОЗ в ДО, мягких тканях двустворчатого моллюска (дрейссена) и мышцах рыбы (плотва и си-нец) в юго-западной части Волжского плеса водохранилища (ст. 2). Установлено, что во всех исследованных элементах ПХБ обнаружены в наибольшем, а ГХЦГ в наименьшем количествах. Содержание ГХЦГ, ДДТ и его метаболитов, суммы ПХБ равнялось: в ДО – 0.03, 0.42 и 1.97 мкг/кг с.м., в дрейссене – 0.19, 1.84 и 9.73 мкг/кг с.м., в рыбе – 0.09–0.19, 2.51–3.07 и 8.15–9.96 мкг/кг с.м. Концентрация ПХБ не зависела от возраста и вида рыб. Доля 3-,4-,5-,6- и 7-хлорированных конгенов ПХБ была сходной для всех исследованных объектов и соответственно составляла 3.3–6.3, 10.2–15.9, 42.4–49.9, 27.5–37.3 и 3.6–6.7% их суммарного количества.

В 2006 г. исследовано содержание СОЗ в ДО и рыбе (лещ) Главного и Моложского плесов водохранилища (Чуйко и др., 2010). В количественном отношении СОЗ располагались в ряду ПХБ >ДДТ и его метаболиты >изомеры ГХЦГ >ГХБ. Суммарное содержание ПХБ в ДО Шекснинского плеса в черте г. Череповца (ст. 20, 23) равнялось 142.8 и 425.6 мкг/кг с.м., в 28–30 км ниже по течению (ст. 14) – 155 мкг/кг с.м., 52 км (ст. 11) – 27.8 мкг/кг с.м. и западной части Главного плеса (ст. 7, 9) – 24.8 и 46.8 мкг/кг с.м. соответственно. На ст. 23 рыбу не отлавливали, далее в том же порядке концентрация ПХБ в мышцах леща составила 50.8, 48.2, 21.9, 3.6 и 0.14 мкг/кг в.м. соответственно. По качественному составу ПХБ отличались пробы из разных плесов водоема. В Шекснинском плесе суммарно преобладали соединения со степенью хлорированности 5 и выше, а в Главном – 5 и ниже. На основе количественных и качественных различий состава ПХБ и гидрографических особенностей водохранилища сделано заключение, что существует, по крайней мере, два источника поступления ПХБ в его экосистему: локальный, расположенный в г. Череповце и являющийся наиболее значимым по количеству поступающих соединений, и диффузный – за счет трансграничного атмосферного переноса, определенную долю в который вносят городские воздушные выбросы.

Суммарное содержание ДДТ и его метаболитов в тех же точках, что и ПХБ, в ДО составило 13.7, 27.1, 26.7, 4.6, 2.3 и 4.4 мкг/кг с.м., в рыбе – 6.8, 5.3, 2.9, 2.8 и 1.8 мкг/кг в.м. Суммарное содержание изомеров ГХЦГ в рыбе равнялось 2.6, 1.39, 2.3, 0.69 и 0.64 мкг/кг в.м. Содержание ГХБ в ДО – 0.78, 0.83, 0.35, 0.49, 0.34 и 0.44 мкг/кг с.м., в рыбе – 0.19, 0.41, 0.29, 0.17 и 0.04 мкг/кг в.м.

В 2008 г. проведено более детальное обследование пространственного распределения и качественного состава ПХБ в ДО водохранилища (Чуйко и др., 2011). В целом, подтверждено их наибольшее содержание в Шекснинском плесе в районе г. Череповца. Их концентрация снижалась по мере удаления от города выше и ниже по течению р. Шексны. При этом наибольшие различия в содержании ПХБ между станциями превышали 1666 раз. Высокие значения ПХБ, как и в предыдущие годы, зарегистрированы в устье рек Серовки (ст. 22) и Ягорбы (ст. 23). Ниже (ст. 20, 14) и выше (ст. 30) по течению р. Шексны от устья р. Ягорбы содержание ПХБ постепенно снижа-

лось (табл. 13.4). Вместе с тем, дополнительно выявлены локальные очаги повышенного содержания ПХБ в ДО в Главном плесе водохранилища вблизи п. Брейтово (ст. 7) и в его центре (ст. 26). На остальной части водоема содержание ПХБ варьировало в пределах 18.7–69.2 мкг/кг с.м., что близко к среднему фоновому уровню.

**Таблица 13.4.** Содержание гомологичных групп конгенов и общее количество ПХБ в донных отложениях Рыбинского водохранилища в 2008 г. (по: Чуйко и др., 2011).

| № станции | Содержание ПХБ, мкг/кг сухой массы |       |         |         |         |      |       | Сумма   |
|-----------|------------------------------------|-------|---------|---------|---------|------|-------|---------|
|           | 2-ХБ                               | 3-ХБ  | 4-ХБ    | 5-ХБ    | 6-ХБ    | 7-ХБ | 8-ХБ  |         |
| 29        | 0.2                                | 8.8   | 24.6    | 26.1    | 5.8     | 1.5  | 0.1   | 69.2    |
| 33        | 1.4                                | 5.4   | 23.5    | 19.8    | 3.8     | 1.1  | 0.03  | 55.2    |
| 32        | 0.7                                | 3.1   | 7.3     | 8.4     | 1.7     | 0.3  | 0.02  | 21.5    |
| 28        | 0.8                                | 4.8   | 18.3    | 25.5    | 6.7     | 1.7  | 0.2   | 58.1    |
| 31        | 0.6                                | 3.0   | 12.8    | 12.7    | 2.7     | 1.2  | 0.2   | 33.2    |
| 26        | 2.8                                | 20.0  | 132.7   | 161.1   | 45.5    | 6.9  | 0.4   | 369.8   |
| 25        | 2.0                                | 9.2   | 27.0    | 30.3    | 7.8     | 2.6  | 0.1   | 79.2    |
| 34        | 0.4                                | 2.1   | 14.3    | 18.7    | 6.0     | 1.4  | 0.1   | 43.0    |
| 11        | 0.6                                | 3.6   | 22.5    | 37.2    | 12.3    | 2.4  | 0.2   | 79.0    |
| 20        | 1.7                                | 9.0   | 27.6    | 97.8    | 57.0    | 7.8  | 0.6   | 201.8   |
| 21        | 1.5                                | 8.4   | 16.5    | 30.4    | 16.2    | 2.9  | 0.2   | 76.3    |
| 30        | 1.0                                | 8.3   | 52.5    | 65.6    | 19.1    | 1.8  | 0.1   | 148.5   |
| 22        | 53.7                               | 861.3 | 10022.9 | 32899.1 | 13280.8 | 76.8 | 97.2  | 57300.7 |
| 23        | 2.5                                | 23.4  | 461.4   | 1571.4  | 718.2   | 85.6 | 4.4   | 2867.9  |
| 14        | 1.6                                | 7.8   | 42.0    | 132.0   | 73.3    | 17.5 | 0.8   | 275.0   |
| 7         | 2.2                                | 21.0  | 276.7   | 467.1   | 114.2   | 8.1  | 0.3   | 889.8   |
| 9         | 0.5                                | 3.3   | 9.1     | 8.3     | 2.2     | 0.3  | <0.01 | 23.7    |
| 10        | 0.3                                | 3.1   | 13.9    | 24.6    | 4.9     | 0.2  | 0.1   | 47.2    |
| 35        | 0.4                                | 2.5   | 15.0    | 18.0    | 5.7     | 1.4  | 0.1   | 43.1    |
| 4         | 0.2                                | 1.3   | 4.6     | 6.4     | 3.9     | 2.0  | 0.1   | 18.7    |
| 2         | 0.5                                | 2.7   | 10.5    | 19.1    | 8.7     | 2.1  | 0.1   | 43.7    |

Сравнение соотношения гомологических групп ПХБ на исследованных станциях показало, что в Шекснинском плесе в их спектре преобладают 5-ХБ (~48–58%), несколько меньше доля 6- и 4-ХБ (~23–27 и 13–17%, соответственно), остальные гомологические группы присутствуют в минимальном количестве. Такой состав ПХБ в этих пробах хорошо соответствует их соотношению в коммерческих смесях Aroclor 1254 (Monsanto, USA) и Совол С-42 (СССР) (Ivanov, Sandeli, 1992; Шелепчиков, Бродский, 2015). Близкое сходство спектров ПХБ в пробах ДО и коммерческих смесей указывает на относительно недавнее их попадание в водохранилище из локального источника на р. Серовке (ст. 22). По мере удаления от этого источника на расстояние до 32 км (ст. 14) вниз по течению р. Шексны суммарное содержание ПХБ в ДО постепенно уменьшается, но спектр гомологических групп фактически не изменяется. Такое пространственное распределение в ДО качественного состава и количества ПХБ связано с тем, что сразу после поступления в водохранилище их основная часть, адсорбированная на крупных взвешенных частицах, оседает на дно вблизи источника загрязнения, а оставшаяся

часть, связанная с мелкодисперсной фракцией, переносится с течением воды на большее расстояние и разбавляется природными водами.

Последующее продвижение до 55 км к центральной части водохранилища (ст. 11) приводит к постепенной трансформации спектра гомологических групп в сторону уменьшения доли высокохлорированных конгенов (5-ХБ и выше) и увеличения доли низкохлорированных (4-ХБ и ниже). Еще ближе к центру водохранилища эта тенденция нарастает, и в Главном плесе (ст. 25–29, 32–34), а также на некоторых станциях Волжского плеса (ст. 4, 35) спектр ПХБ представлен, главным образом, 3–6-ХБ в соотношении  $\sim 10\text{--}17 : 36\text{--}42 : 38\text{--}42 : 8\text{--}18\%$ . Аналогичная картина отмечена при продвижении вверх по течению р. Шексны (до ст. 30). Спектр ПХБ в ДО за пределами Шекснинского плеса, существенно деградированный в сторону дехлорирования по сравнению с исходными коммерческими смесями, свидетельствует о достаточно продолжительном их нахождении в окружающей среде. Известно, что период полураспада для разных конгенов ПХБ в зависимости от степени хлорированности составляет в среднем в воздухе 1 неделя – 6 лет, в воде 8 мес – 6 лет, в почве и донных отложениях 2–6 лет (Urbanik, 2007). При этом, в силу высокой устойчивости ПХБ к действию абиотических факторов, основную роль в их трансформации в окружающей среде играют процессы микробиологической деградации (Lang, 1992).

Полученные данные указывают на то, что вынос сточных вод из р. Серовки, содержащих свежую смесь ПХБ, распространяется в Шекснинском плесе до 55 км вниз по течению р. Шексны. На остальной части водохранилища источником ПХБ служит либо постепенный снос и перераспределения ДО с вышележащих участков вниз по течению, особенно в паводковый период, либо выпадение с атмосферными осадками непосредственно на поверхность водохранилища и прилегающие территории в результате глобального атмосферного переноса, либо в результате обоих этих процессов. В пользу преобладания первого пути свидетельствует постепенность увеличения доли 3-ХБ и 4-ХБ и снижения 6-ХБ в общем групповом спектре ПХБ по мере продвижения вниз по течению. Выявленное повышенное содержание ПХБ с деградированным групповым спектром в центральной части водохранилища (ст. 26), скорее всего, связано с переносом сюда и аккумуляцией наиболее мелких частиц взвешенного вещества, несущих ПХБ с измененным спектром гомологических групп.

Реки Ухра и Согожа на восточном побережье не являются заметными источниками поступления ПХБ в водохранилище, о чем свидетельствуют их низкое содержание и деградированный групповой спектр в ДО устьевых участков рек (ст. 5, 3). В общем, на станциях, расположенных в центральной озерной части водохранилища, независимо от того, к бывшему руслу какой реки они относятся (Шексна, Молога или Волга), групповые профили ПХБ имеют сходный характер. Это свидетельствует в пользу того, что в этой части водохранилища присутствуют ПХБ, долгое время находившиеся в окружающей среде и попадающие сюда в результате атмосферного переноса с осадками.

Таким образом, по крайней мере последние 30 лет Рыбинское водохранилище подвергается загрязнению ПАУ и СОЗ, которые обнаружены в воде,

ДО, бентосе (моллюски) и рыбе. Наиболее консервативным элементом экосистемы в отношении загрязнения этими соединениями являются ДО. У рыб накопление СОЗ имеет тканевую специфику: максимум в печени, минимум в мышцах. Для ПАУ такая закономерность не выявлена. Межвидовые различия в уровне биоаккумуляции хотя и зарегистрированы, но не закономерны. По мере продвижения вверх по трофическим цепям уровень содержания исследованных загрязнителей возрастает. Загрязнение экосистемы ПАУ и СОЗ пространственно неоднородно. Наиболее высокий его уровень наблюдается в Шекснинском плесе водохранилища в черте г. Череповец, в остальной акватории водохранилища он близок к фоновому. Выявленная закономерность менее выражена для содержания ПАУ в рыбе. В экосистему водохранилища ПАУ и СОЗ попадают из локальных источников в г. Череповце, являющихся наиболее значимыми по количеству поступающих соединений, а также диффузным путем за счет трансграничного атмосферного переноса, определенную долю в который вносят городские воздушные выбросы. Среди СОЗ в течение всего периода наблюдений количественно преобладают ПХБ. Наибольший уровень загрязнения ПАУ и ПХБ всех элементов экосистемы отмечен в 1987–1990 гг. после аварийного сброса промышленно-коммунальных стоков г. Череповца. В последующие годы содержание этих загрязнителей в биоте постепенно снижалось, в то время как в ДО существенно не изменилось.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (проекты № 10–05–10058, № 10–05–00593 и № 12–05–00572) и приоритетного проекта “Оздоровление Волги”.

### **13.2. Экотоксикологическая оценка качества воды и донных отложений<sup>2</sup>**

Загрязнение природных водоемов в настоящее время является актуальной проблемой. Среди широкого спектра загрязняющих веществ к числу важнейших относятся металлы (в первую очередь, тяжелые). В значительной мере это связано с биологической активностью многих из них. Тяжелые металлы (ТМ) обладают канцерогенными, мутагенными и патогенными свойствами даже в низких концентрациях (Никаноров и др., 1985). Источники поступления этих веществ в водоемы весьма разнообразны, но основными принято считать предприятия металлургического и горнодобывающего комплексов.

Рыбинское водохранилище с момента его образования и по настоящее время подвергается антропогенному загрязнению ТМ, потенциальные пути поступления которых – сточные воды, атмосферный перенос, речной и диффузный сток с водосборной территории. Основным источником локального поступления ТМ – коммунально-промышленный комплекс г. Череповца, расположенный в северной части Шекснинского плеса водохранилища. Как водоем многоцелевого использования водохранилище служит источником водоснабжения и имеет рыбохозяйственное и рекреационное значение. По-

<sup>2</sup> Авторы раздела И.И. Томилина, М.В. Гапеева и Р.А. Ложкина

этому оценка качества элементов экосистемы водохранилища имеет важное значение для гидробионтов и человека.

Полноценный эколого-токсикологический мониторинг включает не только качество воды, но и оценку в целом степени токсической загрязненности всей водной экосистемы с учетом ее подразделения на три взаимосвязанных подсистемы: вода, донные отложения и гидробионты. Общий уровень загрязненности водоема определяется тремя взаимно обусловленными процессами: 1) масштабом и составом поступающих в него загрязнений; 2) взаимодействием воды и грунтов; 3) миграцией и трансформацией токсикантов в сообществах водоема, включая процессы накопления в гидробионтах (Брагинский, 1985).

Неотъемлемой частью мониторинга состояния водных экосистем является оценка загрязнения грунтов. Донные отложения (ДО) – наиболее консервативный элемент водных экосистем, и их химический состав, в отличие от водной среды, несет информацию о природной и техногенной составляющей загрязнения за длительный период времени. Благодаря своей способности аккумулировать многие неорганические и органические соединения, ДО представляют собой одновременно мощный фактор самоочищения и вторичного загрязнения водоема (Степанова, 2014). Токсикологическая оценка ДО позволяет выявить интегрированные эффекты всех токсикантов и их метаболитов, присутствующих в среде. Методу биотестирования отводится роль скрининга загрязнения, результатом которого является сигнальная информация о месте и степени токсичности водного объекта (Бакаева, Никаноров, 2006).

**Таблица 13.5.** Содержание тяжелых металлов в воде Рыбинского водохранилища в 1988–2015 гг.

| Год                  | Концентрация, мкг/л   |  |                                 |                        |                           |                       |                       |                        |                             |                        |
|----------------------|-----------------------|--|---------------------------------|------------------------|---------------------------|-----------------------|-----------------------|------------------------|-----------------------------|------------------------|
|                      | Cd                    | Cr   | Cu                              | Ni                     | Mn                        | Mo                    | Pb                    | Sr                     | Zn                          | V                      |
| 1988<br>(n=30)       | <u>0–0.3</u><br>0.1   | –  | <u>0.5–6.2</u><br><b>1.4</b>    | <u>0.6–95.0</u><br>1.0 | –                         | –                     | <u>0.9–3.5</u><br>1.4 | –                      | <u>4–800</u><br><b>12.2</b> | –                      |
| 1989<br>(n=30)       | <u>0–0.5</u><br>0.2   | –  | <u>0.4–17.7</u><br><b>2.0</b>   | <u>0.6–95.0</u><br>1.8 | –                         | –                     | <u>0.6–8.7</u><br>1.8 | –                      | <u>6–460</u><br><b>18.4</b> | –                      |
| 2009<br>(n=22)       | <u>0–0.5</u><br>0.1   | <u>0–5.3</u><br>0.7                            | <u>0.0–16.6</u><br><b>4.9</b>   | <u>0–2.6</u><br>0.7    | <u>0.1–1.4</u><br>0.09    | <u>0–4.2</u><br>0.6   | <u>0–17.8</u><br>3.2  | –                      | <u>0–75</u><br>7.0          | –                      |
| 2010<br>(n=26)       | <u>0–0.3</u><br>0.04  | <u>0–0.007</u><br>0.001                        | <u>3.5–15.1</u><br><b>7.9</b>   | <u>0.8–2.3</u><br>1.3  | <u>1.3–14.8</u><br>4.7    | <u>0.2–0.4</u><br>0.3 | <u>0–0.2</u><br>0.04  | –                      | <u>4–53</u><br>9.7          | –                      |
| 2013<br>(n=30)       | <u>0–0.06</u><br>0.01 | –  | <u>11.6–43.8</u><br><b>24.3</b> | <u>3.2–47.4</u><br>9.6 | <u>0.0–43.3</u><br>15.0   | <u>0–0.9</u><br>0.5   | <u>0–48.4</u><br>2.4  | <u>100–143</u><br>111  | <u>10–73</u><br><b>26.5</b> | <u>0.3–0.9</u><br>0.52 |
| 2015<br>(n=10)       | <п.о.                 | <u>0–2.1</u><br>0.8                            | <u>9.6–50.4</u><br><b>30.2</b>  | <u>0.0–0.8</u><br>0.2  | <u>0–2.8</u><br>0.4       | <u>0.2–0.5</u><br>0.3 | <u>0–0.5</u><br>0.02  | <u>49–144</u><br>109.8 | <u>6–29</u><br><b>17.8</b>  | <u>0.2–0.7</u><br>0.30 |
| ПДКр/х,<br>мкг/л*    | 5.0                   | 7.0 Cr <sup>6+</sup> ;<br>2.0 Cr <sup>3+</sup> | 1.0                             | 10                     | 10<br>(Mn <sup>2+</sup> ) | 1.2                   | 10                    | 1000                   | 10                          | 1.0                    |
| р. Волга,<br>мкг/л** | 0.14                  | 0.67   | 2.84                            | 2.12                   | 28.8                      | 0.36                  | 0.83                  | 330.4                  | 4.14                        | 1.64                   |

**Примечание.** Над чертой – пределы колебаний, под чертой – среднее, прочерк – отсутствие данных, <п.о. – ниже предела обнаружения, здесь и в табл. 13.6–13.7 и 13.9 жирным шрифтом выделены показатели, превышающие ПДКр/х; n – количество измерений; \* – ПДКр/х приведены по: (Перечень рыбохозяйственных..., 1999), \*\* – приведено среднее содержание в р. Волга по: (Моисеенко и др., 2006).



**Таблица 13.6.** Статистики содержания редкоземельных элементов в воде Рыбинского водохранилища в 2009–2010 гг.

| Показатель             | Концентрация, нг/л |       |      |      |      |      |             |     |      |     |     |     |     |     |
|------------------------|--------------------|-------|------|------|------|------|-------------|-----|------|-----|-----|-----|-----|-----|
|                        | La                 | Ce    | Pr   | Nd   | Sm   | Eu   | Gd          | Tb  | Dy   | Ho  | Er  | Tm  | Yb  | Lu  |
| 2009 г. (n = 23)       |                    |       |      |      |      |      |             |     |      |     |     |     |     |     |
| Среднее                | 10.0               | 11.0  | 3.0  | 12.0 | 3.1  | 4.0  | 3.4         | 0.6 | 3.1  | 0.8 | 1.6 | 0.4 | 1.6 | 0.4 |
| медиана                | 8.0                | 6.0   | 3.0  | 10.0 | 3.4  | 4.0  | 2.8         | 0.6 | 3.1  | 0.9 | 1.4 | 0.3 | 1.6 | 0.4 |
| максимум               | 38.0               | 69.0  | 12.0 | 43.0 | 12.0 | 12.0 | 14.9        | 1.5 | 12   | 2.7 | 5.2 | 0.8 | 6.2 | 1.1 |
| Стандартное отклонение | 9.0                | 17.0  | 3.0  | 11.0 | 2.6  | 2.9  | 3.3         | 0.4 | 2.6  | 0.6 | 1.5 | 0.3 | 1.5 | 0.3 |
| 2010 г. (n = 16)       |                    |       |      |      |      |      |             |     |      |     |     |     |     |     |
| Среднее                | <b>45.0</b>        | 55.0  | 8.0  | 27.0 | 7.0  | 6.0  | 8.0         | 1.0 | 7.0  | 1.5 | 2.5 | 0.6 | 1.9 | 0.6 |
| медиана                | 25.0               | 28.0  | 7.0  | 24.0 | 6.0  | 5.0  | 7.0         | 1.3 | 6.0  | 1.3 | 3.1 | 0.6 | 2.2 | 0.6 |
| максимум               | 323.0              | 417.0 | 15.0 | 56.0 | 16.0 | 10.0 | <b>14.0</b> | 3.1 | 15.0 | 3.2 | 5.3 | 1.7 | 4.0 | 1.5 |
| Стандартное отклонение | 78.0               | 102.0 | 4.0  | 13.0 | 5.0  | 2.0  | 4.0         | 0.7 | 3.0  | 0.9 | 1.7 | 0.4 | 1.4 | 0.4 |
| Фон, нг/л*             | 8                  | 130   | 8    | 39   | 56   | 17   | 33          | 10  | 22   | 90  | 14  | 70  | 13  | 5   |
| Кларк, нг/л**          | 50                 | 80    | 7    | 40   | 8    | 1    | 8           | 1   | 5    | 1   | 4   | 1   | 4   | 1   |
| р. Волга, нг/л***      | <20                | <20   | <10  | <20  | –    | –    | –           | –   | –    | –   | –   | –   | –   | –   |

**Примечание.** \* – фоновая концентрация по: (Sneller et al., 2000), \*\* – кларк речной воды по: (Соловов и др., 1990), \*\*\* – среднее содержание в р. Волга (по: Моисеенко и др., 2006), прочерк – отсутствие данных.

**Таблица 13.7.** Среднее содержание общих форм тяжелых металлов в грунтах Рыбинского водохранилища в разные годы.

| Показатели         | Концентрация, мкг/г сухой массы |                  |                  |         |                  |                  |                    |
|--------------------|---------------------------------|------------------|------------------|---------|------------------|------------------|--------------------|
|                    | Cd                              | Cr               | Cu               | Mn      | Ni               | Pb               | Zn                 |
| 1985 г.            | <b>1.6±1.0</b>                  | н.д.             | <b>13.0±9.0</b>  | –       | <b>15.0±8.0</b>  | <b>16.0±12.0</b> | <b>136.0±111.0</b> |
| 1996 г.            | <b>2.2±1.0</b>                  | н.д.             | <b>17.8±13.1</b> | –       | –                | <b>19.9±11.4</b> | <b>239.0±203.0</b> |
| 1997 г.            | <b>1.4±1.8</b>                  | <b>21.1±11.3</b> | <b>12.0±11.3</b> | –       | <b>20.0±10.7</b> | 10.1±6.8         | <b>82.2±41.8</b>   |
| 2009 г.            | <b>0.3±0.2</b>                  | <b>33.0±11.0</b> | <b>14.0±5.0</b>  | 499±322 | <b>19.0±6.0</b>  | 13.0±8.0         | 55.0±43.0          |
| 2010 г.            | <b>0.3±0.3</b>                  | 0.5±0.2          | <b>10.0±6.0</b>  | 362±227 | <b>15.0±7.0</b>  | 8.0±5.0          | 67.0±54.0          |
| 2015 г.            | 0.1±0.1                         | <b>31.8±16.5</b> | <b>10.4±4.7</b>  | 929±483 | <b>16.1±7.7</b>  | 7.6±3.2          | 36.7±17.8          |
| Норматив, США*     | 1.0                             | 43.4             | 31.6             | –       | 22.7             | 35.8             | 121.0              |
| Норматив Бельгии** | 0.38                            | 17.0             | 8.0              | –       | 11.0             | 14.0             | 67.0               |
| Фон, США***        | 0.1–0.5                         | 20–100           | 10–53            | 700     | 12–51            | 9–35             | 33–140             |
| Кларк****          | 0.13                            | 83               | 47               | 1000    | 58               | 16               | 83                 |

**Примечание.** \* – норматив ТЕС (Threshold Level Concentration – минимальная концентрация вещества, при которой наблюдается какой-либо эффект), США (по: MacDonald et al., 2000), \*\* – норматив Бельгии (по: Deckere et al., 2000), \*\*\* – фоновые концентрации, США по: (Charman et al., 1998), \*\*\*\* – кларк Земной коры (по: Виноградов, 1962), прочерк – отсутствие данных.

Целью нашей работы было определить уровень содержания металлов и редкоземельных элементов в воде, донных отложениях и гидробионтах на отдельных участках водохранилища и оценить токсичность воды и донных отложений методами биотестирования.

**Содержание ТМ в воде и донных отложениях.** Впервые распределение валовых форм ТМ в воде Рыбинского водохранилища исследовано в 1961 г. Методами спектрального анализа показано, что медь поступает в водоем

из Угличского водохранилища. Высокое содержание Cu (до 15 мкг/л), Ni, Pb, Sn, Zn в заводских стоках г. Череповца заметно не влияли на содержание ТМ в воде нижележащих участков Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища (Кольцов, 1965).

Среднее содержание большинства металлов в воде водохранилища до настоящего времени фактически не изменилось, за исключением меди (табл. 13.5). Концентрации Cu в 1983, 1985, 1988–1989 гг. были близки и незначительно превышали ПДК для рыбохозяйственных водоемов (ПДКр/х). Максимальное содержание Cu наблюдали в Волжском плесе. В 1989 г. наибольшую концентрацию ТМ регистрировали в южной части водохранилища в приплотинном участке. Высокое содержание (до 18 мкг/л) Cu в притоках Шекснинского плеса (реки Ягорба и Кошта) мало влияло на среднее по водохранилищу (Гапеева, 1993). Исследования последних лет выявили высокое содержание в воде водохранилища Cu (в среднем 4.3–30.2 мкг/л) и Zn (6.5–17.8 мкг/л). Максимальные концентрации зарегистрированы в пелагиали Главного плеса (ст. Брейтово, Молога, Измайлово, Волково, Средний Двор). Необходимо отметить, что по сравнению с другими странами (Канада, США, страны ЕС) в России неоправданно занижены нормативы для Cu, V, Mn, тогда как для Cd, As, Pb и Al они завышены (Моисеенко, 2006). Уровень содержания меди в природных водах, как правило, выше норматива, поскольку этот металл находится преимущественно в связанной с органическими лигандами форме. Установленный порог токсичности действия меди на водные организмы – 1.5 мкг/л, для цинка – 15 мкг/л (Lither, 1989), что выше отечественных норм ПДКр/х. Для сравнения, норматив концентрации цинка в пресной воде для Канады и некоторых стран ЕС составляет 30 мкг/л.

Значения средней концентрации РЗЭ (La, Ce, Nd) в пробах воды, отобранных в 2009 г., соответствовали средним для Волжского региона (Моисеенко, 2006), а в 2010 г. превышали их (табл. 13.6). Оба этих года были многоводными (приток 42.5 и 34.7 км<sup>3</sup> соответственно) и теплыми (средняя за безледный период температура воды 15.7 и 16.3°C соответственно) (Литвинов и др., 2012). Содержание элементов по акватории распределено неравномерно, РЗЭ поступают в основном с водами р. Кошты в Шекснинский плес водохранилища (Гапеева, 2013).

Для оценки состояния водоемов используют ограниченное количество доступных показателей. Долгое время считалось, что большинство удаляемых из воды ЗВ выводится из круговорота и не представляет опасности для биоты. ДО аккумулируют все виды загрязнений, поступающих с речным стоком, атмосферными осадками и техногенными отходами хозяйственной деятельности человека. Для природных водоемов характерна чрезвычайная вариабельность содержания ЗВ во времени и пространстве, которая зависит от множества факторов: сезонности, уровня паводка, гидрологических и морфометрических характеристик водоема и его водосбора (Степанова и др., 2004).

ДО играют важную роль в формировании токсикологической ситуации в водоемах. Они депонируют многие микроэлементы и ЗВ, поэтому могут быть использованы в качестве информативного показателя качества вод и одновременно источника вторичного загрязнения по следующим причи-

нам: 1) ненарушенные ДО содержат исторические записи прошлых химических условий и позволяют установить фоновые уровни, с которыми можно сравнивать и сопоставлять существующие условия; 2) под влиянием изменения физико-химических условий (рН, Eh, растворенный  $O_2$ ) связанные с ДО соединения могут поступать в водную толщу, включаться в пищевую цепь и оказывать вторичное воздействие на гидробионтов; 3) некоторые относительно инертные или безвредные для окружающей среды вещества могут разрушаться или реагировать с другими, образуя растворимые и потенциально токсичные формы (например, переход элементарной ртути в метилртуть). Содержание ТМ в ДО является одним из наиболее объективных и надежных показателей загрязнения водоема. Процессы накопления ТМ в ДО и их удаления являются важной составляющей механизма регулирования содержания этих элементов в водной среде, влияющих на продуктивность водных экосистем и качество воды в них (Hakanson, 1980).

Содержание и распределение ТМ в ДО Рыбинского водохранилища впервые исследовано сотрудниками ИБВВ РАН. Установлено, что обменная емкость грунтов водохранилища мала и зависит от содержания в них органического вещества (Гапеева, Цельмович, 1989). В грунтах обычно определяют валовые и подвижные формы металлов. В ДО водохранилища доля общих форм ТМ составляет в процентах валового содержания: 83 Zn, 81 Cu, 73 Ni, 70 Fe, 62 Cd, 59 Pb, 9 Cr, 9 Co. Содержание Cr и Co, в меньшей степени Pb, в кристаллической решетке больше, чем остальных элементов (Гапеева, 1993). Для Pb и Zn установлены более высокие концентрации в ДО по сравнению с кларковым числом, тогда как для остальных элементов данная величина соизмерима или несколько ниже (табл. 13.7).

Таким образом, во все годы наблюдений ДО водохранилища не отвечали стандартам, принятым в европейских странах. Зарегистрировано превышение нормативных концентраций по Cd (1985–1997 гг.), Cr (1997, 2009, 2015 гг.), Cu, Ni и Pb (1985, 1996 гг.) и Zn (1985–1997, 2010 гг.). Максимальная кратность превышения составила для Cd 5.8, Cr 1.94, Cu 2.2, Pb 1.4 и Zn 3.6 раз (табл. 13.7). При сравнении установленных концентраций металлов с менее строгими нормативами, принятыми в США, выявлено превышение нормативов только для Cd и Zn. Превышение фоновых концентраций, характерных для водоемов США, отмечено также только для этих двух элементов.

В течение всего периода наблюдения отмечена тенденция к снижению загрязнения ДО водохранилища ТМ, особенно это заметно для Pb (в 2.6 раз) и Zn (в 6.4 раза). Содержание меди, хрома и никеля практически не изменилось, марганца – увеличилось в 1.8 раза (табл. 13.7). В международной практике Mn считается малотоксичным элементом, данных по его действию на гидробионтов не найдены. Отмечают (Моисеенко, 2009), что присутствие Mn снижает токсичность таких элементов, как Cu и Al, т.е. он проявляет антагонистические свойства при комплексном загрязнении водоемов. Сравнивая загрязнение ДО Рыбинского водохранилища ТМ с нормативами, рекомендованными Агентством по охране окружающей среды США (Environmental Protection Agency (EPA), USA) (табл. 13.8), можно заключить, что по содержанию Cr, Cd и Cu ДО относятся к относительно загрязненным, а по содержанию Pb и Zn – к сильно загрязненным.

**Таблица 13.8.** Рекомендованный (ЕРА, США) уровень содержания некоторых тяжелых металлов в грунтах, мг/кг сухой массы.

| Металл | Градация ДО по загрязнению ТМ |       |      | Концентрация металла в ДО Рыбинского водохранилища |
|--------|-------------------------------|-------|------|--|
|        | 1                             | 2     | 3    |  |
| Cr     | <5                            | 25–75 | > 75 | 8–50   |
| Cd     | <1                            | 1– 5  | > 6  | 0.1–2.2  |
| Cu     | <5                            | 25–50 | >50  | 0.7–35.0   |
| Pb     | <40                           | 40–60 | > 60 | 0.7–100.0  |
| Zn     | <90                           | 90    | >200 | 2.3–320  |

**Примечание.** Степень загрязнения: 1 – незагрязненные, 2 – относительно загрязненные, 3 – сильно загрязненные.

Анализ распределения ТМ в ДО различных плесов водохранилища в 2014–2015 гг. показал, что они распределены неравномерно (табл. 13.9). Ни на одной из обследованных станций не зарегистрировано превышения нормативов ПДКр/х для Cd и Mn. Однако в 2014 г. в Шекснинском плесе выявлено превышение нормативов содержания Pb, Cr, Cu и Zn. Высокие концентрации Pb и Cr четко локализовались в ДО участка плеса, находящегося под непосредственным воздействием Череповецкого промышленного узла. Ранее в 1996 г. также наблюдали превышение допустимых концентраций Cd и Zn в >11, Cu – в 6.5, Pb – в 2.7 раза на станциях, расположенных в непосредственной близости от места поступления стоков Череповецкого металлургического комбината (Флеров, 2000).

**Таблица 13.9.** Содержание некоторых ТМ в ДО разных плесов Рыбинского водохранилища летом 2014–2015 гг.

| Станции                                 | Концентрация ТМ, мкг/г сухой массы |                  |                  |         |                 |                  |                    |
|---|------------------------------------|------------------|------------------|---------|-----------------|------------------|--------------------|
|   | Cd                                 | Cr               | Cu               | Mn      | Ni              | Pb               | Zn                 |
| Волжский плес (август–сентябрь 2015 г.) |                                    |                  |                  |         |                 |                  |                    |
| Мышкин                                  | 0.12                               | 12.2             | <b>8.8</b>       | 1237    | 10.4            | 4.9              | 26.9               |
| Еремейцево                              | 0.11                               | <b>21.8</b>      | 7.2              | 526     | <b>13.0</b>     | 4.5              | 30.5               |
| Крутец                                  | 0.07                               | 14.4             | 5.3              | 871     | 8.1             | 5.6              | 17.6               |
| Каменники                               | 0.21                               | <b>49.8</b>      | <b>16.6</b>      | 619     | <b>25.9</b>     | 13.3             | 55.1               |
| Коприно                                 | 0.20                               | <b>44.3</b>      | <b>13.6</b>      | 1284    | <b>22.6</b>     | 9.4              | 60.8               |
| Среднее                                 | 0.1±0.01                           | <b>28.5±17.4</b> | <b>10.3±4.7</b>  | 907±347 | <b>16.0±7.8</b> | 7.5±3.7          | 38.2±18.8          |
| Главный плес (август–сентябрь 2015 г.)  |                                    |                  |                  |         |                 |                  |                    |
| Бабы Горы                               | 0.12                               | <b>37.6</b>      | <b>11.6</b>      | 867     | <b>18.2</b>     | 8.2              | 36.2               |
| Всехсвятское                            | 0.19                               | <b>47.0</b>      | <b>14.7</b>      | 1480    | <b>22.9</b>     | 10.1             | 50.4               |
| Милюшино                                | 0.16                               | <b>41.7</b>      | <b>13.4</b>      | 1161    | <b>20.3</b>     | 9.6              | 42.7               |
| Волково                                 | 0.17                               | <b>44.0</b>      | <b>12.7</b>      | 834     | <b>22.3</b>     | 9.3              | 42.8               |
| Молога                                  | 0.13                               | <b>37.8</b>      | <b>12.6</b>      | 892     | <b>19.1</b>     | 8.4              | 39.3               |
| Наволоки                                | 0.05                               | 8.0              | 3.0              | 129     | 4.1             | 4.2              | 11.5               |
| Измайлово                               | 0.00                               | 1.6              | 0.7              | 54      | 0.2             | 0.7              | 2.3                |
| Ср. Двор                                | 0.21                               | <b>42.6</b>      | <b>13.5</b>      | 1695    | <b>19.6</b>     | 9.4              | 61.3               |
| Брейтово                                | 0.14                               | <b>42.6</b>      | <b>11.4</b>      | 1361    | <b>18.6</b>     | 8.8              | 36.3               |
| Среднее                                 | 0.1±0.01                           | <b>33.7±16.7</b> | <b>10.4±5.0</b>  | 941±564 | <b>16.1±8.2</b> | 7.6±3.1          | 35.8±18.3          |
| Шекснинский плес (июль 2014 г.)         |                                    |                  |                  |         |                 |                  |                    |
| Среднее                                 | 0.5±0.53                           | <b>30.9±24.0</b> | <b>15.0±23.3</b> | 627±474 | 11.3±0.8        | <b>35.9±66.7</b> | <b>123.5±103.5</b> |

В Главном и Волжском плесах выявлено высокое содержание Ni, в то время как в Шекснинском плесе его средняя концентрация не превышала нормативов, установленных в Бельгии. Высокие концентрации Cr и Cu зарегистрированы фактически на всех исследованных участках водохранилища, за исключением некоторых станций в Главном плесе (ст. Наволок и Измайлово) и Волжском (ст. Мышкин и Крутец по Cr, Еремейцево и Крутец по Cu). Низкое содержание ТМ на указанных станциях Главного плеса может быть связано с низким содержанием или отсутствием в грунтах торфянистых частиц, участвующих в аккумуляции ТМ. Известно (Законнов, 2007), что в Рыбинском водохранилище вариации концентрации ТМ в ДО в значительной степени объясняются распределением частиц торфа. В районе станций Измайлово и Наволок грунт глинистопесчаный, на остальных станциях – торфянистый ил.

Анализ содержания ртути в ДО водохранилища выявил высокие уровни загрязнения участков р. Шексны и Шекснинского плеса, прилегающих в промышленной зоне г. Череповца: 0.3–0.5 мг/кг сухой массы (Комов, Степанова, 2001). Загрязнение ДО снижается по мере удаления от города: на ст. Любец (10–15 км) содержание ртути составляет 0.09 мг/кг, ст. Мякса (30–40 км) – 0.07 мг/кг.

**Таблица 13.10.** Описательные статистики суммарного содержания общих форм РЗЭ в ДО Рыбинского водохранилища, мкг/г сухой массы.

| Год                  | Среднее | Медиана | Min   | Max    | $\sigma^2$ | $\sigma$ |
|----------------------|---------|---------|-------|--------|------------|----------|
| 2009<br>( $n = 19$ ) | 109.74  | 109.74  | 54.59 | 174.41 | 1047.82    | 32.37    |
| 2010<br>( $n = 15$ ) | 79.86   | 78.86   | 46.50 | 117.05 | 529.89     | 23.02    |
| 2015<br>( $n = 5$ )  | 79.76   | 77.68   | 74.45 | 92.75  | 47.38      | 6.89     |

**Примечание.**  $\sigma$  – стандартное отклонение,  $\sigma^2$  – дисперсия,  $n$  – количество измерений.

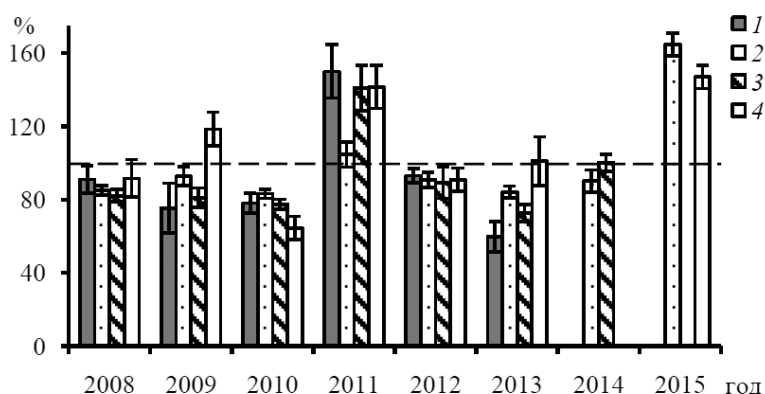
Среднее содержание РЗЭ в ДО водохранилища приведено в табл. 13.10. Некоторое его уменьшение к 2015 г. связано с небольшой выборкой и малым числом точек отбора проб в наиболее загрязненном Шекснинском плесе. Анализ распределения РЗЭ в ДО по акватории водохранилища показал, что La, Ce и Pr поступают в водоем с водами р. Кошта, высокое содержание этих элементов зарегистрировано вдоль русла р. Шексна в южной части Шекснинского плеса (ст. Ваганиха, Торово, Любец, Мякса) (Гапеева, 2012). Другими исследователями с использованием иных аналитических методов получены данные, свидетельствующие об отсутствии выраженных точечных источников загрязнения РЗЭ (Pavlov, Frontasyeva, 2005).

**Биотестирование воды и донных отложений.** Не всегда удается установить прямую зависимость между содержанием ЗВ в среде и ее пригодностью для обитания живых организмов. Среда может быть сильнозагрязненной, но нетоксичной или слаботоксичной и, напротив, слабозагрязненной, но сильнотоксичной. Токсическое действие одних компонентов может быть нейтрализовано или усилено присутствием других, поэтому необходимо оценивать интегральную токсичность всего комплекса загрязняющих веществ, содержащегося в исследуемой среде. Выбор тест-организмов влияет на вывод о соответствии полученных результатов природным условиям.

Наиболее полный анализ интегральной токсичности достигается при использовании тест-организмов различной систематической принадлежности. Ракообразные – одни из самых чувствительных видов для биотестирования, рачки рода *Ceriodaphnia* (*C. affinis* – sin. *C. cf. dubia* (Richard, 1894)) обитают в толще воды и представляют важное звено в пищевой цепи водной экосистемы. Их используют для биотестирования воды и водной вытяжки донных отложений. Личинки хирономид рода *Chironomus* (*Ch. riparius* (Meigen, 1804)) населяют верхний слой ДО и подходят для биотестирования цельного грунта, т.к. они чувствительны к ЗВ, ассоциированным с ДО, и легко культивируются в лабораторных условиях. Продолжительный срок жизни и ограниченная подвижность личинок приводят к накоплению химических веществ и, как следствие, появлению особей с патоморфологическими отклонениями.

Результаты биотестирования воды водохранилища по выживаемости цериодафний с 2008 по 2015 гг. свидетельствуют об отсутствии острого токсического действия во всех исследованных пробах. В отдельные сроки в пробах, отобранных в Шекснинском плесе (устье р. Серовка, Любец), а также в восточной части Главного плеса (ст. Ягорба, Всехсвятское, Мякса), зафиксирована гибель рачков, превышающая допустимый уровень (20%) за период экспозиции 7 суток. В данном случае вода обладала хроническим токсическим действием.

Показатель плодовитости определяет поддержание численности популяции и позволяет оценить хроническое токсическое действие воды. Его оценивали для двух участков Волжского плеса водохранилища (ст. Коприно и Каменники), одного в Моложском (ст. Противье), шести в Главном (ст. Ягорба, Волково, Наволок, Средний Двор, Городок, Брейтово) и семи в Шекснинском (ст. Мякса, Любец, Ваганиха, Кошта, Торово, Суда и устье р. Серовка).



**Рис. 13.2.** Динамика хронической токсичности воды разных плесов Рыбинского водохранилища, определенной по плодовитости *Ceriodaphnia affinis*: относительное количество молоди (% контроля) на 1 самку за 7 сут. экспозиции.

Здесь и на рис. 13.3–13.4. плесы: 1 – Моложский, 2 – Главный, 3 – Шекснинский, 4 – Волжский, пунктирная линия – контроль (отстоянная артезианская вода, 100%).

Средняя по плесам плодовитость цериодафний (количество отрожденной молоди на 1 самку) при биотестировании воды водохранилища, как правило, не достигала контрольных показателей (рис. 13.2). Исключение составили 2011 и 2015 гг., когда плодовитость в опыте была выше контрольной. Возможно, это зависело от набора обследованных станций, времени года, развития фитопланктона и наличия органического загрязнения неантропогенного происхождения. Увеличение плодовитости более чем на 20% также может свидетельствовать о проявлении токсического эффекта. Отметим, что полученные в опыте результаты могут не соответствовать закономерностям развития популяции в природной среде, где на нее влияют биотические и абиотические факторы.

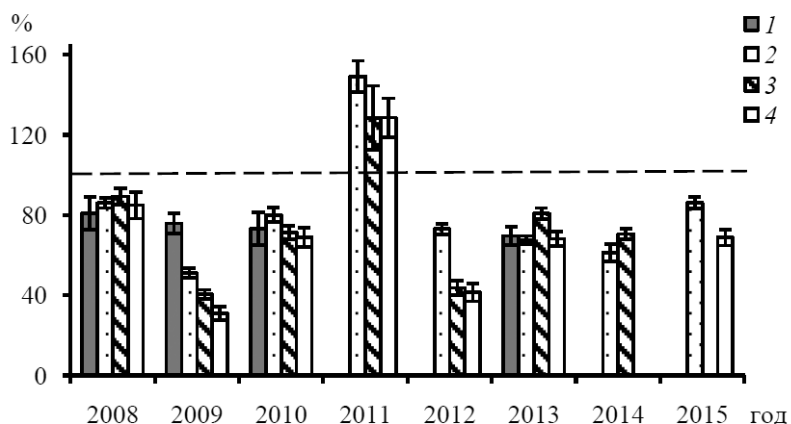
Результаты биотестирования в 1993–1994 гг. свидетельствуют о том, что природная вода водохранилища способна повреждать наследственные структуры, т.е. обладает генотоксическим эффектом различной степени по отношению к одноклеточным индикаторным организмам *Salmonella typhimurium* штаммы TA-98 и TA-100 и *Chlorella vulgaris* (Beijer, 1890) (Крылова, Томилина, 2000). В 1993 г. генотоксичность природной воды отмечали фактически по всей акватории водохранилища, наиболее сильная мутагенная активность обнаружена в приплотинном участке вблизи г. Рыбинск. В 1994 г. почти все образцы воды не содержали веществ, способных индуцировать мутации у индикаторных штаммов сальмонеллы и хлореллы. Лишь вода из восточной части Главного плеса (ст. Ухра и Всехсвятское) оказывала слабый генотоксический эффект на эти тест-объекты. Появление мутантных колоний у хлореллы наблюдали также вблизи г. Рыбинск (Крылова, Томилина, 2000).

При биотестировании водной вытяжки донных отложений (ВВДО) за весь период наблюдений 2008–2015 гг. не зарегистрировано острой токсичности ни на одном из участков водохранилища, т.е. в течение 48 ч не отмечено  $\geq 50\%$  гибели цериодафний. Увеличение экспозиции до 7 сут. приводило к достоверному относительно контроля повышению смертности рачков в опытах с ВВДО отдельных участков Шекснинского плеса (Любец, устье р. Серовка) и вдоль русла р. Шексна в Главном плесе (ст. Городок и Всехсвятское) в разные годы. При тестировании ВВДО с перечисленных станций плодовитость рачков была ниже контрольных значений в течение всего периода наблюдений как по среднему числу пометов, так и по количеству молоди на одну самку. Усредненные по плесам значения плодовитости рачков были достоверно ниже контрольных показателей для всех плесов в 2008–2010 и 2012–2015 гг. (рис. 13.3). Как и в тестах с водой, исключение составил 2011 г. Среднее количество молоди, отрожденное 1 самкой, между плесами достоверно не отличалось, за исключением 2009 г.

Отметим, что не всегда наблюдается корреляция между уровнем химического загрязнения грунтов и результатами биотестирования их водной вытяжки, что может свидетельствовать как об отсутствии токсического эффекта, так и о нерастворимости токсических компонентов. Вместе с тем, в большинстве случаев водные вытяжки загрязненных грунтов водохранилища оказывали токсическое действие на *Ceriodaphnia affinis*, что указывало на потенциальную возможность вторичного загрязнения его вод.

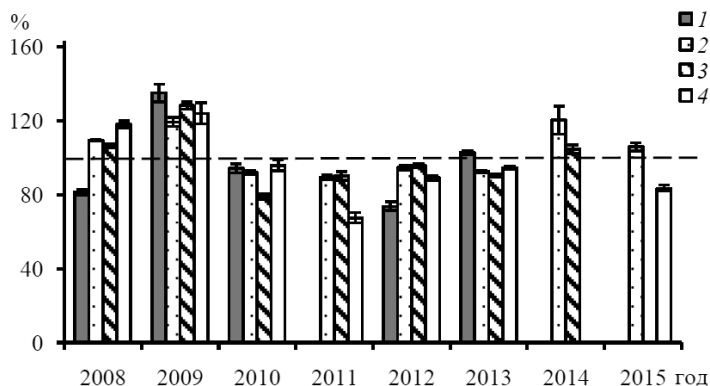
При биотестировании ДО линейные размеры личинок *Chironomus riparius* варьировали год от года (рис. 13.4). В 2008 г. в опытах с ДО Моложского плеса личинки были достоверно мельче контрольных, а с ДО остальных плесов – крупнее. В 2009 г. наблюдали значимое увеличение линейных размеров хирономид при тестировании ДО всех плесов водохранилища, а в 2010 г. – снижение данного показателя. В 2012 г. размеры хирономид были меньше контрольных в тестах с ДО Моложского и Главного плесов водохранилища, а в Шекснинском и Волжском они не отличались от контроля. В 2013 г. при биотестировании грунтов, отобранных в Моложском плесе, линейные размеры личинок не отличались от контроля, а в тестах с ДО остальных плесов этот показатель был ниже контрольных значений. В 2014 г. по результатам биотестирования ДО из Главного и Шекснинского плесов не наблюдали достоверных отличий размеров хирономид от контроля, а в 2015 г. при биотестировании грунтов Волжского плеса длина личинок была меньше контрольной, Главного – достоверно больше.

Выявлено, что при биотестировании ДО из года в год 100%-ную гибель хирономид наблюдали лишь в опытах с грунтами из устья р. Серовка (г. Череповец). Гибель  $\geq 40\%$  особей регистрировали в опытах с ДО из Шекснинского плеса водохранилища (ст. Мякса, Любец, Карагач, Торово, Суда, Ваганиха, Кошта, Кабачино). ДО, отобранные на станциях Главного плеса (Ягорба, Себла, Средний Двор, Измайлово, Наволок, Брейтово, Центральный мыс, Гаютино) и Волжского плеса (Молога, Каменники, Мышкин, Еремейцево), эпизодически оказывали токсическое действие на выживаемость личинок хирономид. В 2009 г. в опытах с ДО из Моложского плеса (ст. Противье) отмечали гибель 72% личинок хирономид, в другие годы гибель личинок не превышала 10%.



**Рис. 13.3.** Относительное количество молоди (% контроля) на 1 самку *Ceriodaphnia affinis* при биотестировании водной вытяжки донных отложений разных плесов Рыбинского водохранилища в 2008–2015 гг.





**Рис. 13.4.** Относительная длина (% контроля) личинок *Chironomus riparius* при биотестировании цельных донных отложений разных плесов Рыбинского водохранилища в 2008–2015 гг.

Одним из эффективных методов оценки уровня загрязнения ДО является исследование встречаемости деформации структур ротового аппарата личинок хирономид (Баканов и др., 2000 а, б; Гапеева и др., 2001). В 2006 г. по результатам биотестирования грунтов водохранилища частота патоморфологического изменения структур ротового аппарата головных капсул личинок хирономид составила в среднем 23.2%, что значительно выше известных фоновых значений (0–10%) (Warwick, 1988). Виды деформации, встреченные при биотестировании ДО водохранилища у *Ch. riparius*, отмечены также у личинок *Ch. plumosus* (Linnaeus, 1758) из природных популяций в точках отбора проб. Относительная численность личинок с деформациями колебалась от 30 до 67% (Томилина и др., 2011).

Токсичность ДО для гидробионтов обусловлена присутствием в них химических соединений, водорастворимых и прочно связанных с грунтами. К первым относятся ионы тяжелых металлов (ТМ), водорастворимые пестициды, некоторые полиароматические углеводороды (ПАУ), ко вторым – полихлорбифенилы (ПХБ) и хлорорганические пестициды (ХОП), относящиеся к группе стойких органических загрязнителей (СОЗ), а также большая часть ПАУ и некоторые другие ЗВ. Регулярный мониторинг содержания СОЗ в ДО и оценка их влияния на биоту на различных участках водохранилища не проводится. Имеются лишь единичные исследования (Баканов и др., 2000 б; Козловская, Герман, 1997; Чуйко и др., 2010; Siddall et al., 1994). Загрязнению ПХБ в наибольшей степени подвержен Шекснинский плес водохранилища, они обнаружены во всех компонентах экосистемы (вода, ДО, макрозообентос, рыба) (Чуйко и др., 2010). Отмечено, что токсичность цельного грунта для водных беспозвоночных (церидафии и амфиоды) на 78% обусловлена присутствием ПХБ и ПАУ (Флеров и др., 2000).

Интерпретация результатов токсикологических опытов довольно сложна, т.к. стандартные методы химического анализа не учитывают характер комбинированного взаимодействия веществ, к тому же эти методы выявляют не все химические вещества. Биотестирование проходит в лаборатории в идеальных

условиях существования популяций, которые не соответствуют природным: не учитывается температурный фактор, сезонная динамика, результаты оцениваются относительно лабораторной популяции организмов. В природных условиях сезонные изменения численности планктонных ракообразных обусловлены динамикой факторов среды (температура, свет, обеспеченность пищей) в течение года и внутрипопуляционными взаимодействиями. Наблюдения за лабораторной культурой в разные сезоны года дают основание утверждать, что такой показатель, как плодовитость, находится в зависимости от времени года и степени токсичности воды, выживаемость же от времени года не зависит, а имеет прямую связь с качеством воды (Филенко и др., 2013).

Одновременное проведение биотестирования на ВВДО и цельных грунтах позволяет оценить вклад в общую токсичность водорастворимых и нерастворимых соединений. Отсутствие острой и хронической токсичности ВВДО для цериодафний свидетельствует о том, что водорастворимые вещества присутствуют в грунтах в количестве ниже уровня, способного оказать токсическое действие на водные организмы. В отличие от ВВДО, токсичность цельного грунта для бентосных организмов определяется наличием в нем всего комплекса ЗВ. Отсутствие токсичности ВВДО и ее наличие для цельного грунта свидетельствует о присутствии в ДО водонерастворимых соединений в количестве, вызывающем токсические эффекты у бентосных организмов (Томилина и др., 2011).

Токсичность проб из заведомо загрязненных мест может не проявиться в опыте, поскольку имеет значение не только объем загрязнения, но и физикохимические свойства ДО (Di Toro et al., 1991). Повышенный уровень органического вещества и неорганической взвеси обычно ослабляет действие ЗВ за счет их связывания и адсорбции. Возможны также антагонистические проявления в действии токсикантов различной природы. В результате может сформироваться такая ситуация, когда при относительно высоком уровне содержания некоторых ЗВ их токсичность не проявляется. Возможно, что при комбинации малой концентрации веществ различной природы создаются условия для проявления аддитивного эффекта. В этом случае токсичность пробы будет проявляться даже при низких концентрациях ЗВ, не превышающих величин ПДК (Латыпова и др., 2002).

Сопоставление уровня токсичности грунтов с состоянием, численностью и биомассой зообентоса обнаруживает соответствие между выживаемостью тест-животных и биологическими параметрами бентоса. Максимальную численность бентосных организмов наблюдали в Моложском плесе, где отсутствует загрязнение и имеются богатые пищевой органикой серые илы, благоприятные для существования гидробионтов. Минимальная биомасса зарегистрирована в устье рек Серовка и Ягорба и представлена наиболее устойчивым к загрязнению видом олигохет *Limnodrilus hoffmeisteri* (Claparede, 1862) (Флеров и др., 2000).

Таким образом, ДО благодаря их способности аккумулировать многие ЗВ могут быть фактором риска для водной экосистемы. Стандарты качества воды в большинстве стран, в том числе в России, разработаны для защиты организмов, обитающих в водной толще, хотя концентрация многих загрязняющих веществ в ДО может быть на несколько порядков выше, чем в воде.

**Биоаккумуляция ТМ.** Среди методов контроля за уровнем загрязнения ТМ пресноводных водоемов широкое распространение получил метод биогеохимической индикации. В качестве организмов-индикаторов на начальном этапе поступления ТМ в водные экосистемы рекомендуют использовать планктон, для оценки гидрохимического состояния придонного слоя воды – нитчатую водоросль *Cladophora glomerata* (L.) Kutz., донных отложений – мягкие ткани двустворчатого моллюска *Anodonta piscinalis* (Nilsson, 1823) (Степанова, Латыпова, 2004).

В лабораторных экспериментах показано, что накопление Cd в мягких тканях моллюсков определяется размером, возрастом, полом и общим состоянием здоровья, а накопление в раковинах зависит от внешней концентрации металла и времени экспозиции (Marigomez, 1990). В сублиторали Рыбинского водохранилища концентрация Pb и Zn в раковинах моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758), *Anodonta* spp., *Unio* spp. и олигохетах выше, а Cu и Co ниже (Цельмович, Гапеева, 1984; Гапеева и др., 1990), чем в моллюсках и олигохетах из рек Усмани и Ивница, расположенных на территории Воронежского заповедника и рекомендованных в качестве фоновых (Никаноров и др., 1985). Повышенное содержание Pb и Zn в организмах бентоса водохранилища хорошо согласуется с данными, полученными при анализе загрязнения воды и ДО. Высоко оценена индикаторная роль дрейссенид (*Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* (Andrusov, 1897)). Они отличаются оседлостью, а, значит, репрезентативностью по отношению к конкретному водоему или его части, фильтрационной активностью, обеспечивающей активное накопление ЗВ, и устойчивостью к их острому действию (Горяйнова и др., 2008). Отмечено, что концентрация большинства элементов в ДО превышает таковую в мягких тканях дрейссен. Однако содержание кобальта, никеля и цинка, напротив, выше в тканях моллюсков, что может быть связано с влиянием Череповецкого металлургического комплекса, ответственного за поступление в экосистему этих ЗВ.

Несмотря на все многообразие абиотических и биотических составляющих водной экосистемы, нормативы содержания ряда токсикантов, в том числе ТМ, существуют только два норматива ПДК. Это ПДК для рыбохозяйственных водоемов, регулирующие содержание ЗВ в воде, и санитарногигиенические ПДК содержания токсикантов в рыбе, гарантирующие ее потребительскую безопасность (Степанова и др., 2004). Известно, что рыбы способны аккумулировать различные токсиканты, в том числе и ТМ, даже в тех случаях, когда содержание их в водной среде не превышает установленных предельно допустимых норм. В многочисленных работах показана линейная зависимость содержания металлов в мышцах рыб от их концентрации в окружающей среде, причем для многих гидробионтов характерна депонирующая роль твердых покровных и скелетных структур (Мур, Рамамурти, 1987).

Установлено, что содержание Cu, Zn, Cd, Mn в чешуе локальных стад леща *Abramis brama* L. Волжского и Шекснинского плесов водохранилища достоверно различались между собой. В Моложском и Шекснинском стадах рыбы по средним величинам и характеру статистического распределения различий не обнаружено. Максимальная концентрация Zn ( $47.5 \pm 1.2$  мг/л),

Cr ( $3.5 \pm 0.2$ ), Co ( $4.3 \pm 0.1$ ) в чешуе леща наблюдалась в Шекснинском плесе, а Cu ( $2.2 \pm 0.1$  мг/л) – в Волжском (Гапеева, 1993).

**Таблица 13.11.** Средние значения содержания ТМ в мышцах леща *Abramis brama*, отловленного в Рыбинском водохранилище (по: Гапеева, 1993).

| Год                        | Концентрация ТМ, мг/кг сырой массы |             |             |      |             |      |      |
|----------------------------|------------------------------------|-------------|-------------|------|-------------|------|------|
|                            | Ni                                 | Pb          | Cd          | Zn   | Cr          | Cu   | As   |
| 1987                       | <b>0.67</b>                        | <b>1.33</b> | <b>0.13</b> | –    | <b>0.47</b> | 0.28 | –    |
| 1988                       | –                                  | 0.46        | 0.07        | 9.1  | 0.17        | 0.25 | 0.02 |
| 1989                       | 0.22                               | 0.54        | 0.10        | 6.0  | –           | 0.37 | –    |
| ПДК <sub>ТМ</sub> , мг/кг* | 0.50                               | 1.0         | 0.10        | 40.0 | 0.30        | 10.0 | 1.0  |

**Примечание.** \* – ПДК<sub>ТМ</sub>, мг/кг сырой массы в продовольственном сырье и пищевых продуктах (СанПин, 2001), прочерк – отсутствие данных, жирным шрифтом выделены значения, превышающие ПДК<sub>ТМ</sub>.

Содержание ТМ в мышцах леща определяли в 1987–1989 гг. (табл. 13.11). Отмечено, что норматив содержания Ni, Pb, Cd и Cr в 1987 г. превышен в 1.3–1.6 раза, что вызвано загрязнением водохранилища ТМ после аварии на Череповецком металлургическом комбинате зимой 1986–1987 гг. В 1988–1989 гг. среднее содержание ТМ в мышцах рыб не превышало санитарно-гигиенические нормативы. В последующие годы концентрации ТМ, за исключением ртути, в рыбе не измеряли. Абсолютные значения содержания ртути в мышцах рыб из Рыбинского водохранилища варьировали в широких пределах: от 0.03 мг/кг сухой массы у окуня до 0.52 – щуки (Комов и др., 2004). Максимальный уровень (0.12 мг/кг) накопления ртути в мышцах окуня массой до 200 г характерен для рыб из Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища, минимальный (0.04 мг/кг) – из Главного плеса (Комов, Степанова, 2001).

Условием эффективной охраны пресноводных водоемов и их биологических ресурсов от загрязнения является адекватная информация не только о количестве и качественном составе ЗВ, поступающих в водоемы, но и о характере и степени их влияния на водные биоценозы. Недостатком российской системы мониторинга и управления водными ресурсами является отсутствие нормативов качества химического состава донных отложений и комплексных критериев оценки состояния водных экосистем. В настоящее время в России для оценки качества донных отложений используют ПДК, разработанные для почв, фоновые концентрации, интервалы (либо предельные уровни) негативного воздействия на гидробионтов, кларки элементов Земной коры или нормативы, применяемые в других странах (Deckere et al., 2011; MacDonald et al., 2000; Persaud et al., 1990). Перечисленные нормативы существенно различаются (табл. 13.12).

Рассчитанные по биоиндикационным данным критерии качества донных отложений призваны гарантировать безопасность 95% гидробионтов, обитающих в экосистеме. Сюда входят нижний уровень значений (Lowest Effect Level – LEL), при котором присутствует максимальное количество бентосных таксонов, и верхний уровень (Severe Effect Level – SEL), при котором выживает  $\leq 5\%$  таксонов, и критерии, определенные по токсикологическим

данным (ТЕС, ПЕС, NEC), определяющие проявление или отсутствие токсических эффектов. Самые строгие нормативы приняты в Бельгии.

Возможность оценить суммарный эффект воздействия загрязнения на гидробионтов и экосистему в целом дает лишь комплексная оценка экологического состояния водных экосистем. В связи с этим, широкое применение находит триадный подход, объединяющий определение содержания загрязняющих веществ в грунте, оценку состояния сообществ донных организмов и биотестирование донных отложений, что позволяет установить причинно-следственную связь между уровнем химического загрязнения и изменением биоразнообразия донных сообществ (Chapman, 1986).

**Таблица 13.12.** Перечень нормативов содержания металлов в донных отложениях пресноводных водоемов, мкг/г сухой массы.

| Элемент | Нормативы США<br>(MacDonald et al., 2000) |      |      | Фоновое<br>содержание США<br>(Chapman et al., 1998) | Нормативы Канады<br>(Persaud et al., 1990) |      | Нормативы Бельгии<br>(Deckere et al., 2000) |
|---------|---|------|------|---|--|------|---|
|         | ТЕС                                       | ПЕС  | NEC  |   | LEL  | SEL  |   |
| Cd      | 0.99                                      | 4.98 | 41.1 | 0.1–0.5   | 0.6  | 10   | 0.38  |
| Cr      | 43.4                                      | 111  | 312  | 20–100  | 26   | 110  | 17  |
| Cu      | 31.6                                      | 149  | 54.8 | 10–53   | 16   | 110  | 8   |
| Mn      | 1673                                      | 1081 | 819  | –   | 460  | 1100 | –   |
| Ni      | 22.7                                      | 48.6 | 37.9 | 12–51   | 16   | 75   | 11  |
| Pb      | 35.8                                      | 128  | 68.7 | 9–35  | 31   | 250  | 14  |
| Zn      | 121                                       | 459  | 541  | 33–140  | 120  | 820  | 67  |

**Примечание.** ТЕС – минимальная концентрация вещества, при которой наблюдается какой-либо эффект (Threshold Level Concentration); ПЕС – возможный уровень воздействия (Probable Effect Level Concentration); NEC – концентрация, не вызывающая видимых негативных эффектов (No Observed Effect Concentration); LEL – самый низкий уровень концентрации (Lowest Effect Level), при которых выживают 95% таксонов бентосных организмов; SEL – верхний уровень (Severe Effect Level), при котором выживает не более 5% таксонов бентосных организмов.

Корреляционный анализ показывает наличие достоверной ( $p = 0.05$ ) связи между отдельными характеристиками ДО. Из всех характеристик бентоса наиболее тесная корреляция наблюдается между индексом видового разнообразия и показателями органического и неорганического загрязнения ( $r = 0.5–0.7$ ), как правило, она положительна, т.е. при большем загрязнении видовое разнообразие возрастает (Баканов и др., 2000 б). Даже достоверная корреляция еще не означает наличие причинной связи. Положительная корреляция между уровнем загрязнения и разнообразием гидробионтов может быть объяснена тем, что грунт, содержащий больше органических частиц, более питателен для донных животных, но он же отличается и большей способностью к адсорбции и накапливает больше ЗВ.

Поскольку при степени загрязнения ДО, характерной для водохранилища, достоверная корреляция между геохимическими, токсикологическими и биологическими показателями не всегда выявляется, был разработан комплексный показатель, учитывающий все три подхода. При вычислении показателя на основе разнородных компонентов использовали процедуру нормирования или ранжирования (Баканов и др., 2000 а). Абсолютные значения суммарного индекса токсичности (СИТ) и индекса нагрузки ТМ (ИНМ) заменяли рангами в упорядоченном ряду значений, расположенных

по возрастанию (табл. 13.9). Для количественной характеристики состояния бентоса использовали комбинированный индекс состояния сообщества (КИСС), который определяли по обычной методике расчета интегральных ранговых показателей. Он объединяет следующие показатели: численность ( $N$ , экз./м<sup>2</sup>); биомассу ( $B$ , г/м<sup>2</sup>); число видов ( $S$ , экз.); видовое разнообразие по Шеннону ( $H$ , бит/экз.); олигохетный индекс Пареле (ОИП, %) и среднюю сапробность (СС) (Баканов, 1997):

Для каждой станции вычисляли комплексный экологический критерий состояния донных отложений (ККДО), представляющий ранг среднего арифметического значения трех показателей: геохимических, токсикологических и биологических (Баканов и др., 2000 а).

В качестве статистической нормы параметров ККДО применяли выражение  $x \pm 0.67\sigma$  (где  $x$  – среднее арифметическое,  $\sigma$  – среднеквадратическое отклонение), для водохранилища эта норма составила  $17.4 \pm 4.2$ . Параметры состояния донных отложений на станциях, попавших в этот интервал статистической нормы можно считать удовлетворительными, ниже него – хорошими, выше – плохими. Указанные оценки не сопоставляют с некоторым общим эталоном, а сравнивают со средним уровнем параметров исследуемого водоема (Баканов и др., 2000 а).

**Таблица 13.13.** Интегральные геохимические, бентосные и токсикологические характеристики ДО и ККДО Рыбинского водохранилища.

| Станция              | ИНМ | Ранг <sub>инм</sub> | СИТ  | Ранг <sub>сит</sub> | КИСС | ККДО        |
|----------------------|-----|---------------------|------|---------------------|------|-------------|
| Моложский плес       |     |                     |      |                     |      |             |
| Весьегонск           | 3   | 6                   | 0.26 | 17.5                | 21.4 | 15.0        |
| Волжский плес        |     |                     |      |                     |      |             |
| Н.б. Угличской ГЭС*  | 4   | 8                   | 0.38 | 31.5                | 14.4 | <b>18.0</b> |
| Охотино              | 6   | 20                  | 0.42 | 33.0                | 16.7 | <b>23.2</b> |
| Коприно              | 15  | 39                  | 0.43 | 34.5                | 13.7 | <b>29.1</b> |
| Переборы             | 6   | 19                  | 0.17 | 5.5                 | 12.3 | 12.3        |
| В.б. Рыбинской ГЭС** | 2   | 1                   | 0.24 | 12.5                | 21.7 | 11.7        |
| Главный плес         |     |                     |      |                     |      |             |
| Молога               | 3   | 5                   | 0.24 | 12.5                | 18.5 | 12.0        |
| Брейтово             | 4   | 11                  | 0.12 | 2.5                 | 18.9 | 10.8        |
| Противье             | 5   | 16                  | 0.27 | 19.5                | 35.1 | <b>23.5</b> |
| Всехсвятское         | 5   | 13                  | 0.19 | 7.0                 | 17.3 | 12.4        |
| Наволоч              | 3   | 4                   | 0.24 | 12.5                | 23.3 | 13.3        |
| Ср. Двор             | 3   | 7                   | 0.15 | 4.0                 | 19.7 | 10.2        |
| Волково              | 3   | 2                   | 0.24 | 12.5                | 9.4  | 8.0         |
| Гаютино-1            | 4   | 9                   | 0.24 | 12.5                | 32.1 | <b>17.9</b> |
| Гаютино-2            | 3   | 3                   | 0.36 | 28.5                | 35.4 | <b>22.3</b> |
| Гаютино-3            | 4   | 10                  | 0.31 | 22.5                | 40.1 | <b>24.2</b> |
| Шекснинский плес     |     |                     |      |                     |      |             |
| Мякса                | 5   | 15                  | 0.38 | 31.5                | 12.3 | <b>19.6</b> |
| Любец                | 5   | 14                  | 0.32 | 24.5                | 24.4 | <b>21.0</b> |
| Торово               | 5   | 12                  | 0.36 | 28.5                | 6.7  | 15.7        |
| Череповец            | 7   | 23                  | 0.32 | 24.5                | 37.3 | <b>28.3</b> |

**Примечание.** \* – Нижний бьеф Угличской ГЭС, \*\* – Верхний бьеф Рыбинской ГЭС, жирным шрифтом выделены значения за пределами интервала статистической нормы.

Наиболее неблагоприятное состояние ДО по показателю ККДО характерно для десяти станций (50% обследованных участков), из них три станции расположены в Волжском, четыре в Главном и три в Шекснинском плесах водохранилища (табл. 13.13). Характеристики остальных находятся в пределах статистической нормы. К сожалению, данные расчеты сделаны по одному году наблюдений, и в них не вошло содержание органических ЗВ, аккумулированных в ДО. Отклик бентосных сообществ на органические и неорганические ЗВ достаточно различается, поэтому рекомендуется оценивать их раздельно (Баканов и др., 2000 б).

Объективно оценить уровень токсического загрязнения водных экосистем в условиях антропогенной нагрузки можно только при комплексном сочетании химического и биологического методов исследования. Первый метод позволяет идентифицировать и количественно определить элементы загрязнения водной среды, второй – степень общей опасности среды и суммарный эффект воздействия загрязняющих веществ на функционирование гидробионтов (Бакаева, Никаноров, 2006). Каждый из указанных методов в отдельности имеет свои недостатки. Так, результаты биотестирования и биоиндикации не всегда совпадают с данными гидрохимии, что, вероятно, связано с комбинированным воздействием компонентов загрязнения, когда в результате трансформации, антагонистических и синергических взаимодействий реальный токсический эффект отличается от прогностического (Латыпова и др., 2002).

Лабораторные эксперименты с использованием одного или двух тест-объектов делают проблематичной экстраполяцию полученных результатов на природные водоемы. При оценке экологического благополучия водоемов возникает множество трудностей, связанных со сложностью взаимодействия отдельных элементов, разнообразием протекающих процессов, значительной изменчивостью состава воды и ДО под влиянием естественных факторов и антропогенных нагрузок, различием условий использования и т.д. Синхронное изучение интегральных биологических характеристик водной и донной составляющих экосистем позволяет получить наиболее объективную информацию о формировании качества вод. Только сопоставление результатов биотестирования с геохимическими и гидробиологическими данными позволит наиболее информативно и комплексно оценить качество воды и ДО как среды обитания гидробионтов.

Таким образом, проведенная оценка эколого-токсикологического состояния воды и донных отложений водохранилища с комбинированным использованием методов биотестирования и аналитической химии показала, что их загрязнение носит локальный характер. Зоны высокой токсичности сконцентрированы вблизи городов и промышленных центров. По мере удаления от источника загрязнения степень загрязнения зависит не только от количества поступающих в воду и аккумулирующихся в донных отложениях веществ, но и от гидрологических условий водоема. Вода водохранилища способна повреждать наследственные структуры, т.е. обладает генотоксическим эффектом различной степени выраженности по отношению к индикаторным организмам *Salmonella typhimurium* и *Chlorella vulgaris*.

По содержанию хрома, кадмия и меди донные отложения водохранилища относятся к относительно загрязненным, а по свинцу и цинку – к сильно загрязненным. Загрязнение редкоземельными элементами имеет локальный характер, высокий уровень их содержания отмечен в Шекснинском плесе. Повышенные концентрации свинца и цинка в организмах бентоса хорошо согласуются с данными химического анализа загрязнения воды и ДО водохранилища.



## Заключение

В первом десятилетии XXI века глобальное потепление климата стало фактом повседневной жизни людей, особенно ощутимым в регионах Арктики и лесной зоны умеренного пояса. Это не только увеличение температуры воздуха и воды, но также целый комплекс связанных между собой изменений в структуре и динамике водных и наземных экосистем. Межправительственная группа экспертов по изменению климата (Intergovernmental Panel on Climate Change – IPCC) понимает под ним такое состояние климата, которое может быть статистически определено как сдвиг средних значений параметров и/или как изменчивость качественных характеристик и которое сохраняется продолжительное время (несколько десятилетий или больше). Выводы этой группы (опубликован уже четвертый оценочный доклад) указывают на тот факт, что изменение глобального климата может привести к нежелательным и даже опасным последствиям для ряда природных и хозяйственных систем, а также для здоровья человека в отдельных регионах мира. Некоторые из этих последствий могут наступить уже в текущем столетии.

В России хорошо поставлен мониторинг изменений климатических характеристик, этим занимаются институты Федеральной службы по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (Росгидромет). Однако остаются очень слабо изученными отклики водных сообществ на долговременное изменение климата и его аномалии. В мировой литературе широко обсуждается реакция на динамику климата планктона, бентоса и ихтиофауны таких больших озер, как Женевское и Боденское в Европе, Вашингтон в Америке, при этом фактически отсутствуют сведения об откликах на потепление биотических сообществ крупных водохранилищ. Настоящая книга подводит итог многолетних исследований сотрудниками Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН характеристик сообществ и экосистемы одного из крупных водохранилищ Волги – Рыбинского водохранилища.

Выделяют несколько основных аспектов изменений в водных экосистемах умеренного пояса, вызванных потеплением климата (Лазарева, 2014; Adrian et al., 2009):

1. Трансформация циклов биогенных элементов (С, N, P), увеличение растворенного в воде органического вещества (РОВ) и снижение ее прозрачности.

2. Изменение газового режима и, в частности, формирование летнего дефицита растворенного кислорода у дна или в гипolimнионе, который notably регистрируют даже в мелководных водоемах.

3. Массовое развитие цианобактерий, вызывающих “цветение” воды и синтезирующих токсические вещества (цианотоксины), оказывающие негативное влияние на гидробионтов и человека.

4. Для многих водных экосистем в период потепления характерно усиление биоинвазий и, в частности, расширение на север ареалов южных видов. В ряде регионов этот процесс рассматривают как “инвазионную катастрофу”.

5. В неглубоких ди- и полимиктических водоемах совокупное воздействие потепления часто приводит к росту интенсивности процессов эвтрофирования, что отмечено и для водохранилищ Волги (Копылов и др., 2012).

Установлено, что период потепления на побережье Рыбинского водохранилища характеризуется существенным повышением (на  $0.6^{\circ}\text{C}$ ) средней температуры воздуха, которое ускорилось в последнее десятилетие. До 2000 г. наиболее интенсивно температура повышалась зимой, в 2000–2013 гг. ее рост отмечен и летом, скорость прироста достигла  $0.54^{\circ}\text{C}/10$  лет. Повышение температуры воздуха в зимние месяцы привело к изменению сроков очищения акватории водохранилища ото льда весной и появления ледяных образований осенью. Средняя продолжительность безледного периода увеличилась на 20 сут.

Выявлена устойчивая тенденция к повышению средней за май–октябрь температуры воды водохранилища со скоростью  $0.74^{\circ}\text{C}/10$  лет, максимальный прирост наблюдается в июле ( $1.0^{\circ}\text{C}/10$  лет) и октябре ( $0.77^{\circ}\text{C}/10$  лет). Положительные аномалии температуры воды отмечены с 1995 г., наибольшие ( $+2.7^{\circ}\text{C}$ ) – в 2010 и 2011 гг. Установлен сдвиг сроков максимального прогрева водохранилища с середины июля на конец месяца – начало августа, на 32–36% возросло количество дней с температурой выше  $20^{\circ}\text{C}$ . Для биоты водохранилища важен тот факт, что в современный период изменились даты перехода температуры воды через  $10^{\circ}\text{C}$  весной и осенью (начало и конец “биологического” лета), средняя продолжительность “биологического” лета увеличилась на 14 дней.

Период 2000–2013 гг. характеризовался значительными колебаниями водности, поверхностный приток вод в водохранилище варьировал в 2.4 раза ( $18.7\text{--}45.2\text{ км}^3$ ). В 2000–2003 гг. приток был ниже нормы (2002 г. экстремально маловодный), с 2004 г. водность превышала норму за исключением 2006 и 2007 гг. (2004 г. экстремально многоводный). Различия в объеме притока между экстремальными годами достигали более  $26\text{ км}^3$ . Наиболее заметные изменения в период потепления отмечены в сезонном ходе притока вод в водохранилище, а именно: отмечен рост притока в зимнюю межень.

В 2010-х годах в открытом водохранилище многократно возросла встречаемость летнего придонного дефицита растворенного кислорода, значительно возросла мощность слоя с низким его содержанием и период с его дефицитом. В июле–августе во всех четырех плесах водоема наиболее мощный слой (1–7 м над дном) с концентрацией 1–4 мг/л, недостаточной для нормального функционирования водных животных, почти ежегодно регистрировали вдоль затопленного русла рек Волги, Мологи и Шексны, а также в устьевой области крупных притоков. За четыре года (2011–2015 гг.) слой над дном с содержанием кислорода  $<5$  мг/л увеличился с  $<0.5$  м до 2–7 м, а период, когда его регистрировали, возрос от единичных наблюдений в отдельные сроки до почти ежегодных длительностью от 2 нед. до 3 мес. Напротив, зимой, подо льдом недостаток кислорода регистрировали единично, в основном его концентрация у дна водоема не опускалась  $<7$  мг/л. Этому способствовали мягкие зимы с большим количеством продолжительных оттепелей.

Установлен значимый положительный тренд в динамике электропроводности вод Главного плеса водохранилища за период >25 лет (1986–2013 гг.), скорость роста показателя составила 12 мкСм/см за 10 лет. Отмечено и некоторое увеличение минерализации воды водохранилища по сезонам и в целом за год, существенно уменьшилась вариабельность концентрации всех главных ионов. В 2001–2013 гг. в водохранилище зарегистрирована тенденция к увеличению почти в 1.5 раза концентрации общего фосфора (до 60–75 мкг/л) в воде преимущественно за счет органической составляющей. Отмечено снижение в 1.5 раза содержания нитратов (до <0.17 мг/л) на фоне стабильного количества органического и общего азота. Средняя концентрация ортофосфатов и нитратов не выходила за пределы значений, обычных для мезотрофных вод, характерные для эвтрофных вод значения отмечены в Шекснинском и Волжском плесах.

Для водохранилища характерна высокая цветность воды (45–80 град. хром-кобальтовой шкалы). Уровень цветности указывает на присутствие аллохтонного ОВ гумусовой природы и возрастает в многоводные годы. Среднесезонное (май–октябрь) содержание лабильного ОВ и БПК<sub>5</sub> положительно коррелирует с температурой воды. Количество органического углерода в воде водохранилища составляет 8–24 мг С/л, основная его часть (>70%) находится в растворенном состоянии. Количество углерода во взвешенном веществе <5 мг/л или менее 30% общего.

С конца 1970-х в грунтовом комплексе водохранилища наблюдается сокращение ареала илстых отложений и увеличение площади песчаных наносов, также уменьшаются ареалы торфянистых и торфогенных илов. Еще в середине 1990-х годов в прибрежье за полосой прибоя образовался песчаный вал, за которым начался процесс гидроморфного почвообразования со специфичной болотно-луговой растительностью. В последующем (до 2010 г.) такая направленность преобразования грунтов сохранилась. Средняя многолетняя скорость седиментации уменьшилась более чем в 4 раза с 9.2 (1955 г.) до 2.2 мм/год (2010 г.).

Степень зарастания водохранилища макрофитами возросла вдвое с 1.7% площади акватории в 1956 г. до 4.1% в 2009 г. Она существенно различается в годы с низким и высоким летним уровнем воды. При низком уровне степень зарастания снижается в 3–4 раза, поскольку обсыхают обширные территории прибрежных мелководий. Одновременно идет наступление водных и воздушно-водных растений во главе с камышом озерным на прежде глубокие недоступные места прибрежий с последующим новым этапом развития растительности на ранее неосвоенных мелководьях. При следующем подъеме уровня воды в многоводный период эти новые заросли не исчезают, растения в них адаптируются к условиям повышенной глубины, разрастаются и одновременно способствуют подъему дна за счет усиления здесь процессов осадконакопления. При повышении уровня воды вновь присоединяется к акватории часть отделившихся низин, что ведет к значительному увеличению степени зарастания водоема, уровень которой при каждом следующем ее скачке выше предыдущего пика.

В защищенных мелководьях появились отложения из отмерших макрофитов и торфяно-макрофитные сплавины. Вместе с терригенными наноса-

ми, поступающими с водосборного бассейна, и вдольбереговым переносом песчаных осадков они отчуждают часть акватории, которая к 2002 г. составила около 70 км<sup>2</sup> или 1.5% общей площади водохранилища и ~4% территории литоральной зоны при НПУ. Все это свидетельствует об общей тенденции к медленному сокращению акватории водоема.

Донные отложения играют важную роль в формировании токсикологической ситуации в водоеме, поскольку депонируют многие микроэлементы и загрязнения. С середины 1980-х годов по настоящее время грунты водохранилища не соответствуют стандартам, принятым в европейских странах. Зарегистрировано превышение нормативных концентраций по Cd, Cr, Cu, Ni, Pb и Zn. К 2015 г. отмечена тенденция к снижению загрязнения грунтов тяжелыми металлами, наиболее выраженная для свинца (в 2.6 раз) и цинка (в 6.4 раза). Содержание меди, хрома и никеля практически не изменилось, а марганца увеличилось в 1.8 раза. Тем не менее, по содержанию Cr, Cd и Cu грунты водохранилища относятся к относительно загрязненным, а по содержанию Pb и Zn – к сильно загрязненным. Выявлено высокое содержание ртути (0.3–0.5 мг/кг сухой массы) в грунтах Шекснинского плеса водохранилища вблизи промышленной зоны г. Череповца. В большинстве случаев водные вытяжки загрязненных грунтов водохранилища оказывали токсическое действие на тест-объекты (*Ceriodaphnia affinis*), что указывало на потенциальную возможность вторичного загрязнения его вод.

Несмотря на повышение температуры, общий уровень содержания хлорофилла в воде водохранилища изменился сравнительно мало и остался на уровне мезотрофии. Среднее за вегетационный период содержание хлорофилла в 2001–2016 гг. близко к уровню 1980–1990-х годов: 7–15 мкг/л в среднем по глубине и до 20 мкг/л в верхнем 2-метровом слое. Средневзвешенная концентрация осадочных пигментов, рассчитанная с учетом площади грунтов разного типа, изменялась от 11 до 15 мг/(м<sup>2</sup> мм сырого грунта) или от 27 до 51 мкг/г сухого грунта. На современном этапе трофическое состояние донных отложений водохранилища также остается в пределах мезотрофного статуса с тенденцией возрастания и приближения к границе с эвтрофией.

Концентрации хлорофилла, полученные в год исследований с аномально высоким прогревом водной толщи (2010 г.) и два последующих года, значительно превосходили величины, отмеченные ранее, особенно в речных плесах. Среднее его содержание в Волжском и Моложском плесах было выше в 5–7 раз, в Шекснинском в 2.5–4.7 раз, а в Главном вдвое. Более 70% проб характеризовались значениями концентрации хлорофилла, соответствующим эвтрофным и высокоэвтрофным водам. Развитие фитопланктона в наибольшей степени зависело от содержания фосфора. Умеренное воздействие оказывали температура воды, отражающая общую минерализацию электропроводность и концентрация нитратного азота.

В многолетней динамике фитопланктона выделены три периода: 1958–1970 гг., когда по частоте и величине преобладали отрицательные отклонения от средней многолетней биомассы, 1971–2001 гг., когда преобладали положительные отклонения, и 2 последние десятилетия, когда вновь на-

блюдается преобладание отрицательных отклонений, как и в первые 15 лет наблюдений.

Произошли существенные изменения в сезонной динамике функционирования фитопланктона водохранилища. Весенний максимум первичной продукции водорослей стал значительно ниже летнего, существенно увеличилась продукция ранней осенью. Наиболее продуктивными участками, как и в прошлом веке, остались нижняя часть Волжского и Шекснинского плесов. В настоящее время к ним присоединилась южная часть Моложского плеса, которая ранее была малопродуктивной. За 49 лет (1965–2014 гг.) на фоне межгодовых колебаний средневегетационная продукция фитопланктона увеличилась в 2 раза. По уровню суточной ( $335 \text{ мг C}/(\text{м}^3 \times \text{сут})$ ) и интегральной ( $724 \text{ мг C}/(\text{м}^2 \times \text{сут})$ ) первичной продукции Рыбинское водохранилище относится к эвтрофным водоемам.

Изменилась сезонная динамика бактериопланктона, количество бактерий достигало максимума летом (август, сентябрь), ранее отмечали пики весной и осенью. В современный период продолжается тенденция к увеличению удельной скорости роста и продукции бактериопланктона. По этим показателям водохранилище характеризуется как эвтрофный водоем. Показано, что основное количество бактерий находится в донных осадках водохранилища. Гетеротрофная бактериальная продукция составляет в среднем в водной толще 0.071, обрастаниях высших водных растений 23.8 и донных осадках 460  $\text{мкг C}/(\text{см}^3 \times \text{сут})$ . В расчете на весь водоем численность, биомасса и продукция бактериобентоса превышают таковые бактериопланктона в 4–35, 9–83 и 23–221 раз соответственно, а бактериоэпифитон играет минорную роль.

Рыбинское водохранилище – единственный водоем в России, где определены численность, размеры и функциональные характеристики вирусов в водной толще, обрастаниях высших водных растений и донных отложениях. Установлено, что вирусы являются самым многочисленным компонентом биоты, их количество более чем в 2 раза превышает таковое бактерий. В экосистеме водохранилища обитает  $8643 \times 10^{20}$  бактерий, общая численность вирусов составляет  $19847 \times 10^{20}$  частиц, большая их часть находится в водной толще. Инфицированные вирусами бактерии (~4% общей численности) в основном сосредоточены также в воде. Вирус-индуцированная смертность бактерий составляет ~4% общей продукции бактерий. Численность вириоперифитона и вириобентоса существенно выше численности вириопланктона, однако в экосистеме водохранилища количество вирусов и их роль как фактора, контролирующего численность и продукцию бактерий, значительно больше в водной толще, чем в обрастаниях высших водных растений и донных отложениях.

В современный период максимальная биомасса зоопланктона отмечена в пелагиали Шекснинского плеса водохранилища ( $1.4 \text{ г}/\text{м}^3$  в среднем за сезон), это почти вдвое выше по сравнению с Главным плесом ( $0.8 \text{ г}/\text{м}^3$ ) и более чем вдвое – по сравнению с Волжским и Моложским ( $0.6 \text{ г}/\text{м}^3$ ). Повсеместно наиболее высокими ( $1\text{--}2 \text{ г}/\text{м}^3$ ) значениями биомассы отличались устьевые области крупных притоков водохранилища, а минимальные регистрировали в мелководной зоне (до  $<0.5 \text{ г}/\text{м}^3$  в заливах Волжского и Шекс-

нинского плесов). В целом для водоема биомасса и продукция зоопланктона возросли в ~1.5 раза относительно 1960–1970-х годов, но уменьшились на ~30% относительно 1980–1990-х годов, когда регистрировали максимум обилия сообщества. Уровень продуктивности зоопланктона (54–73 ккал/м<sup>2</sup> за май–октябрь) с 1980-х годов соответствует наблюдаемому в эвтрофных экосистемах. Состав и структура сообщества указывают на то, что Главный плес водохранилища менее эвтрофирован (умеренно эвтрофный) по сравнению с речными.

Увеличение продолжительности “биологического” лета в период потепления привело к удлинению времени массового развития летнего зоопланктона, а смещение сроков максимального прогрева воды на июль–август привело к формированию нового мощного пика его биомассы в эти сроки. Наибольшие изменения обилия сообщества и его сезонного хода развития зарегистрированы в Главном плесе водохранилища. Изменилась также структура летнего зоопланктона. Общая направленность смен зоопланктона в период потепления определялась непропорционально сильным ростом (на 10%) доли копепод в сообществе, что привело к формированию явственно “копеподного” облика летнего зоопланктона водохранилища. Начиная с аномально жаркого лета 2010 г., в планктоне резко снизилось количество велигеров моллюсков сем. *Dreissenidae*.

В начале XXI в. произошли существенные изменения структуры макрозообентоса водохранилища по сравнению с концом XX в. Среди доминантов полисапробы и  $\alpha$ -мезосапробы заменили видовиндикаторов  $\beta$ -мезосапробных условий, что косвенно свидетельствует о накоплении органического вещества в донных отложениях. С 1955 г. по настоящее время многократно увеличилось обилие донного населения на серых илах русловых участков и устьевых областей притоков водохранилища. Средняя биомасса макрозообентоса достигла >50 г/м<sup>2</sup>, ее максимумы вызваны массовым развитием хирономид и олигохет. По биомассе зообентоса участки вдоль затопленного русла рек Волги и Мологи относятся к гипертрофному классу (>40 г/м<sup>2</sup>), р. Шексны – к  $\alpha$ -эвтрофному (10–20 г/м<sup>2</sup>), а затопленная пойма в центре и на востоке Главного плеса – к ультраолиготрофному (<1.25 г/м<sup>2</sup>). Одновременно с ростом обилия “мягкого бентоса” (без учета крупных моллюсков) с 2010 г. отмечено снижение количества моллюсков дрейссенид. Их численность и биомасса снизились в 10–20 раз, и сейчас в центре водоема моллюски встречаются единично.

К концу 1990-х годов реальные объемы изъятия рыбы в результате нелегального промысла превысили производственные возможности популяций основных промысловых видов, в начале 2000-х годов их запасы и уловы резко сократились. В настоящее время с учетом нелегального вылова уловы не превышают 2500 т/год, официальные данные дают <1500 т/год. Произошло значительное изменение качественного состава уловов, в которых существенно сократилась доля наиболее ценных в коммерческом отношении видов (судак и щука). Изменения в рыбном хозяйстве страны в 1990-е годы усугубили воздействие естественных негативных факторов, сформировавшихся в экосистеме водохранилища, таких как: недостаточная обеспеченность фитофильных рыб нерестилищами и выростными местообитаниями,

низкий трофический потенциал открытой литорали. Эти факторы лимитировали рыбопродуктивность водохранилища в предшествующие десятилетия и продолжают ограничивать ее в настоящее время.

Каскад волжских водохранилищ с начала своего создания стал миграционным коридором, способствующим проникновению северных озерных видов на юг, а южных, в том числе каспийских и азово-черноморских, на север. Эти процессы продолжаются по настоящее время. Изменение среды обитания, вызванное потеплением климата, также создает предпосылки для вселения новых видов и расширения ареалов южной фауны.

Установлено, что два инвазионных вида водорослей (*Skeletonema subsalsum* и *Actinocyclus normanii*) обладают высоким потенциалом развития в водохранилищах Волги. В структуру планктонных сообществ Рыбинского водохранилища первоначально они активно внедрялись путем прогрессивного увеличения численности и биомассы, а затем на фоне снижения и стабилизации показателей обилия стали расширять территорию своего обитания. Первый вид обитает в наиболее продуктивных речных плесах, второй в середине 2000-х годов фактически распространился по всей акватории водохранилища.

К настоящему времени в акватории водохранилища зарегистрировано пять видов адвентивных сосудистых растений. Они интродуцированы или случайно занесены из далеких от волжского бассейна регионов Евразии и с других континентов. Наиболее агрессивны виды, происходящие из Северной Америки. В особом внимании нуждаются *Bidens frondosa* L. и *Elodea canadensis* Michx. – потенциально наиболее опасные чужеродные растения.

Из девяти недавних вселенцев, сформировавших достаточно обычные или даже многочисленные популяции в зоопланктоне водохранилища, четыре вида относятся к теплолюбивым южным формам, два вида эвритермны, два характеризуются как холодолюбивые и один является представителем северной фауны. Большинство этих вселенцев, за исключением *Cyclops bohater* Kozminski, не являясь чужеродными или инвазионными, они давно обитают в бассейне Волги. Вселение их в водохранилище представляет только расширение ареала. Напротив, в донных сообществах виды-вселенцы – это преимущественно инвазионные формы южного происхождения, проникшие из Каспия и Азовского моря. Один из них (байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* (Stebbin)) был интродуцирован в Среднюю Волгу и поднялся до Рыбинского водохранилища. С середины 1980-х до настоящего времени в макрозообентосе отмечено шесть новых видов-вселенцев. В настоящее время они имеют большое хозяйственное значение как кормовая база рыб и компонент системы биологического самоочищения водоема.

Из 16 видов рыб (без судака), которых намеренно вселяли в водохранилище в 1950–1980-х годах, лишь один – сазан – образовал малочисленную, но самоподдерживающуюся популяцию. Подобных популяций осетровых и сиговых так и не сформировалось в связи с отсутствием подходящих участков для нереста.

В настоящее время семь видов рыб являются активными или пассивными (случайно интродуцированными) вселенцами: черноморско-каспийская тюлька (*Clupeonella cultriventris*), бычок-кругляк (*Neogobius melanostomus*),

трубконосый бычок (*Proterorhinus* sp.), звездчатая пугловка (*Benthophilus stellatus*), европейская корюшка (снеток) (*Osmerus eperlanus*) и европейская ряпушка. Требуется проверки наличие популяций малой южной колюшки (*Pungitius platygaster*) и каспийского бычка-головача (*Ponticola gorlap*). Многочисленные популяции головешки-ротана (*Perccottus glenii*) сформировались в прудах бассейна водохранилища, но в самом водоеме этот вид пока не отмечен. Большая часть перечисленных видов являются вселенцами с юга, лишь корюшка и ряпушка спустились вниз по системе каналов за пределы южной границы своего естественного ареала. Примером “южных” вселенцев, ставших стабильным компонентом современного рыбного сообщества водохранилища, служат черноморско-каспийская тюлька и бычки. В настоящее время тюлька стала массовым видом и частично заменила корюшку в пелагиали водохранилища.

Водохранилища – молодые, искусственные экосистемы, они отличаются особенными откликами на многие воздействия извне, в том числе на изменение климата. Отклики сообществ водохранилищ Волги, в том числе Рыбинского, формируются под влиянием региональных особенностей потепления, в частности со сдвигом волны тепла на лето и осень, тогда как в Западной Европе она приходится на весну. Все пять обычных для водоемов умеренной зоны откликов на потепление зарегистрированы в экосистеме Рыбинского водохранилища. Особого внимания в будущем требуют массовое развитие цианобактерий, летний придонный дефицит растворенного кислорода, усугубляющийся при “цветении” воды, и распространение в Верхнюю Волгу южных каспийских и азово-черноморских чужеродных видов.

Эвтрофирование водохранилища выражено не так сильно, как этого можно было ожидать. По большинству показателей трофический статус экосистемы с начала 2000-х годов определяют как умеренно эвтрофный. Ряд параметров (содержание в воде фосфатов и нитратов, хлорофилла и осадочных пигментов) остаются на мезотрофном уровне, тогда как первичная продукция водорослей, бактерий и зоопланктона, а также средняя биомасса бентоса соответствуют эвтрофии. С начала 2000-х годов резко сократились запасы и уловы основных промысловых видов рыб, отмечено отчуждение части акватории водоема вследствие зарастания мелководий.



## CONCLUSIONS

In the first decade of the 21st century global climate warming became an everyday fact of the people's life, especially in the regions of the Arctic and a forest zone of the temperate belt. This is not only an increase in air and water temperatures but also a whole complex of interrelated changes in the structure and dynamics of aquatic and terrestrial ecosystems. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) defines global warming as such state of the climate, which can be statistically defined as a shift in average values of parameters and/or as variability of qualitative characteristics which continues for a long time (several decades or more). The conclusions of the IPCC indicate the fact that global climate change may result in undesirable and even harmful impacts on some natural and economic systems as well as on human health in some regions of the world (the fourth assessment report has been published). Some of these consequences are predicted to happen this century.

Monitoring of changes in climate parameters is well organized in Russia. The institutes of the Federal Service for Hydrometeorology and Environmental Monitoring (Roshydromet) participate in this research. However, responses of aquatic communities to longterm climate change and its anomalies have been still poorly studied. The response of plankton, benthos, and ichthyofauna in such large lakes as Geneva and Constance in Europe and Washington in the United States is widely discussed in the world scientific literature but the information about responses of biotic communities to global warming in large reservoirs is basically absent. This book summarizes the results of longterm studies on the characteristics of communities and the ecosystem in the Rybinsk Reservoir, one of the largest reservoirs of the Volga River conducted by the staff of the Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences.

Several main aspects of changes in aquatic ecosystems of the temperate climate caused by global warming have been distinguished (Lazareva, 2014; Adrian et al., 2009):

(1) Transformation of cycles of nutrients (C, N, P), increase in the content of dissolved organic matter (DOM) in water and decrease in its transparency.

(2) Changes in the gas regime and, in particular, the formation of the summer deficiency of dissolved oxygen near the bottom or in the hypolimnion, which is recorded at night even in shallow water bodies.

(3) Mass development of cyanobacteria causing water bloom and synthesizing toxic substances (cyanotoxins) which have a negative effect on hydrobions and humans.

(4) Many aquatic ecosystems are characterized by intensification of biological invasions and, in particular, norward expansion of ranges of southern species. In some regions this process is considered to be "an invasion catastrophe".

(5) In shallow dimictic and polymictic water bodies a total effect of global warming often results in the increase in the rate of eutrophication reported for the Volga reservoirs (Kopylov et al., 2012).

It is found that the period of climate warming on the shore of the Rybinsk Reservoir is characterized by a considerable increase (by  $0.6^{\circ}\text{C}$ ) in average

air temperature, which has intensified over the past decade. Before 2000 the temperature increased dramatically in winter; in 2000–2013 it increased in summer as well and the rate of its increase reached  $0.54^{\circ}\text{C}/10$  years. An increase in air temperature in winter months resulted in changes in the periods of ice clearance in spring and ice formation in autumn in the reservoir area. The average duration of the icefree period has increased by 20 days.

A stable tendency to the increase in average water temperature in the reservoir for May – October at a rate of  $0.74^{\circ}\text{C}/10$  years has been found; the maximum increase is observed in July ( $1.0^{\circ}\text{C}/10$  years) and October ( $0.77^{\circ}\text{C}/10$  years). Positive anomalies of water temperature were recorded since 1995; the maximum anomalies ( $+2.7^{\circ}\text{C}$ ) were observed in 2010 and 2011. The periods of the maximum water heating shifted from the middle of July to the end of July – the beginning of August; the number of days with temperatures above  $20^{\circ}\text{C}$  increased by 32–36%. It is important for the biota in the reservoir that at present the dates of the water temperature transition over  $10^{\circ}\text{C}$  in spring and autumn (the beginning and end of the biological summer) changed; the average duration of the biological summer increased by 14 days.

The period of 2000–2013 was characterized by considerable fluctuations of the water level; the surface water inflow into the reservoir varied two times ( $18.7\text{--}45.2\text{ km}^3$ ). In 2000–2003, the inflow was below the norm (2002 was extremely low-water year); since 2004 the water level exceeded the norm except 2006 and 2007 (2004 was extremely high-water year). Differences in the inflow volume between extremal years reached  $26\text{ km}^3$ . The most pronounced changes in the period of warming were recorded in the seasonal course of the water inflow into the reservoir, namely, the increase in the inflow during the winter low-water period was observed.

In 2010, the summer near-bottom deficiency of dissolved oxygen increased manifold in the open part of the reservoir; the thickness of the layer with its low content and period with its deficiency increased considerably. In July – August the thickest layer (1–7 m above the bottom) with concentrations of 1–4 mg/L insufficient for normal functioning of aquatic animals was annually recorded in all four reaches along the flooded channels of the Volga, Mologa, and Sheksna rivers and in the mouth parts of the largest tributaries. During four years (2011–2015) the near-bottom layer with the oxygen content  $<5\text{ mg/L}$  increased from  $<0.5\text{ m}$  to 2–7 m and the period of its records increased from sporadic observations in some periods to almost annual observations from two weeks to three months. On the contrary, in winter the lack of oxygen under the ice was recorded in single cases, its concentration near the bottom of the reservoir did not decrease below  $<7\text{ mg/L}$ . It was due to mild winters with multiple prolonged thaw cycles.

A significant positive trend of the dynamics of water conductivity was observed in the Main part of the Rybinsk Reservoir over a period of  $>25$  years (1986–2013); the rate of the increase in the parameter was  $12\text{ }\mu\text{S/cm}$  for 10 years. Water mineralization in the reservoir increased slightly in the seasonal aspect and, in whole, during the year; the variability of the concentrations of all main ions decreased considerably. In 2001–2013 concentrations of total phosphorus in water tended to decrease almost 1.5 times (to  $60\text{--}75\text{ }\mu\text{g/L}$ ), mainly, due to an organic component. The concentration of nitrate decreased 1.5 time (to  $<0.17\text{ mg/L}$ )

against the background of constant concentrations of organic and total nitrogen. The average concentrations of orthophosphates and nitrates were within the limits of values typical for mesotrophic waters; values characteristic for eutrophic waters were recorded in the Sheksna and Volga reaches.

The reservoir is characterized by a high degree of watercolor (45–80° on the chromium-cobalt scale). The degree of color indicates the presence of allochthonous organic matter of humic nature and increases in high-water years. The average seasonal (May – October) concentrations of labile OM and BOD<sub>5</sub> correlate positively with water temperature. The amount of organic carbon in water of the reservoir constitutes 8–24 mg C/L; its major portion (>70%) is dissolved. The amount of carbon in the suspended matter is <5 mg/L or less than 30% of the total carbon.

Since the end of the 1970s, the area of silty sediments has decreased and the area of sandy sediments increased; the areas of peaty and peat – generating silts decreased. As far back as the middle of the 1990s, a sandy swell was formed, the other side of the surf zone behind which the process of hydromorphic soil formation with specific marshmeadow vegetation began. Later, (until 2010) such trend in the sediment transformation continued. The average long-term rate of sedimentation decreased more than four times from 9.2 (1955) to 2.2 mm/year (2010).

The degree of overgrowth with macrophytes in the reservoir area increased twofold from 1.7% of the area in 1956 to 4% in 2009. It differs considerably between low and high summer water levels. At low water level the degree of overgrowth decreases 3–4 times because vast areas of shallow littoral zones dry up. Simultaneously, aquatic and semi-aquatic plants with bulrush being in the forefront colonize former deep inaccessible sites in littoral zones with a following stage of the development of vegetation in previously uninhabited shallow zones. New overgrowths do not disappear after the following rise of the water level in a high-water period; the plants adapt to larger depths, spread out and contribute to the bottom elevation due to enhanced sedimentation rates. When the water level increases some separated lowlands become connected to the area of the reservoir that results in a considerable increase of the degree of overgrowth of the reservoir; the degree of overgrowth is higher at the following peak compared to the previous one.

Sediments of dead macrophytes and peaty-macrophyte beds were formed in protected shallow zones. They alienate a part of the water area along with the input of terrigenous deposits from the catchment area and transfer of sandy sediments along the shore. By 2002, the alienated area constituted about 70 km<sup>2</sup> or 1.5% of the total area of the reservoir and ~4% of the littoral zone at the normal backwater level (NBL). This shows a general tendency to the reduction in the area of the reservoir.

Bottom sediments play a crucial role in formation of the toxicological situation in the reservoir because they accumulate many microelements and pollutants. Since the middle of the 1980s until the present sediments in the reservoir, do not conform to the European standards. Concentrations of Cd, Cr, Cu, Ni, Pb, and Zn exceeded the standard values. By 2015, the tendency to the decrease in the sediment pollution by heavy metals was observed; it was more expressed for lead (2.6 times) and zinc (6.4 times). The concentrations of copper, chromium, and nickel did not basically change, and the concentration of manganese increased

1.8 times. Nevertheless, the sediments are relatively polluted in respect to the concentrations of Cr, Cd, and Cu and strongly polluted in respect to the concentrations of Pb and Zn. A high concentration of mercury (0.3–0.5 mg/kg of dry weight) was detected in sediments of the Sheksna Reach in the reservoir near the industrial zone of the city of Cherepovets. In most cases, water extracts of polluted sediments from the reservoir had a toxic effect on test objects (*Ceriodaphnia affinis*) that indicated to a potential threat of secondary water pollution.

Despite the increase in temperature, the total concentration of chlorophyll in water of the reservoir changed slightly and was at the level of mesotrophy. The average concentration of chlorophyll for the vegetation period in 2001–2016 was similar to the level of the 1980–1990s: on average 7–15 µg/L in depth and to 20 µg/L in the upper 2-m layer. The weighted average concentration of sedimentary pigments calculated with an account of the area of different sediments varied from 11 to 15 mg/(m<sup>2</sup> mm of wet sediments) or from 27 to 51 µg/g of dry sediments. At the present stage, the trophic status of bottom sediments in the reservoir is mesotrophic with a tendency to increase and approach the eutrophic boundary.

The concentrations of chlorophyll recorded in the years of studies with anomalously high heating of the water column (2010) and two subsequent years exceeded considerably the values recorded earlier, especially in river reaches. Its average concentration was 5–7 times higher in the Volga and Mologa reaches, 2.5–4.7 times higher in the Sheksna Reach, and twofold higher in the Main part. More than 70% of samples had chlorophyll concentrations corresponding to eutrophic and highly eutrophic waters. The development of phytoplankton depended largely on the phosphorus concentration. The effects of water temperature reflecting total mineralization, conductivity, and concentrations of nitrate nitrogen were moderate.

Three periods have been distinguished in the long-term dynamics of phytoplankton: 1958–1970, when negative deviations from the average long-term biomass prevailed by frequency and value; 1971–2001, when positive deviations prevailed, and the last two decades when negative deviations prevail as in the first 15 years of studies.

Considerable changes occurred in the seasonal dynamics of phytoplankton functioning in the reservoir. The spring peak of the algal primary production was lower than the summer peak; the production increased considerably in early autumn. The most productive sites were lower parts of the Volga and Sheksna reaches as in the past century. At present high productivity has been recorded in a southern part of the Mologa reach which was previously lowproductive. Over 49 years (1965–2014), the average production of phytoplankton increased twofold during the vegetation period against the background of annual variation. The Rybinsk Reservoir is an eutrophic water body in regard of the level of daily (335 mg C/(m<sup>3</sup>×day)) and integral (724 mg C/(m<sup>2</sup>×day)) primary production.

The seasonal dynamics of bacterioplankton changed; the number of bacteria reached the maximum in summer (August and September). Earlier, peaks were recorded in spring and autumn. In the recent period the tendency to the increase in the specific growth rate and production of phytoplankton has continued. The reservoir is characterized as a eutrophic water body in respect to these parameters. A major portion of bacteria is recorded in bottom sediments of the reservoir. The heterotrophic bacterial production averages 0.071 in the water column, 23.8

in periphyton growing on higher aquatic plants, and  $460 \mu\text{gC}/(\text{cm}^3 \times \text{day})$  in bottom sediments. The abundance, biomass, and production of bacteriobenthos per the entire reservoir exceed 4–35, 9–83 and 23–221, respectively such values of bacterioplankton, and bacterioepiphyton plays a minor role.

The Rybinsk Reservoir is the only water body in Russia where the abundance, size and functional properties of viruses were determined in the water column, epiphyton of higher aquatic plants and bottom sediments. It is found that viruses are the most numerous component of the biota; their abundance is twofold higher compared to bacteria. The abundance of bacteria is  $8643 \times 10^{20}$  in the ecosystem of the reservoir; the total abundance of viruses is  $19847 \times 10^{20}$  particles; their major portion is the water column. Virus-infected bacteria ( $\sim 4\%$  of the total abundance) are, mainly, concentrated in water. Virus-induced mortality of bacteria constitutes  $\sim 4\%$  of the total bacterial production. The abundance of virioperiphyton and virobenthos is considerably higher than the abundance of virioplankton but the number of viruses in the ecosystem of the reservoir and their role as a factor controlling the abundance and production of bacteria is higher in the water column compared to epiphyton of higher aquatic plants and bottom sediments.

At present the maximum biomass of zooplankton is recorded in the pelagial part of the Sheksna Reach in the reservoir (on average  $1.4 \text{ g/m}^3$  for the season) that is twofold higher than in the Main part ( $0.8 \text{ g/m}^3$ ) and more than twofold higher than in the Volga and Mologa reaches ( $0.6 \text{ g/m}^3$ ). Throughout the reservoir the highest values ( $1\text{--}2 \text{ g/m}^3$ ) of biomass were recorded in mouthparts of large tributaries and the minimal values were recorded in a shallow zone (up to  $<0.5 \text{ g/m}^3$  in bays of the Volga and Sheksna reaches). In whole, the biomass and production of zooplankton in the reservoir increased  $\sim 1.5$  times compared to the 1960–1970s but decreased by  $\sim 30\%$  compared to the 1980–1990 when the maximum abundance of the community was recorded. Since the 1980s the production of zooplankton ( $54\text{--}73 \text{ kcal/m}^2$  in May – October) is similar to the production observed in eutrophic ecosystems. The composition and structure of the community indicate that the Main part of the reservoir is less subjected to eutrophication (moderately eutrophic) compared to river parts.

The increase in the duration of the biological summer during climate warming resulted in prolonged period of mass development of summer zooplankton, and shifts in the time of the maximal water heating to July – August resulted in the formation of a highest peak of its biomass during this period. The most pronounced changes in the abundance of the community were recorded in the Main part of the reservoir. The structure of summer zooplankton also changed. During the period of climate warming a general trend in replacement of zooplankton was determined as a disproportionately high increase (by  $10\%$ ) in the proportion of copepods in the community that resulted in the formation of a copepod character of summer zooplankton in the reservoir. Since an anomalously hot summer of 2010, the number of veligers of mollusks of the family Dreissenidae has decreased sharply in plankton.

At the beginning of the 21st century, considerable changes took place in the macrozoobenthos structure in the reservoir compared to the end of the 20th century. Among dominant species polysaprobies and  $\alpha$ -mesosaprobies replaced indicator species of  $\beta$ -mesosaprobic conditions that indicates indirectly the accumula-

tion of organic matter in bottom sediments. Since 1955 until now, the abundance of bottom inhabitants has increased manifolds on gray silts in the channel parts and mouthparts of the tributaries of the reservoir. The average biomass of macrozoobenthos reached  $>50 \text{ g/m}^2$ ; its maxima were caused by mass development of chironomids and oligochaetes. The sites along the flooded channels of the Volga and Mologa rivers are of hypertrophic class ( $>40 \text{ g/m}^2$ ), sites along the Sheksna River are  $\alpha$ -eutrophic ( $10\text{--}20 \text{ g/m}^2$ ), and a flooded plain in the central and eastern zones of the Main part is ultraoligotrophic ( $<1.25 \text{ g/m}^2$ ) in respect to the biomass of zoobenthos. Since 2010, a decrease in the number of zebra mussels simultaneously with an increase in the abundance of soft benthos (without taking into account large mollusks) was observed. Their abundance and biomass decreased 10–20 times and now mollusks occur solitary in the central part of the reservoir.

By the end of the 1990s, actual volumes of illegal catches exceeded the production abilities of populations of the main commercial species; at the beginning of the 2000s, their stocks and catches reduced sharply. At present the catches do not exceed 2500 t/year with an account of illegal catches or  $<1500 \text{ t/year}$  according to the official estimates. Considerable changes occurred in the qualitative composition of catches in which the portion of valuable commercial species (zander and pike) decreased considerably. Changes in fish industry in the country in the 1990s aggravated a negative impact of natural factors in the reservoir such as insufficient supply of phytophylous fishes with spawning and feeding grounds and low trophic potential in the open littoral zone. These factors limited the fish production in the reservoir in the previous decades and continue to limit it now.

Since its creation, the cascade of the Volga reservoirs became a migration corridor facilitating the penetration of northern lake species to the south and southern species, including Caspian and Azov-Black Sea species to the north. These processes have been continuing now. Environmental changes caused by climate warming also create prerequisites for introduction of new species and range expansion of the southern fauna.

Two alien species of algae (*Skeletonema subsalsum* and *Actinocyclus normanii*) have a high development potential in the Volga reservoirs. Initially, they actively penetrate into the structure of plankton communities in the Rybinsk Reservoir by way of a progressive increase in the abundance and biomass, later they started the irrange expansion against the back ground of the increase and stabilization of the abundance values. *Skeletonema subsalsum* inhabits the most productive river parts; *Actinocyclus normanii* spread, in fact, over the entire area of the reservoir in the middle of the 2000s.

To date, five species of adventive vascular plants have been recorded in the area of the reservoir. They were intentionally or occasionally introduced from the regions of Eurasia or other continents remote from the Volga basin. The most aggressive species originated from North America. A special attention should be paid to *Bidens frondosa* L. and *Elodea canadensis* Michx. as potentially harmful alien species.

Of nine recently introduced species which formed rather common and even numerous populations in the zooplankton of the reservoir four species are heatloving southern forms, two species are eurythermic, two species are cold-loving, and one species is a representative of the northern fauna. Most of these

introduced species except *Cyclops bohater* Kozminski are not alien or invasive; they have inhabited the Volga basin for a long time. Their introduction into the reservoir is only the expansion of the range. On the contrary, alien species in bottom communities are, mainly, invasive forms of the southern origin, which penetrated from the Caspian Sea and the Sea of Azov. One of them (Baikal amphipod *Gmelinoides fasciatus* (Stebbin) was introduced to the Middle Volga and migrated upstream to the Rybinsk Reservoir. Since the middle of the 1980s until now, six new alien species have been recorded in macrozoobenthos. At present, they are of great economic value in fish nutrition and a component of the system of biological selfpurification of the reservoir.

Only European carp formed not numerous but selfsustaining population of 16 fish species (without zander) which were intentionally introduced in the reservoir in the 1950–1980s. Such populations of sturgeons or whitefish have not been formed because of the absence of appropriate spawning grounds. At present seven fish species are active or passive (occasionally introduced) alien species: Black Sea sprat (*Clupeonella cultriventris*), round goby (*Neogobius melanostomus*), tubenose goby (*Proterorhinus* sp.), stellate tadpolygoby (*Benthophilus stellatus*), European smelt (*Osmerus eperlanus*), and European cisco (*Coregonus albula*). The presence of the populations of southern nines pine stickleback (*Pungitius platygaster*) and Caspian bighead goby (*Ponticola gorlap*) requires verification. Numerous populations of Chinese sleeper were formed in ponds of the reservoir basin, but the species have not yet been found in the reservoir. Most of the above species were introduced from the south and only smelt and cisco migrated downstream along the system of canals outside the southern boundary of their natural ranges. Black Sea sprat and gobies are examples of southern alien species which became a stable component of the modern fish community in the reservoir. At present sprat has become a mass species and, partly replaced smelt in the pelagial zone of the reservoir.

Reservoirs are young artificial ecosystems; they differ in special responses to numerous external effects, including climate change. Responses of the communities in the Volga reservoirs, including the Rybinsk Reservoir, are formed under effect of regional features of warming, in particular, with a shift of the heat wave to summer and autumn whereas it occurs in spring in Western Europe. All five responses to warming common for water bodies in the temperate zone were recorded in the ecosystem of the Rybinsk Reservoir. In future, a special attention should be paid to mass development of cyanobacteria, summer nearbottom deficiency of oxygen enhancing under water bloom, and the penetration of southern Caspian and Azov-Black Sea alien species.

The eutrophication of the reservoir is not as strongly pronounced as it may be expected. Since the 2000s, the trophic status of the ecosystem has been determined as moderately eutrophic about most parameters. Some parameters (concentrations of phosphates and nitrates, chlorophyll and sedimentary pigments in water) are at a mesotrophic level whereas the primary productions of algae, bacteria and zooplankton as well as the average biomass of benthos correspond to the eutrophic status. Since the beginning of the 2000s, stocks and catches of the main commercial species of fish have declined dramatically; alienation of a part of the reservoir area occurred due to overgrowth of shallow zones.

## Список литературы

1. 25 лет Угличской и Рыбинской ГЭС. М.–Л., 1967. 307 с.
2. Абакумова Г.М., Горбаренко Е.В., Незваль Е.И., Шиловцева О.А. Климатические ресурсы солнечной энергии Московского региона. М.: Книжный дом ЛИБРОКОМ, 2012. 312 с.
3. Авакян А.Б., Асарин А.Е. Опыт экологизации уровня режима водохранилищ (на примере Иваньковского) // Пространственная структура и динамика распределения рыб во внутренних водоемах. Ярославль: Ярославский гос. техн. ун-т, 1998. С. 71–84.
4. Алекин О.А. Гидрохимия. Л.: Гидрометеиздат, 1952. 162 с.
5. Алекин О.А. Основы гидрохимии. Л.: Гидрометеиздат, 1970. 444с.
6. Алекин О.А., Семенов А.Д., Скопинцев Б.А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометеиздат. 1973. 270 с.
7. Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1981. 248 с.
8. Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат, 1989. 152 с.
9. Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
10. Анисимова Е.П. Исследование объемного поглощения солнечной радиации в Учинском водохранилище // Вест. МГУ. Сер. физ., астр., 1965. № 6. С. 37–42.
11. Аничкова Н.И. Некоторые черты гидрохимического режима северной части Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. заповедника. 1959. Вып. 5. С. 191–209.
12. Антропогенное влияние на крупные озера Северо–Запада СССР. Ч. 2. Л.: Наука, 1981. 254 с.
13. Аристова Г.И. Трофические группировки донных беспозвоночных Куршского залива // Тр. Калинингр. техн. ин-та рыбн. пром. и хоз-ва, 1971. Вып. 25. С. 3–8.
14. Арнольди Л.В. Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря. II. Каркинитский залив // Тр. Севаст. биол. станции. М.–Л.: Наука, 1949. Т. 7.
15. Архипова Н.Р. Фауна малощетинковых червей (Oligochaeta, Annelida) водохранилищ Верхней и Средней Волги // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2005. С. 82–97.
16. Архипова Н.Р. Об экологии малощетинковых червей (Oligochaeta, Annelida), обитателей водных объектов Верхней и Средней Волги // Экология водных беспозвоночных. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 37–75.
17. Арэ Ф.Э., Толстяков Д.Н. О проникновении солнечной радиации в воду // Метеорол. и гидрол. 1969. № 6. С. 58–64.
18. Атлас пресноводных рыб России / ред. Ю.С. Решетников. Т. 1. М.: Наука, 2003а. 379 с.
19. Атлас пресноводных рыб России / ред. Ю.С. Решетников. Т. 2. М.: Наука, 2003б. 253 с.
20. Бакаева Е.Н., Никаноров А.М. Гидробионты в оценке токсичности водсуши. М.: Наука, 2006. 57 с.
21. Баканов А.И. О появлении пиявки *Archaeobdella esmonti* (Arhynchobdella, Nerpobdellidae) в волжских водохранилищах. Зоол. журн. 1993. Т. 72. Вып. 6. С. 135–137.
22. Баканов А.И. Способ ранжирования гидробиологических данных в зависимости от экологической обстановки в водоеме // Биология внутр. вод. 1997. № 1. С. 53–59.



23. Баканов А.И. Бентос Чебоксарского водохранилища: таксономический состав и обилие // Биология внутр. вод. 2005. № 1. С. 69–78.
24. Баканов А.И., Гапеева М.В., Томилина И.И. Оценка качества донных отложений водохранилищ Верхней Волги с использованием элементов триадного подхода // Биология внутр. вод. 2000 а. № 1. С. 102–109.
25. Баканов А.И., Гапеева М.В., Гребенюк Л.П. и др. Оценка качества донных отложений Верхней Волги в пределах Ярославской области. // Биол. внутр. вод. 2000 б. № 4. С. 163–173.
26. Баканов А.И., Митропольский В.И. Количественная характеристика бентоса Рыбинского водохранилища за 1941–1978 гг. // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. М.: Наука, 1982. С. 211–228.
27. Бакастов С.С. Изменение площадей и объемов мелководий Рыбинского водохранилища в зависимости от его наполнения // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль: Ярославский гос. ун-т, 1976. С. 13–22.
28. Бакулин К.А. Морфометрические характеристики Рыбинского водохранилища // Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1968. С. 72–86.
29. Балабанова Л.В. Изменения в структуре гранулоцитов карпа при введении углерода // Биология внутр. вод. Информ. бюл. 1990. № 87. С. 69–73.
30. Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л. Зоол. ин-т АН СССР, 1979. С. 58–72.
31. Бакулин К.А. Морфологические характеристики Рыбинского водохранилища // Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1968. С. 72–86.
32. Барсуков В.В. Возрастной состав стада и темп роста судака Рыбинского водохранилища // Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР (ред. Б.С. Кузин). М.–Л.: Наука, 1959. Вып. 1 (4). С. 188–210.
33. Безлер Ф.И., Трифонова Н.А. Материалы по распределению кислорода в Рыбинском водохранилище в зимний период // Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР. 1960. № 8–9. С. 72–78.
34. Белавская А.П., Кутова Т.Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. М.–Л.: Наука, 1966. С. 162–189.
35. Белл Л.Н., Чмора С.Н., Корнильев В.П. Прибор для определения количества облучения (фотоинтегратор) // Физиология растений, 1959. Т. 6. Вып. 4. С. 504–507.
36. Бентос Учинского водохранилища. М: Наука, 1980. 251 с.
37. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.–Л.: Издво АН СССР. 1948. С. 1–466.
38. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.–Л.: Издво АН СССР. 1949а. С. 467–927.
39. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 3. М.–Л.: Издво АН СССР. 1949б. С. 928–1383.
40. Бикбулатов Э.С. Простой способ окисления органического вещества для определения углерода // Гидрохим. материалы. 1974. Т. 60. С. 174–178.
41. Бикбулатов Э.С. Функциональные связи между общими характеристиками органического вещества природных вод // Вод. ресурсы. 1981. № 1. С. 117–127.

42. Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М., Булгаков Н.Г. и др. Данные совместных измерений биологических и физико-химических характеристик экосистемы Рыбинского водохранилища. М.: МАКС Пресс, 2011. 66 с.

43. Бикбулатов Э.С., Степанова И.Э. Оценка трофности Рыбинского водохранилища с помощью потенциала регенерации биогенных элементов. // Вод. ресурсы. 2002. Т. 29. № 6. С. 721–726.

44. Бикбулатова Е.М., Бикбулатов Э.С., Степанова И.Э. Формы, масштабы и изменчивость поступления органических веществ в Рыбинское водохранилище // Вод. ресурсы. 2006. Т. 33. №1. С. 1–11.

45. Бикбулатова Е.М., Минеева Н.М., Степанова И.Э., Бикбулатов Э.С. Состояние органического вещества в воде Рыбинского водохранилища на современном этапе // Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Ярославль: Верхневолжское отделение Российской экологической академии, 2005. Т. 1. С. 139–144.

46. Бикбулатова Е.М., Степанова И.Э. Многолетняя изменчивость содержания органического вещества в воде Рыбинского водохранилища // Экологическая химия. 2014. Т. 23. № 1. С. 1–7.

47. Бикбулатова Е.М., Степанова И.Э., Бикбулатов Э.С. Содержание и локализация гидроксиламина в водохранилищах и озерах европейской территории России // Вод. ресурсы. 2007. Т. 34. № 5. С. 587–595.

48. Биккенин Р.Ф. О разведении сигов в водоемах Башкирской АССР // Тр. Гос. НИИ озерного и речного рыбного хозва. 1979. Вып. 147. С. 86–89.

49. Бисеров В.И. Макрозообентос Рыбинского водохранилища в 1984 г. // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1987. № 74. С. 23–27.

50. Бисеров В.И., Митропольский В.И. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1980 и 1982 гг. // Биология внутренних вод: Информ. бюл. ИБВВ АН СССР. 1985. № 67. С. 14–19.

51. Бисерова Л.И. Трематоды *Apophallus muehlingi* и *Rossicotrema donicum* – паразиты рыб дельты Волги (особенности экологии и ихтиопаразитозы, ими вызываемые): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: Институт паразитологии РАН. 2005. 24 с.

52. Благовидова Л.А., Световидова А.А. Распределение промысловых рыб в северной части Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. зап. 1960. Вып. VI. С. 61–102.

53. Бобров А. А., Чемерис Е. В. Адвентивный вид *Elodea canadensis* Michx. (*Hydrocharitaceae* Juss.) в растительном покрове ручьев и рек Верхнего Поволжья // Американско-российский симпозиум по инвазионным видам. 27–31 августа 2001 г., Борок, Россия: Тез. докл. Ярославль, 2001. С. 28–30.

54. Богданова Е.А., Никольская Н.П. Паразитофауна рыб Волги до зарегулирования стока // Известия Гос. НИИ озер. и реч. рыбного хоз-ва. 1965. Т. 60. С. 5–110.

55. Богословский Б.Б. Озероведение. М.: Издво МГУ, 1960. 335с.

56. Бондаренко Н.А. Структура и продукционные характеристики фитопланктона озера Байкал // Автореф. дисс... канд. биол. наук. Борок: Ин-т биологии внутр. вод РАН, 1997. 23 с.

57. Боровикова Е. А. Филогеография ряпушек *Coregonus albula* (L.) и *C. sardinella* (Valenciennes) Европейского Севера России. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 24 с.

58. Боровикова Е.А., Махров А.А. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*) Европы: морфоэкологический подход // Тр. Карельского научного центра РАН. 2013. № 6. С. 105–115.

59. Брагинский Л.П. Некоторые принципы классификации пресноводных экосистем по уровням токсического загрязнения // Гидробиол. журн. 1985. Т. 1. № 8. С. 65–74.

60. Бульон В.В. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах. СПб.: Наука, 1994. 222 с.
61. Бульон В.В., Никулина В.Н., Павельева Е.Б. и др. Микробиальная петля в трофической сети озерного планктона // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60. №4. С. 431–444.
62. Бурмакин Е.В. Акклиматизация пресноводных рыб в СССР // Известия Гос. НИИ озерного и речного рыбного хоз-ва. 1963. Т. LIII. 318 с.
63. Буторин Н.В. Уровень Рыбинского водохранилища и его колебания (1948–1960 гг.) // Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР. Т. 5(8). М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 303–321.
64. Буторин Н.В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах Волжского каскада. Л.: Наука, 1969. 322 с.
65. Буторин Н.В., Зимина Н.А., Курдин В.П. Донные отложения верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1975. 160 с.
66. Буторин Н.В., Курдина Т.Н., Бакастов С.С. Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. Л.: Наука, 1982. 221 с.
67. Буторин Н.В., Литвинов А.С., Фомичев И.Ф., Поддубный С.А. Горизонтальная циркуляция воды в Рыбинском водохранилище и возможные ее изменения при переброске стока // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л.: Наука, 1982. С. 150–167.
68. Бухарин О.В., Васильев Н.В. Лизоцим и его роль в биологии и медицине. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1974. 207 с.
69. Былинкина А.А. Исследование оборачиваемости фосфатов в водной толще водохранилища // Гидробиологические и гидрологические аспекты изучения водохранилищ. Борок: Ин-т биологии внутр. вод РАН, 1977. С. 53–73.
70. Былинкина А.А. Особенности круговорота фосфора в водохранилищах Волги и проблема эвтрофирования // Вод. ресурсы. 1989. № 6. 62–69.
71. Былинкина А.А., Трифонова Н.А. Круговорот биогенных элементов и проблема качества воды водохранилищ Волги // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л.: Наука, 1982. С. 259–270.
72. Валеская О.М. Состояние иммунитета рыб дельты Волги и особенности его функционирования при трансформации кожных покровов. Астрахань, Касп. НИИ рыбного хоз-ва, 2005. 112 с.
73. Васильев Л.И. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища. Сообщение I. Изменение видового состава ихтиофауны Верхней Волги в первые годы после образования водохранилища // Тр. биол. станции Борок. 1950 а. Вып. 1. С. 236–255.
74. Васильев Л.И. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища. Сообщение II. Возрастной состав рыб Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции Борок. 1950 б. Вып. 1. С. 256–275.
75. Васильев Л.И. О ряпушке Рыбинского водохранилища // Тр. Всесоюзного гидробиологического общества. 1952. Т. IV. С. 106–114.
76. Васильев Л.И. Некоторые особенности формирования промысловой ихтиофауны Рыбинского водохранилища за период 1941–1952 гг. // Тр. биол. станции Борок. 1955. Вып. 2. С. 142–168.
77. Веретененко С.В., Пудовкин М.И. Вариации прихода суммарной радиации в 11-летнем цикле солнечной активности // Геомагнетизм и аэронавигация. 1998. Т. 38. № 5. С. 33–42.
78. Веретененко С.В., Пудовкин М.И. Широтная зависимость эффектов солнечной активности в вариациях прихода суммарной радиации // Геомагнетизм и аэронавигация. 1999. Т. 39. № 6. С. 131–134.

79. Викторов Л.В. Краткая история изучения фауны, распространения и перспективы фаунистических исследований водных позвоночных Тверского края. Тверь: Твер. гос. ун-т, 1992. С. 28–56.

80. Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АНБССР, 1960. 329 с.

81. Винберг Г.Г. Температурный коэффициент ВантГоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44. № 1. С. 31–42.

82. Винберг Г.Г., Сивко Т.Н. Определение содержания хлорофилла в планктоне // Изв. АН БССР, 1953. № 3. С. 61–74.

83. Виноградов А.П. Средние содержания химических элементов в главных типах изверженных горных пород земной коры // Геохимия. 1962. № 7. С. 555–571.

84. Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2009. 501 с.

85. Вихман А.А. Системный анализ иммунофизиологической реактивности рыб в условиях аквакультуры. М.: Экспедитор, 1996. 176 с.

86. Владимирова Т.М. К фауне коловраток Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1971. № 12. С. 33–34.

87. Владимирова Т.М. Продукция зоопланктона Рыбинского водохранилища // Биология и продуктивность пресноводных беспозвоночных. Л.: Наука, 1974. С. 37–42.

88. Владимирова Т.М. Коловратки побережья Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск: Ин-т биол. внутр. вод АН СССР, 1978. С. 5–15.

89. Владимиров В.И. Условия размножения рыб в нижнем Днепре и Каховское гидростроительство. Киев: Изд-во АН УССР, 1955. 147 с.

90. Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища /Флеров Б.А. ред. Рыбинск: Госкомиздат, 1990. 156 с.

91. Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.

92. Воденеева Е.Л., Кулизин П.В., Охалкин А.Г. К распространению *Plagiotropis lepidoptera* (W.Greg.) Kuntze в водотоках бассейна р. Волги (Нижегородская область) // Диатомовые водоросли: современное состояние и перспективы исследования. Мат. XV Межд. конф. (Борок, 24–27 августа 2017 г). Ярославль: Филигрань, 2017. С. 18.

93. Володин В.М. Развитие чехони *Pelecus cultratus* (L.) Рыбинского водохранилища // Тр. Инта биол. внутр. вод АН СССР. 1966. Вып. 10 (13). С. 3–9.

94. Володин В.М. Влияние условий нагула и зимовки на продолжительность репродукции икры и развитие очередной генерации овоцитов у леща *Abramis brama* (L.) Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19, Вып. 2 (115). С. 359–362.

95. Володин В.М. Состояние воспроизводительной системы и плодовитость рыб в Северо-Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 101–122.

96. Волюнкин Ю.Л. Морфофизиологический статус как отражение адаптационных возможностей организма рыб. Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. Москва, 2008. 48 с.

97. Воронина Н.М. Горизонтальное распределение зоопланктона в северных отрогах Рыбинского водохранилища // Тр. Всесоюзн. гидроб. общ. Т.9. 1959. С. 249–278.

98. Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. М., Росгидромет, 2014. 61 с.

99. Гаевский Н.А., Шатров И.Ю., Гольд В.М. Флуоресцентный анализ пигментов фитопланктона // Методические вопросы изучения первичной продукции внутренних водоемов. СПб: Гидрометеиздат, 1993. С. 101–109.

100. Галактионов В.Г. Очерки эволюционной иммунологии. М.: Наука, 1995. 256 с.

101. Галкин А.А., Демидова В.С. Роль  $\text{Ca}^{2+}$  в регуляции функций нейтрофилов // Успехи совр. биологии. 2007. Т. 127. № 1. С. 58–72.

102. Гапеева М.В. Биогеохимическое распределение тяжелых металлов в экосистеме Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 42–52.

103. Гапеева М.В. Тяжелые металлы в воде и донных отложениях Рыбинского водохранилища // Вода: химия и экология. 2013. № 5. С. 3–7.

104. Гапеева М.В. Тяжелые металлы в воде и донных отложениях Рыбинского водохранилища // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Сб. докл. Всерос. конф., Борок 22–26 окт. Ижевск: Издатель Пермьяков, 2012. С. 37–39.

105. Гапеева М.В., Разгулин С.М., Скопинцев Б.А. Ампульный персульфатный метод определения общего азота в природных водах // Гидрохим. материалы. 1984. Т. 87. С. 67–70.

106. Гапеева М.В., Ривьер И.К., Ершов Ю.В. и др. Оценка загрязнения Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища по гидрохимическим и гидробиологическим показателям // Гидрохим. матер. 1990. Т. 19. С. 125–134.

107. Гапеева М.В., Цельмович О.Л. О распределении тяжелых металлов в донных отложениях Куйбышевского и Рыбинского водохранилищ // Вод. ресурсы. 1989. Т. 1. С. 170–172.

108. Генкал С.И., Елизарова В.А. *Actinocyclus variabilis* (Makar.) Makar. – новый представитель Bacillariophyta в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. 1996. № 1. С. 92–93.

109. Герасимов И.Г., Игнатов Д.Ю. Функциональная неравнозначность нейтрофилов крови человека: генерация активных форм кислорода // Цитология. 2001. Т. 43. № 5. С. 432–436.

110. Герасимов И.Г., Калущая О.А. Кинетика реакции восстановления нитросинего тетразолия нейтрофилами крови человека // Цитология. 2000. Т. 42. № 2. С. 160–165.

111. Герасимов Ю.В., Бражник С.Ю., Стрельников А.С. Динамика структурных показателей популяции леща *Abramis brama* (Cyprinidae) Рыбинского водохранилища за период 1954–2007 гг. // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50. № 4. С. 515–525.

112. Герасимов Ю.В., Новиков Д.А. Ихтиомасса и распределение рыб в Рыбинском водохранилище // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Ярославский гос.-техн. ун-т, 2001. С. 194–202.

113. Герасимов Ю.В., Поддубный С.А. Направления реконструкции мелководных местообитаний рыб в равнинных водохранилищах для повышения их рыбопродуктивности // Пространственная структура и динамика распределения рыб во внутренних водоемах. Ярославль: Ярославский гос.-техн. ун-т, 1998. С. 84–100.

114. Герасимов Ю.В., Поддубный С.А. Роль гидрологического режима в формировании скоплений рыб на мелководьях равнинных водохранилищ. Ярославль: Ярославский гос.-техн. ун-т, 1999. 171 с.

115. Герасимов Ю.В., Поддубный С.А. Влияние уровенного режима на урожайность фитотильных рыб Рыбинского водохранилища // Вод. ресурсы. 2000. Т. 27, № 5. С. 554–559.

116. Герман А.В., Законнов В.В. Аккумуляция полихлорированных бифенилов в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища // Вод. ресурсы. 2003. Т. 30. № 5. С. 571–575.

117. Герман А.В., Законнов В.В., Мамонтов А.А. Хлорорганические соединения в Волжском плесе Рыбинского водохранилища // Вод. ресурсы. 2010. Т. 37. № 1. С. 84–88.

118. Герман А.В., Законнов В.В., Шелепчиков А.А., Фешин Д.Б., Бродский Е.С. Процессы седиментации и аккумуляции полихлорированных бифенилов в русле р. Шексна в пределах г. Череповец // Вода: химия и экология. 2012. № 4. С. 16–20.

119. Герман А.В., Козловская В.И. Содержание полихлорированных бифенилов в леще *Abramis brama* Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиол. 1999. Т.39. №1. С. 139–142.

120. Герман А.В., Козловская В.И. Гепатосоматический индекс и биохимический состав печени леща *Abramis brama* Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища при различных уровнях накопления органических токсикантов // Вопр. ихтиол. 2001. Т.41. №2. С. 249–252.

121. Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР. Водохранилища Верхней Волги. Л.: Гидрометеиздат, 1975. 291 с.

122. Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища (ред. А.И. Крылов). Ярославль: Филигрань, 2015. 466 с.

123. Гигиенические нормативы содержания пестицидов в объектах окружающей среды. ГН 1.1.546–96. – 1996.

124. Гигиенические нормативы предельно допустимых концентраций (ПДК) химических веществ в воде водных объектов хозяйственно-питьевого и культурно-бытового водопользования. ГН 2.1.5.1315–03. – 2003.

125. Гинзбург Я.И. О воспроизводстве фитотильных рыб в Цимлянском водохранилище // Научнотехн. бюлл. Всесоюзн. НИИ озern. и речн. рыбн. хоз. 1956. № 3–4. С. 49–86.

126. Глобальный климат в 2001–2010 годах. Десятилетие климатологических крайностей // Изменение климата. Информ. бюл. 2014. № 7. С. 9–11.

127. Головкин Г.А. Опыт перевозки и выращивания пеляди // Научно-технический бюл. ВНИОРХ. 1956. № 1–2. С. 37–39.

128. Голубков С.М., Макрушин А.В. Патологические явления у Cladocera (Crustacea) из восточной части Финского залива Балтийского моря // Гидробиол. журн. 2012. Т. 48. №4. С. 31–34.

129. Гольд В.М., Гаевский Н.А., Григорьев Ю.С. и др. Теоретические основы и методы изучения флуоресценции хлорофилла. Красноярск: КрГУ, 1984. 84 с.

130. Гольд В.М., Гаевский Н.А., Шатров И.Ю. и др. Опыт использования флуоресценции для дифференциальной оценки содержания хлорофилла *a* у планктонных водорослей // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, № 3. С. 80–85.

131. Гордеев В.В. Речной сток в океан и черты его геохимии. М.: Наука, 1983. 159 с.

132. Горышина Е.Н., Чага О.Ю. Сравнительная гистология тканей внутренней среды с основами иммунологии. Л.: Ленинградский ун-т, 1990. 320 с.

133. Горяйнова З.И., Павлов Д.Ф., Фронтасьева М.В. Тяжелые металлы и редкоземельные элементы в донных отложениях и дрейссенидах Рыбинского водохранилища // Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы. Матер. III Всерос. конф. по водной токсикологии. Борок, Ин-т биологии внутр. вод РАН, 2008. С. 19–22.

134. Гриневич Ю.А., Алферов А.Н. Определение иммунных комплексов в крови онкологических больных // Лаб. дело. 1981. № 8. С. 493–496.
135. ГОСТ 17.1.04.02.90. Вода. Методика спектрофотометрического определения хлорофилла // М.: Гос. Комитет СССР по охране природы, 1990. 15 с.
136. Гусаков В.А. Структурная характеристика мейобентоса Рыбинского и Горьковского водохранилищ // дисс. ... канд. биол. наук. Борок, 2002. 247 с.
137. Гусаков В.А. Мейобентос Рыбинского водохранилища. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2007. 155 с.
138. Девяткин В.Г., Клайн Б.И., Вайновский П.А. Связь некоторых характеристик водных экосистем с активностью геомагнитного поля // Водн. ресурсы. 1996. Т. 23. № 3. С. 326–333.
139. Девяткин В.Г., Пырина И.Л., Клайн Б.И., Вайновский П.А. Геомагнитная активность и продуктивность фитопланктона Рыбинского водохранилища // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. Ярославль: Ярославский гос.-техн. ун-т, 1996. С. 28–31.
140. Дзюбан Н.А., Кузнецова С.П. О гидробиологическом контроле качества вод по зоопланктону // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Тр. Всесоюз. конф. Москва, 1–3 ноября 1978 г. Л.: Гидрометеиздат, 1981. С. 160–166.
141. Дмитриев А.М. Осторожно – ротан // Рыбоводство и рыболовство. 1971. № 1. С. 26–27.
142. Довгий Т.Н. Подводная солнечная радиация на Байкале. Новосибирск: Наука, 1977. 103 с.
143. Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2008 г. М: Росгидромет, 2009 г. 48 с.
144. Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2010 г. М: Росгидромет, 2011 г. 66 с.
145. Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2013 г. М: Росгидромет, 2014 г. 109 с.
146. Драчев С.М., Буторин Н.В., Былинкина А.А. Факторы, определяющие качество воды в водохранилищах // Факторы формирования водных масс и районирование внутренних водоемов. Л.: Наука, 1974, С. 3–15.
147. Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae) Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994.с.
148. Дятлов М.Я. Рыбы Ладожского озера. Петрозаводск: Карельский НЦРАН, 2002. 281 с.
149. Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти: Ин-т экологии волжского бассейна РАН, 1998. 222 с.
150. Евстафьев В.К., Бондаренко Н.А. Природа явления мелозирных лет в оз. Байкал // Гидробиол. журн. 2002. Т. 38. № 1. С. 3–12. Елизарова В.А. Предварительные данные о содержании некоторых продуктов распада хлорофилла в воде Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1971. № 12. С. 9–14.
151. Елизарова В.А. Состав и содержание растительных пигментов в водах Рыбинского водохранилища // Гидробиол. журн. 1973. № 2. С. 23–33.
152. Елизарова В.А. Сезонная динамика и распределение пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Биология низших организмов. Рыбинск: Ин-т биологии внутр. вод РАН, 1978. С. 18–35.
153. Елисов В.В. Моделирование термической структуры без адвективного водоема // Гидрофизические процессы в реках и водохранилищах. М.: 1985.
154. Ерлов Н.Г. Оптика моря. Л.: Гидрометеиздат. 1980. 247 с.

155. Жданова С.М., Добрынин А.Э. *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet 1908) (Rotifera, Brachionidae) в водоемах Европейской России // Биология внутр. вод. 2011. № 1. С. 45–52.

156. Жданова С.М., Лазарева В.И. Видовой состав и пространственное распределение летнего (июль) зоопланктона озера Глубокого // Тр. Гидроб. ст. на Глубоком озере. Т. 10. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2009. С. 51–66.

157. Жданова С.М., Лазарева В.И., Баянов Н.Г. и др. Распространение и пути расселения американской коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоемах европейской России // Российский журн. биологических инвазий. 2016. №3. С. 8–22.

158. Жеребцов Г.А., Коваленко В.А. Природа климатических изменений в XX веке и их связь с солнечной активностью // Тез. докл. Всерос. конф. по солнечноземной физике, посвящ. 100-летию со дня рожд. члкор. РАН В.С. Степанова 16–21 сент. 2013, Иркутск: Ин-т солнечноземной физики СО РАН, 2013. С. 2.

159. Житенева Л.Д., Макаров Э.В., Рудницкая О.А. Основы ихтиогематологии (в сравнительном аспекте). Ростов-на-Дону: Эверест, 2004. 312 с.

160. Жохов А.Е. Каспийский вселенец *Aspidogaster limacoides* (Aspidogastrea, Aspidogastridae) в Верхней Волге: история вселения // Биология внутр. вод. 2001. № 2. С. 38–42.

161. Жуков Б.Ф. Бесцветные жгутиконосцы в планктоне Рыбинского водохранилища // Гидроб. журн. 1973. Т. 6. С. 88–92.

162. Жуков Б.Ф. Бесцветные жгутиконосцы в планктоне р. Волги и ее водохранилищ // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1974. № 23. С. 28–31.

163. Жуков Б.Ф. Бесцветные жгутиконосцы // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С.133–135.

164. Жуков Б.Ф. Гетеротрофные жгутиконосцы // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Ярославский гос.-техн. ун-т, 2001. С. 117–120.

165. Заботкина Е.А., Лапирова Т.Б., Назарова Е.А. Влияние ионов кадмия на некоторые морфофункциональные и иммунофизиологические показатели сеголеток речного окуня *Perca fluviatilis* (Perciformes, Percidae) // Вопр. ихтиологии. 2009. Т. 49. № 1. С. 117–124.

166. Заботкина Е.А., Лапирова Т.Б., Середняков В.Е., Нестерова Т.А. Экологическая пластичность гематологических показателей пресноводных костистых рыб // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. 2015. № 72 (75). С. 16–29.

167. Запруднова Р.А., Камишилов И.М. Межвидовые различия дыхательных функций эритроцитов некоторых пресноводных рыб // Вопр. ихтиологии. 2008. Т. 48. № 4. С. 553–562.

168. Заика В.Е., Макарова Н.П. Частота делящихся микроорганизмов как показатель интенсивности их размножения // Гидроб. журн. 1989. Т. 25. № 5. С. 32–38.

169. Зайдель А.Н. Ошибка измерений физических величин // Л.:Наука, 1974. 108 с.

170. Зайцева Е.А. Радиационный баланс Рыбинского водохранилища // Сб.работ от Московской гидрометобсерватории. 1963. Вып. 2. С. 123– 132.

171. Зайцева Е.Н. Тепловой баланс Рыбинского водохранилища // Сб. работРыбинского гидрометобсерватории. 1965. Вып. 2. С. 72–91.

172. Законнов В.В. Распределение донных отложений в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. Информ. бюл. 1981. № 51. С. 68–72.

173. Законнов В.В. Аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях водохранилищ Волги // Органическое вещество донных отложений волжских водохранилищ. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 3–16.



174. Законнов В.В. Пространственно-временная неоднородность распределения и накопления донных отложений верхневолжских водохранилищ // Вод. ресурсы. 1995. Т. 22, № 3. С. 362–371.
175. Законнов В.В. Пространственно-временная трансформация грунтов Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Ярославль: Верхневолжское отделение Российской экологической академии, 2002. Т. 1. Вып. 2. С. 186–190.
176. Законнов В.В. Осадкообразование в водохранилищах Волжского каскада // Автореф. дис. ... д-ра геогр. наук. М.: Ин-т географии, 2007. 42 с.
177. Законнов В.В., Законнов К.В. Гидроэкологические особенности седиментации в мелководной зоне Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Ярославль: Верхневолжское отделение Российской экологической академии, 2005. Т. 1. Вып. 3. С. 182–186.
178. Законнов В.В., Ляшенко Г.Ф. Трансформация грунтов и сукцессия высшей водной растительности в литоральной зоне Рыбинского водохранилища // Экологические проблемы литорали равнинных водохранилищ. Казань: Отечество, 2004. С. 30–32.
179. Законнов В.В., Поддубный С.А. Изменение структуры донных отложений в Рыбинском водохранилище // Вод. ресурсы. 2002. Т. 29. № 2. С. 200–209.
180. Захарова Л.К. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. Борок им. Н.А. Морозова. Вып. 2. М.–Л.: Изд. АН СССР, 1955. С. 200–265.
181. Захарова Л.К. Распределение нерестилищ промысловых рыб в Рыбинском водохранилище // Тр. Биол. ст. Борок. Вып. 3. М.–Л.: Издво АН СССР, 1958. С. 304–320.
182. Зиминова Н.А., Курдин В.П. Баланс взвешенных веществ в Рыбинском водохранилище // Органическое вещество и элементы гидрологического режима волжских водохранилищ. Л.: Наука, 1972. С. 199–210.
183. Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П., Антонов П.И. Распределение инвазионных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища: анализ многолетних исследований // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2008. Т. 10. № 2. С. 547–558.
184. Золотарева В.И., Махонина А.В., Дыга А.К. О фильтрационной способности *Dreissena bugensis* (Andr.) // Моллюски, их систематика, эволюция и роль в природе. Автореф. докл. Сб. 5. Л.: Наука, 1975. С. 81–82.
185. Иванова М.Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1985. 222 с.
186. Иванова М.Н. О возрастных и локальных изменениях состава пищи щук в Рыбинском водохранилище // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Вып. 10 (13). М.–Л.: Наука, 1966. С. 111–118.
187. Иванова М.Н. Популяционная изменчивость пресноводных корюшек/ред. А.В. Монаков. Рыбинск, Ин-т биол. внутр. вод АН СССР. 1982. 145 с.
188. Иванова М.Н., Касьянов А.Н. О находке бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas) (сем. Gobiidae) в пище налима *Lota lota* (L.) Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2011. № 3. С. 88–91.
189. Иванова Н.Т. Атлас клеток крови рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983. 184 с.
190. Иваньковское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1978. 304 с.
191. Ивлева И.В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев: Наук. Думка, 1981. 232 с.
192. Ивлев В.С. Влияние тростниковых зарослей на биологию и химический режим водоемов // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ. 1950. Т. 2. С. 79–102.

193. Извекова Г.И., Тютин А.В. Встречаемость партенит у моллюсков и влияние метацеркарий *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1898) и *Posthodiplostomum cuticola* (Nordmann, 1932) на некоторые биохимические характеристики рыб // Биология внутр. вод. 2011. № 3. С. 72–77.

194. Извеков Е.И., Извекова Г.И., Тютин А.В. Уровень гликогена и двигательная активность при заражении карповых рыб метацеркариями *Apophallus muehlingi* // Современные проблемы общей паразитологии. Матер. междунар. науч. конф. Москва: Ин-т популяционной экологии и эволюции РАН, 2012. С. 142–145.

195. Извекова Э.И. Питание и пищевые связи личинок массовых видов хиромид Учинского водохранилища: Автореф. дис...канд. биол. наук. М., 1975. 23 с.

196. Изюмова Н.А. Паразитофауна рыб водохранилищ СССР и пути ее формирования. Л.: Наука, 1977. 284 с.

197. Ильина Л.К. Выедание икры фитофильных рыб хищниками на естественных нерестилищах Рыбинского водохранилища // Биология рыб Волжских водохранилищ. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. М.–Л., 1966. Вып. 10(13). С. 46–50.

198. Ильина Л.К. Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1968. 202 с.

199. Ильина Л.К., Гордеев Н.А. Динамика условий размножения фитофильных рыб на разных этапах формирования водохранилища // Вопросы ихтиологии. 1970. Т. 10, Вып. 3. С. 403–410.

200. Ильина Л.К., Гордеев Н.А. Уровенный режим и воспроизводство рыбных запасов водохранилищ // Вопросы ихтиологии. 1972. Т. 12. Вып. 3(74). С. 411–421.

201. Ильина Л.К., Гордеев Н.А. Значение уровня режима для рыбного хозяйства водохранилищ // Вод. ресурсы. 1980. № 2. С. 123–136.

202. Ильина Л.К., Гордеев Н.А., Стрижникова Л.Н. Роль притоков Рыбинского водохранилища в размножении фитофильных рыб и особенности нерестилищ в маловодные годы // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. 1978. Вып. 39(42). С. 124–135.

203. Ильина Л.К., Поддубный А.Г. О некоторых закономерностях динамики стад промысловых рыб в Рыбинском водохранилище // Совещ. по динамике численности рыб: Тр. совещ. ихтиологической комиссии АН СССР (ред. Е.Н. Павловский). М.: Изд-во АН СССР, 1961. Вып. 13. С. 374–380.

204. Ильина Л.К., Поддубный А.Г. Режим уровней Верхне-Волжского водохранилища и его регулирование в интересах рыбного хозяйства // Рыбное хоз. внутр. водоемов СССР. М.: Издво АН СССР, 1963. С. 47–56.

205. Иоффе Ц.И. Обогащение донной фауны Цимлянского водохранилища // Изв. Всесоюз. НИИ озern. речн. рыбного хозва. 1958. Т. 45. С. 272–316.

206. Иоффе Ц.И. Обзор выполненных раб от по акклиматизации кормовых беспозвоночных для рыб в водохранилищах // Изв. Гос. НИИ озern. речн. рыбного хоз-ва. 1968. Т. 67. С. 7–29.

207. Исаков Ю.А. Изучение рыбного населения северной части Рыбинского водохранилища и его кормовой базы // Тр. Дарвинского гос. зап. Вып. VI. 1960. С. 7–11.

208. Казанцева Т.И. Балансовая модель экосистемы мелкого высокоэвтрофного озера // Журн. общ. биологии. 2003. Т. 64. № 2. С. 128–145.

209. Калацкий В.И. Моделирование вертикальной термической структуры деятельного слоя океана. Л.: Гидрометеиздат, 1978. 217 с.

210. Камшилов И.М., Запруднова Р.А. Межвидовые различия буферных свойств гемоглобина и ионного окружения у некоторых пресноводных рыб // Журн. эвол. биохимии и физиологии. 2009. Т. 45. № 2. С. 242–244.

211. Камшилов И.М., Камшилова Т.Б. Функциональные свойства гемоглобинов некоторых видов костистых рыб // Журн. эвол. биохимии и физиологии. 2001. Т. 37. № 3. С. 232–233.
212. Канен С.В. Общие закономерности роста и полового созревания сига *Coregonus lavaretus* (L.) в водоемах СССР // Вопросы ихтиологии. 1974. Т. 14. Вып. 6(89). С. 1053–1065.
213. Карабанов Д.П. Генетические адаптации черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae). Воронеж: Научная книга, 2013. 179 с.
214. Каратаев А.Ю., Бурлакова Л.Е. Изменение трофической структуры макрозообентоса эвтрофного озера после вселения в него дрейссены // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1992. № 93. С. 67–71.
215. Каратаев А.Ю., Бурлакова Л.Е. Скорость фильтрации // Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. С. 132–137.
216. Кирдяшева А.Г. Морфология и экология *Daphnia curvirostris* Eylmann во временном водоеме побережья Рыбинского водохранилища // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2005. С. 142–150.
217. Кириллова Т.В. Радиационный режим озер и водохранилищ. Л.: Гидрометеоиздат, 1970. 253 с.
218. Кирпиченко М.Я. Экология онтогенетических стадий дрейссены в Волге и Каме // Матер. первой конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-1. Куйбышев, 1971. С. 175–180.
219. Кирпиченко М.Я. Фенология, динамика численности и роста дрейссены в Куйбышевском водохранилище // Тр. Ин-та биологии внутр. вод. АН СССР. 1964. Вып. 7 (10). С. 19–30.
220. Киселева Е.И. Планктон Рыбинского водохранилища // Тр. проблемного и тематического совещания ЗИН АН СССР. 1954. Вып. 2. С. 22–31.
221. Кутаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.
222. Кияшко В.И. Трофозокологическая характеристика тюльки *Clupeonella cultriventris* в водохранилищах Средней и Верхней Волги // Вопросы ихтиологии. 2004. Т. 44. № 6. С. 811–820.
223. Кияшко В.И., Карабанов Д.П., Яковлев В.Н., Слынько Ю.В. Становление и развитие популяции черноморско-каспийской тюльки
224. *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae) в Рыбинском водохранилище // Вопросы ихтиологии. 2012. Т. 52. № 5. С. 571–580.
225. Кияшко В.И., Халько Н.А., Лазарева В.И. О суточном ритме и избирательности питания тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) в Рыбинском водохранилище // Вопросы ихтиологии. 2007. Т. 47. № 3. С. 389–398.
226. Кодухова Ю.В. Межгодовые колебания доли естественных гибридов леща *Abramis brama* (L.) и плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище // Российский журн. биологических инвазий. 2011. № 2. С. 106–113.
227. Кодухова Ю.В., Боровикова Е.А., Карабанов Д.П. Первая находка звездчатой пугловки *Benthophilus stellatus* (Sauvage, 1874) (Actinopterygii: Gobiidae) в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. 2016. № 4. С. 94–96.
228. Кодухова Ю.В., Слынько Ю.В. Закономерности наследования морфологических признаков у гибридов первого поколения леща *Abramis brama* L. и плотвы *Rutilus rutilus* L. (Cyprinidae) // Биология внутр. вод. 2007. № 4. С. 70–75.
229. Козловская В.И., Герман А.В. Полихлорированные бифенилы и полиароматические углеводороды в экосистеме Рыбинского водохранилища // Вод. ресурсы. 1997. Т. 4. № 5. С. 563–569.

230. Козловская В.И., Павлов Д.Ф., Чуйко Г.М. и др. Влияние загрязняющих веществ на состояние рыбы в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск: Ин-т биологии внутр. вод РАН, 1990. С.123–143.

231. Кольцов Г.В. Распределение редких и рассеянных элементов в воде Рыбинского водохранилища осенью 1961 года // Динамика водных масс водохранилищ (в связи с распределением организмов). М.: Наука, 1965. С. 90–99.

232. Колпакова Е., Лулоф И., Руттемаан Й. Проект “Волга в Череповце”. Отчет об исследованиях, проведенных в г. Череповце в августе 1995 г. Н-Новгород: Экоцентр Дронт. 1996. 23 с.

233. Комов В.Т., Степанова И.К. Ртутное загрязнение // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во Ярославского гос.-техн. ун-та, 2001. 427 с.

234. Комов В.Т., Степанова И.К., Гремячих В.А. Содержание ртути в мышцах рыб из водоемов Северо-Запада России: причины интенсивного накопления и оценка негативного эффекта на состояние здоровья людей // Актуальные проблемы водной токсикологии. Борок: Ин-т биологии внутр. вод РАН, 2004. С. 99–124.

235. Кондратьев Г.П. О некоторых особенностях фильтрации у *Dreissena polymorpha* (Pall.) // Тр. Саратовского отд. Гос.НИИ озерн. речн.рыбного хоз-ва. Т. 7. 1967. С. 280–283.

236. Кондратьев Г.П. Влияние концентрации взвеси на длительность фильтрационной активности у некоторых пресноводных ракушек // Видовой состав, экология и продуктивность гидробионтов Волгоградского водохранилища. Саратов, 1969. С. 37–40.

237. Кондратьев Г.П. Фильтрационная и минерализационная работы двустворчатых моллюсков Волгоградского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1970. 23 с.

238. Кондратьев Т.М. Сиг лудога в Рыбинском водохранилище // Бюл.Инта биологии водохранилищ. 1958. № 2. С. 36.

239. Коняев В.П., Костицын В.Г. К биологии хищных рыб Камского водохранилища // Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование. Пермь: Пермский гос. ун-т, 2001. С. 67–70.

240. Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Микробиологические индикаторы эвтрофирования пресных вод // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. Сборник мат. межд. конф. СПб.: Лема, 2007. С. 176–181.

241. Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во Современного гуманитарного ун-та, 2008. 377 с.

242. Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Заботкина Е.А. Вирусы в планктоне Рыбинского водохранилища // Микробиология. 2007. Т. 76, № 6. С. 879–997.

243. Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Заботкина Е.А. Влияние вирусов на гетеротрофный бактериопланктон и пикоцианобактерий водохранилищ // ДАН. 2011. Т. 437. № 1. С. 139–141.

244. Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Заботкина Е.А., Косолапова Н.Г. Трофические взаимосвязи между планктонными бактериями, гетеротрофными нанофлагеллятами и вирусами в мезоэвтрофном водохранилище // Сибирский Экологический журнал. 2016. Т. 23. № 3. С. 352–363.

245. Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Заботкина Е.А., Масленникова Т.С. Распределение вирусов в водной толще Рыбинского водохранилища в подледный период и их роль в смертности гетеротрофных бактерий // Биол. внутр. вод. 2016. № 4. С. 28–36.

246. Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Заботкина Е.А., Румянцева Е.В. Вирусы в донных осадках мезоэвтрофного водохранилища (Рыбинское водохранилище, Верхняя Волга) // Биология внутр. вод. 2016. № 3. С. 39–46.

247. Копылов А.И., Крылова И.Н. К оценке скорости размножения планктонных бактерий Рыбинского водохранилища в зимний период // Микробиология. 1990. Т. 59. № 4. С. 682–687.
248. Косолапов Д.Б., Косолапова Н.Г., Румянцева Е.В. Активность и эффективность роста гетеротрофных бактерий Рыбинского водохранилища // Изв. РАН. Сер. биол. 2014. № 4. С. 355–364.
249. Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Рыбакова И.В., Заботкина Е.А. Микробное сообщество эпифитона водохранилища: роль вирусов в смертности гетеротрофных бактерий и пикоцианобактерий // Успехи совр. биологии. 2014. Т. 134. № 2. С. 111–120.
250. Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Рыбакова И.В. Численность, биомасса и продукция гетеротрофных бактерий в водной толще, донных осадках и обрастаниях высших водных растений водохранилищ Верхней Волги // Вод. ресурсы. (в печати).
251. Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Заботкина Е.А., Страшкрабова В. Распределение пикоцианобактерий и вириопланктона в мезотрофном и мезоэвтрофном водохранилищах: роль вирусов в смертности пикоцианобактерий // Известия РАН. Серия биологическая. 2010. № 6. С. 661–669.
252. Копылов А.И., Лазарева В.И., Косолапов Д.Б. Потоки вещества и энергии в планктонной трофической сети озера // Состояние экосистемы оз. Неро в начале XXI века. М.: Наука, 2008. С. 293–324.
253. Копылов А.И., Лазарева В.И., Минеева Н.М. и др. Влияние аномально высокой температуры воды на развитие планктонного сообщества водохранилищ Средней Волги летом 2010 года // ДАН РАН. 2012. Т. 442. № 1. С. 1–3.
254. Копылов А.И., Лазарева В.И., Пырина И.Л. и др. Микробная петля в планктонной трофической сети крупного равнинного водохранилища // Успехи современной биологии. 2010. Т. 130. № 6. С. 544–553.
255. Корнева Л.Г. Сравнительный анализ структуры и динамики фитопланктона Главного и Шекснинского плесов Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 63–79.
256. Корнева Л.Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 50–113.
257. Корнева Л.Г. Водоросли // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во Ярославского гос.-техн. унта, 2001. С. 37–41.
258. Корнева Л.Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги // Кострома: Костромской печатный дом, 2015 а. 284 с.
259. Корнева Л.Г. Распространение и экология *Skeletonema subsalsum* (Cleve-Euler) Bethge в водоемах Волжского бассейна // Вопросы современной альгологии. 2015 б. № 3 (10). URL: <http://algology.ru/772>.
260. Корнева Л.Г., Соловьева В.В., Макарова О.С. Разнообразие и динамика планктонных альгоценозов водохранилищ Верхней и Средней Волги (Рыбинское, Горьковское, Чебоксарское) в условиях эвтрофирования и изменения климата // Экология, морфология и систематика водных растений. Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН, Вып. 76/79 Ярославль: Филигрань, 2016. С. 35–45.
261. Корнева Л.Г., Соловьева В.В., Митропольская И.В. Многолетние изменения фитопланктона Рыбинского водохранилища (Волга, Россия) // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Материалы 5 Международ. науч. конф. Минск: Издательский центр БГУ, 2016. С. 152–154.
262. Коровчинский Н.М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). М: Т-во научн. изданий КМК, 2004. 410 с.

263. Косолапов Д.Б., Косолапова Н.Г., Румянцева Е.В. Активность и эффективность роста гетеротрофных бактерий Рыбинского водохранилища // Изв. РАН. Сер. биол. 2014. № 4. С. 355–364.

264. Косолапова Н.Г. Таксономическая структура и количественное развитие гетеротрофных жгутиконосцев в планктоне малых пресных водоемов // Биология внутр. вод. 2007. № 4. С. 31–37.

265. Косолапова Н.Г. Гетеротрофные жгутиконосцы в планктоне Рыбинского водохранилища // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура

266. и функционирование экосистем водохранилищ. Матер. докл. Всерос. конф. 22–26 окт. 2012 г. Ин-т биологии внутр. вод РАН. Ижевск: Издатель Пермьяков, 2012. С. 141–144.

267. Кочетов А.М. Экзотические рыбы. М.: Лесная промышленность, 1988. 239 с.

268. Красная книга Российской Федерации: (Животные). М.: АСТ, Астрель. 2001. 860 с.

269. Крылов А.В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.

270. Крылов А.В., Кулаков Д.В., Чалова И.В., Папченков В.Г. Зоопланктон пресных водоемов в условиях влияния гидрофильных птиц. (ред. А.И. Копылов) Ижевск: Изд-во Пермьяков С.А., 2012. 204 с.

271. Крылов П.И. Питание пресноводного хищного зоопланктона. Итоги науки и техники. Сер. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. М.: Всесоюзный ин-т науч. техн. информации, 1989. Т. 7. 145 с.

272. Крылова И.Н., Томилина И.И. Оценка токсических и мутагенных свойств природной воды и донных отложений водохранилищ Верхней Волги (территория Ярославской области) // Биология внутр. вод. 2000. № 1. С. 110–124.

273. Кудерский Л.А. Ротан в прудах Ленинградской области // Тр. Гос.НИИ озерного и речного рыбного хозяйства. 1982. Вып. 191. С. 70–75.

274. Кудерский Л.А. Акклиматизация рыб в водоемах России: состояние и пути развития // Вопр. рыболовства. 2001. Т. 2. № 1(5). С. 6–85.

275. Кузьминова Н.С. Видовые и экологические особенности активности лизоцима в сыворотке крови черноморских рыб // Экол. системы и приборы. 2010. № 2. С. 22–27.

276. Купер Э. Сравнительная иммунология. М.: Мир, 1980. 422 с.

277. Курдин В.П. Классификация и распределение грунтов Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Вып. 1 (4). С. 25–37.

278. Курдин В.П. О классификации и происхождении грунтов водохранилищ // Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР. 1960. № 8–9. С. 57–61.

279. Курдин В.П., Зиминова Н.А. Об изменениях в грунтовом комплексе Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. Информ. бюл. 1968. № 2. С. 38–40.

280. Курдин В.П. Особенности формирования и распределения донных отложений мелководий Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 23–41.

281. Курдина Т.Н., Буторин Н.В. Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1968. С. 92–107.

282. Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 1970. 744 с.

283. Кутикова Л.А. Бделлоидные коловратки фауны России. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2005. 315 с.

284. Кутова Т.Н. Опыт изучения и разведения дальневосточного риса (*Zizania latifolia* Turcz.) на Рыбинском водохранилище // Тр. Дарвин. гос. запов. Вологда: Вологод. книж. изд-во, 1961. Вып. 7. С. 101–117.

285. Кучай Л.А., Соколова Е.Н. Анализ многолетних и сезонных изменений термического режима и толщины поверхностного квазигомогенного слоя воды Рыбинского водохранилища в вегетационный период // Вода: химия и экология. 2015. № 9. С. 20–25.
286. Лазарева В.И. К изучению водных беспозвоночных в Дарвинском заповеднике (зоопланктон) // Фауна и экология беспозвоночных животных в заповедниках РСФСР. М.: Центр. науч.-исслед. лаб. Главохоты РСФСР, 1986. С. 135–146.
287. Лазарева В.И. Фауна Дарвинского заповедника. Зоопланктон. // Флора и фауна заповедников СССР. М.: ВИНТИ, 1988. с. 6–20.
288. Лазарева В.И. Трансформация сообществ зоопланктона малых озер при закислении // Структура и функционирование экосистем кислых озер. СПб.: Наука, 1994. С.150–2169.
289. Лазарева В. И. Сезонный цикл развития и питание хищных коловраток *Asplanchna priodonta* Gosse в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. 2004. №4. С.59–68.
290. Лазарева В.И. Сравнительный анализ состава и обилия летнего зоопланктона Рыбинского водохранилища в 1987–1988 гг. и 1997–2004 гг. // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2005 а. С. 182–224.
291. Лазарева В.И. Сукцессия экосистемы Рыбинского водохранилища: анализ данных за 1941–2001 гг. // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2005 б. С. 162–177.
292. Лазарева В.И. Состав ракообразных и коловраток Рыбинского водохранилища // Экология водных беспозвоночных (ред. А.В. Крылов). Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 127–143.
293. Лазарева В.И. Распространение и особенности натурализации новых иредких видов зоопланктона в водоемах бассейна верхней Волги в начале XXI века. // Биология внутр. вод. 2008. № 1. С. 81–88.
294. Лазарева В.И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2010 а. 181 с. 293.
295. Лазарева В.И. Сопоставимость различных методов сбора зоопланктона в равнинном водохранилище // Экология и морфология беспозвоночных континентальных вод Махачкала: Наука ДНЦ, 2010 б. С. 251–261.
296. Лазарева В.И. Распространение видов рода *Diaphanosoma* (Crustacea, Cladocera) в водохранилищах Волги и Шексны: влияние факторов среды // Биология внутр. вод, 2012. № 3. С. 1–10.
297. Лазарева В.И., Болотов С.Э. Анализ сосуществования недавнего вселенца *Diaphanosoma orghidani* Negrea с аборигенным видом *D. brachyurum* (Lievin) (Crustacea, Cladocera) в Рыбинском водохранилище // Российский журн. биологических инвазий. 2013. № 2. С. 18–34.
298. Лазарева В.И., Болотов С.Э. Особенности биологии двух видов рода *Diaphanosoma* Fischer (Crustacea, Cladocera) в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. 2014. № 2. С. 1–9.
299. Лазарева В.И., Гусаков В.А., Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В. Мезофауна высокоминерализованных рек бассейна оз. Эльтон (Волгоградская область) // Экология и морфология беспозвоночных континентальных вод. Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. С. 262–291.
300. Лазарева В.И., Жданова С.М. Американская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera, Brachionidae) в водохранилищах бассейна Верхней Волги // Биология внутр. вод. 2014. № 3. С. 64–68.

301. Лазарева В.И., Копылов А.И. Продуктивность зоопланктона на пике эвтрофирования экосистемы равнинного водохранилища: значение беспозвоночных хищников // Успехи современной биологии. 2011. том 131. № 3. С. 300–310.

302. Лазарева В.И., Копылов А.И., Пырина И.Л. и др. Отклик планктона Рыбинского водохранилища на динамику Северо-Атлантического Колебания (North Atlantic Oscillation, NAO) // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Тр. Междунар. науч. практ. конф. (28–30 мая 2013 г), Пермь: Пермский гос. ун-т, 2013. Т. 3. С. 145–150.

303. Лазарева В.И., Копылов А.И., Соколова Е.А., Пряничникова Е.Г. Велигеры дрейссенид (*Bivalvia*, *Dreissenidae*) в трофической сети планктона Рыбинского водохранилища // Поволжский экологический журнал. 2015, № 1. С. 42–54.

304. Лазарева В.И., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. Изменения в сообществе зоопланктона Рыбинского водохранилища за 40 лет // Биология внутренних вод. 2001. № 4. С. 62–73.

305. Лазарева В.И., Минеева Н.М., Жданова С.М. Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы с различными термическими условиями // Поволжский экологический журн. 2012. №4. С. 394–407.

306. Лазарева В.И., Пряничникова Е.Г. Отклик экосистем водохранилищ Верхней Волги на потепление климата: изменение кислородного режима и его влияние на гидробионтов // Формирование и реализация экологической политики на региональном уровне: Матер. VI Всерос. с междунар. участием научно-практич. конф., 24–25 октября 2013 г. / Под ред. Г.А. Фоменко. Ярославль: Изд-во Академии Пастухова, 2013. С. 35–39.

307. Лазарева В.И., Пряничникова Е.Г., Цветков А.И. Отклик экосистем водохранилищ Верхней Волги на потепление климата: изменение кислородного режима и его влияние на гидробионтов // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Матер. V Междунар. конф. 12–17 сент. 2016 г. Белорусский гос. ун-т. Беларусь. Минск: Издат. центр Белорусского гос. ун-та, 2016. С. 85–87.

308. Лазарева В.И., Соколова Е.А. Динамика и фенология зоопланктона крупного равнинного водохранилища: отклик на изменение климата // Успехи современной биологии. 2013. Т. 133. № 6. С. 564–574.

309. Лазарева В.И., Соколова Е.А. Метазоопланктон равнинного водохранилища в период потепления климата: биомасса и продукция // Биология внутр. вод. 2015. № 3. С. 30–38.

310. Лазарева В.И., Столбунова В.Н., Минеева Н.М., Жданова С.М. Особенности структуры и пространственного распределения планктона в Шекснинском водохранилище // Биология внутр. вод. 2013. № 3. С. 1–10.

311. Ланге Н.О., Дмитриева Е.Н. О некоторых особенностях влияния одних и тех же факторов среды (высоты паводка и весеннего температурного режима) на молодь рыб различных экологических групп // Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 13. Вып. 6 (83). С. 1074–1083.

312. Лапкина Л.Н., Жарикова Т.И., Свирский А.М. Зараженность рыб пиявками (сем. *Piscicolidae*) в волжских водохранилищах // Паразитология. 2002. Т. 36. № 2. С. 132–139.

313. Ласточкин Д.А. Рыбинское водохранилище // Природа. 1947. № 5. С. 40–44.

314. Лапирова Т.Б., Заботкина Е.А. Некоторые иммунофизиологические показатели крови рыб сем. Окуневых водохранилищ Верхней Волги // Актуальные проблемы водохранилищ. Тез. докл. Ярославль: Ин-т биологии внутр. вод РАН, 2002. С. 174–176.



315. Лапирова Т.Б., Заботкина Е.А. Сравнительная характеристика иммунофизиологического состояния рыб из различных по степени загрязнения участков Рыбинского водохранилища // Эпизоотологический мониторинг в аквакультуре: состояние и перспективы. Матер. Всерос. науч.-практ. конф. 13–14 сент. 2005 г. М.: Россельхозакадемия, 2005. С. 53–56.
316. Лапирова Т.Б., Заботкина Е.А. Сравнительный анализ показателей иммунофизиологического состояния леща *Abramis brama* (L.) из различных по степени загрязнения участков Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2010. № 2. С. 86–91.
317. Лапирова Т.Б., Флерова Е.А. Сравнительный анализ некоторых иммунофизиологических параметров крови щуки *Esox lucius* (L.) и судака *Stizostedion lucioperca* (L.) // Вестн. Астраханского гос. техн. унта. Сер. Рыбное хозяйство. 2013. №1. С. 140–146.
318. Ларин Д.А. О расчете энергии Солнца, проникающей в глубь водоема // Вестник МГУ. 1973. Сер. V. География. № 1. С. 102–106.
319. Ларионов Ю.В., Скопинцев Б.А. Выделение взвешенного вещества природных вод на порошке двуокиси кремния // Гидрохим. материалы. 1974. Т. 60. С. 192–196.
320. Латыпова В.З., Селивановская С.Ю., Степанова Н.Ю., Винокурова Р.И. Региональное нормирование антропогенных нагрузок на природные среды. Казань: Изд-во ФЭН, 2002. 72 с.
321. Лебедев В.Г. Некоторые вопросы функциональной морфологии карликового сига-нельмушки // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера, Тез. докл. декабрь 1977. Сыктывкар, 1977. С. 102–103.
322. Лебедев В.Г. Происхождение и систематическое положение нельмушки *Coregonus lavaretus nelmuschka* Pravdin // Тр. Гос. НИИ озерного и речного рыбного хозва. 1982. Вып. 183. С. 58–70.
323. Лецинская А.С. Количественный и качественный состав зоопланктона Моложского залива Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вологда: С-Зап. кн. изд-во, 1975. Вып. 14. С. 73–134.
324. Лисицына Л.И. Видовой состав растительности мелководий Рыбинского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 110–119.
325. Лисицына Л.И., Артеменко В.И. *Bidens frondosa* L. – новый вид флоры Нижнего Поволжья // Бюл. Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 4. С. 110–111.
326. Лисицына Л.И., Папченков В.Г., Артеменко В.И. Флора водоемов Волжского бассейна. Определитель сосудистых растений. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2009. 219 с.
327. Литвинов А.С. Энерго- и массообмен в водохранилищах Волжского каскада Ярославль: Ярославский гос.-техн. ун-т, 2000. 83 с.
328. Литвинов А.С. Экологические условия в Рыбинском водохранилище экстремальные по водности годы // Вода: химия и экология. 2010. № 3. С. 2–5.
329. Литвинов А.С., Законнова А.В. Термический режим Рыбинского водохранилища при глобальном потеплении // Метеорология и гидрология. 2012. № 9. С. 91–96.
330. Литвинов А.С., Законнова А.В. Изменчивость стока Верхней Волги в створе Рыбинского гидроузла в период глобального потепления // Вода и водные ресурсы: Системообразующие функции в природе и экономике. Новочеркасск: Южный федеральный государственный ун-т, 2012. С. 96–100.

331. Литвинов А.С., Законнова А.В. Гидрологические условия в Рыбинском водохранилище (2000–2012 гг.) // Комплексные исследования водохранилищ. Пермь: Перм. гос. нац. исслед. ун-т, 2014. С. 65–70.

332. Литвинов А.С., Законнова А.В., Соколова Е.Н. Гидрологическая структура Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища и оценка качества воды по биологическим показателям // Метеорология и гидрология. 2010. № 1. С. 88–95.

333. Литвинов А.С., Кучай Л.А., Соколова Е.Н. Ветровое волнение и термическая структура в Главном плесе Рыбинского водохранилища // Вода: химия и экология. 2011. № 2. С. 69–73.

334. Литвинов А.С., Пырина И.Л., Законнова А.В. и др. Изменение термического режима и продуктивности фитопланктона Рыбинского водохранилища в условиях потепления климата // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Сб. докл. Всерос. конф., Борок 22–26 окт. Ижевск.: Издатель Пермьяков, 2012. С. 167–169.

335. Литвинов А.С., Пырина И.Л., Законнова А.В. и др. Термический режим и продуктивность фитопланктона Рыбинского водохранилища в условиях изменения климата // Вода: химия и экология. 2014. № 12. С. 108–112.

336. Литвинов А.С., Пырина И.Л., Роцушко В.Ф., Соколова Е.Н. Роль гидрометеорологических условий в многолетней динамике продуктивности фитопланктона во внутренних водоемах // Природноресурсные, экологические и социально-экономические проблемы окружающей среды в крупных речных бассейнах. М: МедиаПресс, 2005. С. 70–81.

337. Литвинов А.С., Роцушко В.Ф. Гидрометеорологические условия на Рыбинском водохранилище в 1989 г. // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. С. 3–19.

338. Литвинов А.С., Роцушко В.Ф. Многолетние и сезонные колебания уровня Рыбинского водохранилища // Вод. ресурсы. 2007. Т. 34. № 1. С. 33–40.

339. Литвинов А.С., Роцушко В.Ф. Многолетние изменения гидрометеорологического режима Рыбинского водохранилища // Метеорология и гидрология. 2010. № 7. С. 65–75.

340. Литвинов А.С., Фадеева И.В., Чубаров В.В. Использование флуоресценции гумусового вещества для характеристики гидрологической структуры водоемов на примере Рыбинского водохранилища // Вод. ресурсы. 2008. Т. 35. № 3. С. 336–346.

341. Литоральная зона Ладожского озера. СПб.: НесторИстория, 2011. 416 с.

342. Лифанов И.А. Организация чаши водохранилища (затопления и подтопления в гидротехническом строительстве). М.-Л.: Госэнергоиздат, 1946. 224 с.

343. Лобуничева Е.В., Ивичева К.Н., Макаренкова Н.Н. Результаты первых гидробиологических исследований водоемов района Атлеки // Краеведческие (природоведческие) исследования на Европейском Севере: Матер. Вологод. конф. Череповец, 2011. Вып. 7. С. 25–31.

344. Логинов В.Ф. Причины и следствия климатических изменений // Минск.: Навука і тэхніка, 1992. 319 с.

345. Лопатышкина Г.М. Морфологические изменения рипуса при его акклиматизации в озерах Урала // Известия ВНИОРХ. 1957. Т. XXXIX. С. 60–72.

346. Лубянов И.П., Золотарева В.И. Особенности биологии *Dreissena bugensis* (Andr.) – важного биофильтраатора Запорожского водохранилища // Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. Л.: Наука, 1976. С. 129–133.

347. Лукин Е.И. Пиявки. Фауна СССР. Т.1. М.: Наука, 1976. 484 с.

348. Луферова Л.А. Формирование зоопланктона Горьковского водохранилища // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 130–142.

349. Луферова Л.А. Формирование зоопланктона Череповецкого водохранилища // Планктон и бентос внутренних водоемов. М.: Наука, 1966. С. 68–74.
350. Луферов В.П. Некоторые данные о хищном питании личинок *Tendipedidae* // ДАН СССР. 1956. Т. 111. № 2. С. 466–469.
351. Луферов В.П. О пагоне побережья Рыбинского водохранилища // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.-Л.: Наука. 1965. С. 151–154.
352. Луценко В.К. Молекулярная патофизиология. М.: МАИК Наука/Интерпериодика, 2004. 270 с.
353. Львова-Качанова А.А., Извекова Э.И. Осаждение дрейссеной взвеси и использование ее личинками хирономид // Комплексн. иссл. водохранилищ, вып. 2. М.: Московский гос. ун-т, 1973. С. 130–135.
354. Львова А.А., Извекова Э.И., Соколова Н.Ю. Роль донных организмов в трансформации органического вещества и в процессах самоочищения водоема // Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980. С. 171–177.
355. Львова А.А., Макарова Г.Е. Гаметогенез, репродуктивный цикл. // Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. С. 138–149.
356. Ляхнович В.П., Каратаев А.Ю., Мухомович П.А. Влияние *Dreissena polymorpha* Pallas на экосистему эвтрофного озера // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1983. № 60. С. 25–28.
357. Ляхов С.М. Многолетние изменения биомассы бентоса в Куйбышевском водохранилище // Гидробиол. журн. 1974. Т.10. № 4. С. 21–23.
358. Ляшенко Г.Ф. Высшая водная растительность Рыбинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 24 с.
359. Ляшенко Г.Ф. Растительность Рыбинского водохранилища // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 11. С. 57–64.
360. Ляшенко Г.Ф. Динамика высшей водной растительности Рыбинского водохранилища // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 106–111.
361. Маилян Р.А. Систематика севанских сегов // Известия АН АрмССР. 1954. Т. 7. № 9. С. 37–46.
362. Майер Ф.Л., Петти Дж.Д., Козловская В.И., Флеров Б.А. Определение остаточных количеств пестицидов в рыбах Рыбинского водохранилища // Гидробиол. журн. 1981. Т.17. №5. С. 83–87.
363. Майстренко В.Н., Клюев Н.Д. Экологоаналитический мониторинг стойких органических загрязнителей. – М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2004. 323 с.
364. Макарская Г.В., Тарских С.В. Хемилюминесцентный анализ функциональной активности фагоцитирующих клеток крови рыб // ДАН. 2003. Т. 390. № 3. С. 420–422.
365. Макарецца Е.С., Родионова Н.В. Первые находки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet 1908) (Rotifera, Brachionidae) в озерах Ладожском и Охотничьем // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Тез. докл. IV Междунар. науч. конф. Минск: Издат. центр Белорусского гос. ун-та, 2011. С. 222.
366. Макрушин А.В. Гистопатологическое обследование некоторых ветвистоустых ракообразных Рыбинского водохранилища // Зоол. журн. 1995. Т. 74. Вып. 9. С. 128–130.
367. Макрушин А.В. О нарушении размножения *Leptodora kindti* (Cladocera, Crustacea) в Волге // Гидробиол. журн. 2003. Т. 39. №1. С. 116–119.
368. Макрушин А.В., Голубков С.М. Гистопатологическое обследование Cladocera (Crustacea) из восточной части Финского залива // Региональная экология. 2010. №4. С. 36–39.
369. Макрушин А.В., Голубков С.М., Асанова Т.А и др. Проявление глобального экологического кризиса на организменном уровне (на примере ветвистоустых рако-

образных и двустворчатых моллюсков Unionidae) // Тр. Зоол. инта РАН. Приложение 3. 2013. С. 33–40.

370. *Макрушин А.В., Запруднова Р.А.* О патологическом изменении выводковой сумки *Leptodora kindti* (Cladocera, Crustacea) // Зоол. журн. 2000. Т. 79. №2. С. 742–744.

371. *Маркевич Г.И.* Дополнения к фауне коловраток Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск: Ин-т биологии внутр. вод АН СССР, 1978. С. 16–24.

372. *Маркевич Г.И.* К фауне коловраток бассейна Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1985. № 67. С. 23–26.

373. *Мартемьянов В.И.* Содержание катионов в плазме, эритроцитах и мышечной ткани рыб Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Журн. эвол. биохим. и физиол. 1992. Т. 28. № 5. С. 576–581.

374. *Матвеев В.И., Зотов А.М.* Цицания широколистная в Куйбышевской области и взаимоотношения ее с видами местной флоры // Вопросы морфологии и динамики растительного покрова: Науч. тр. Куйб. пед. инта. Куйбышев: КГПИ, 1973. Вып. 2. Т. 107. С. 63–69.

375. *Матвеев В.И., Соловьева В.В.* Цицания – дикий рис: экология, биология, практическое значение. Самара: Изд-во Самарского гос. пед. ун-та, 1997. 96 с.

376. Методика измерений массовой концентрации катионов аммония, калия, натрия, лития, магния, стронция, бария и кальция в пробах питьевых, природных (в том числе минеральных) и сточных вод методом капиллярного электрофореза с использованием системы капиллярного электрофореза “Капель”. ПНД Ф 14.1:2:4.167-2000. 2011. 36 с.

377. Методика измерений массовой концентрации хлоридионов, нитритионов, сульфатионов, нитратионов, фторидионов и фосфатионов в пробах природных, питьевых и очищенных сточных вод с применением системы капиллярного электрофореза “Капель”. ПНД Ф 14.1:2:4.157-99. 2013. 41 с.

378. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука. 1975. 254 с.

379. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидро-биологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция. Л.: Гос. ин-т реч. рыб. хоз-ва, 1983. 52 с.

380. Методические указания по определению уровня естественной резистентности рыб к инфекционным болезням. М.: Госагропром РСФСР, 1987. 38 с.

381. *Микряков В.Р., Андреева А.М., Лапирова Т.Б., Силкина Н.И.* Реакция иммунной системы рыб Шекснинского плеса после аварии на промышленных предприятиях г. Череповца // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск: Ин-т биологии внутр. вод РАН, 1990. С.144–154.

382. *Микряков В.Р., Балабанова Л.В.* Клеточные основы иммунитета у рыб // Физиология и паразитология пресноводных животных. Л.: Наука, 1979. С.105–114.

383. *Микряков В.Р., Балабанова Л.В., Заботкина Е.А.* и др. Реакция иммунной системы рыб на загрязнение воды токсикантами и закисление среды. М.: Наука, 2001. 126 с.

384. *Минеева Н.М.* Формирование первичной продукции планктона Рыбинского водохранилища в летний период // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб: Гидрометеоиздат, 1993. С. 114–140.

385. *Минеева Н.М.* Многолетние и сезонные изменения пигментного состава планктона Рыбинского водохранилища // Озерные экосистемы: биологические

процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Минск: Издво БГУ. 2000. С. 236–242.

386. Минеева Н.М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука, 2004. 158 с.

387. Минеева Н.М. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги. Ярославль: Принтхаус, 2009. 279 с.

388. Минеева Н.М. Сезонная и межгодовая динамика хлорофилла в планктоне Рыбинского водохранилища по данным флуоресцентной диагностики // Экология, морфология и систематика водных растений. Ярославль: Филигрань, 2016. С. 75–93.

389. Минеева Н.М., Пырина И.Л. Исследования пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища. (1977–1979 гг.) // Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986. С. 24–35.

390. Митропольский В.И. К распределению бентоса Рыбинского водохранилища // Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 68–75.

391. Митропольский В.И. Наблюдения над жизненным циклом, темпом роста и способностью к перенесению высыхания у *Musculium lacustre* (Müller) // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.-Л.: Наука, 1965. С. 118–124.

392. Митропольский В.И. Наблюдения над способностью моллюсков к перенесению высыхания и промерзания в прибрежье Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне верхневолжских водохранилищ. Рыбинск: Ин-т биологии внутр. вод РАН, 1978 а. С. 46–58.

393. Митропольский В.И. Состояние бентоса Горьковского водохранилища в 1971–1973 гг. // Биология внутр. вод. Информ. бюл. Л.: Наука, 1978 б. № 38. С. 38–43.

394. Михеева Т.М. Пико-и нанофитопланктон пресноводных экосистем. Минск: Изд-во Белорусского гос. ун-та, 1998. 196 с.

395. Михеев В.П. О скорости фильтрации воды дрейссеной // Планктон и бентос внутренних водоемов. Л.: Наука, 1966. С. 134–138.

396. Михеев В.П. Питание дрейссены (*Dreissena polymorpha* (Pall.)): Автореф. канд. дисс. Л: Зоол. ин-т АН СССР, 1967а. 22 с.

397. Михеев В.П. Фильтрационное питание дрейссены // Вопросы прудового рыбоводства. Тр. Всесоюзн. НИИПРХ. Т. XV. 1967б. С. 117–129.

398. Михеев В.П., Сорокин Ю. И. Количественное исследование питания дрейссены радиоуглеродным методом // Журн. общей биологии. 1966. Т. 27. № 4. С. 463–472.

399. Моисеенко Т.И., Кудрявцева Л.П., Гашкина Н.А. Рассеянные элементы в поверхностных водах суши. М.: Наука, 2006. 61 с.

400. Моисеенко Т.И. Водная экотоксикология. Теоретические и прикладные аспекты. 2009. М.: Наука, 400 с.

401. Монаков А.В. Зоопланктон волжского устьевого участка Рыбинского водохранилища за период 1947–1954 гг. // Тр. биол. станции Борок. 1958. Вып.3. С. 214–225.

402. Монаков А.В. Фауна циклопид прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л.: Наука, 1968. С. 33–40.

403. Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции РАН, 1998. 320 с.

404. Монастырский Г.Н. Динамика численности промысловых рыб // Тр. ВНИРО, 1952. Т. 21. С. 3–162.

405. Монченко В.І. Щелепнороті циклопоподібні циклопи (Cyclopidae). Фауна України. Т. 28. Вып. 3. Киев: Наукова Думка, 1974. 451 с.
406. Мордухай-Болтовская Э.Д. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции Борок. Вып. 2. 1956. С. 108–124.
407. Мордухай-Болтовская Э.Д. Предварительные данные по питанию хищных кладоцер *Leptodora* и *Bythotrephes* // ДАН СССР. 1958. Т. 122. № 4. С. 1133–1135.
408. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Состав и распределение донной фауны в водах дельты Дона // Тр. АзЧерНИРО. 1940. Т. 12. № 2. С. 3–96.
409. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. ст. Борок. 1955. № 2. С. 32–88.
410. Мордухай-Болтовской Ф.Д. К вопросу о формировании бентоса в крупных водохранилищах (на примере Рыбинского водохранилища) // Зоол. журнал. 1955. Т. 34. Вып. 5. С. 120–125.
411. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. Л.: Наука, 1960. 288 с.
412. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах // Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. М.-Л., 1961. Вып. 4 (7). С. 49–177.
413. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Бентос крупных водохранилищ на Волге // Матер. I конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Куйбышев, 1971. С. 123–127.
414. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Вологда, 1974. С. 158–195.
415. Мордухай-Болтовской Ф.Д. О бентосе Белого озера в 1973–1975 гг. // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л.: Наука, 1978. № 38. С. 44–48.
416. Мордухай-Болтовской Ф.Д., Дзюбан Н.А. Формирование фауны беспозвоночных крупных водохранилищ // Экология водных организмов. М.: Наука, 1966. С. 98–102.
417. Мордухай-Болтовской Ф.Д., Дзюбан Н.А. Изменения в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенных воздействий // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. С. 67–81.
418. Мордухай-Болтовской Ф.Д., Монаков А.В. Распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище в весенний период // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 78–90.
419. Мордухай-Болтовской Ф.Д., Столбунова В.Н., Ривьер И.К. О нахождении *Moina brachiata* (Jurine) и *M. micrura* (Kurz) в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1975. № 28. С. 21–25.
420. Мордухай-Болтовской Ф.Д., Чиркова З.Н. Новый вид *Ilyocryptus* (Cladocera, Macrothricidae) из Рыбинского водохранилища // Зоол. журн. 1972. Вып. 5. С. 647–653.
421. Москалькова К.И. Экологические и морфологические предпосылки к расширению ареала у бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* в условиях антропогенного загрязнения водоемов // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36. № 5. С. 615–621.
422. Мур Дж., Рамамурти С. Тяжелые металлы в природных водах: Контроль и оценка влияния. 1987. М.: Мир, 88 с.
423. Мязметс А.Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л., Наука, 1980: 54–64.
424. Нестеренко Н.В. Гибрид рипуса и сига в мелководных водоемах Урала // Научнотехнический бюл. ВНИОРХ. 1958. № 6–7. С. 28–29. Никаноров Ю.И., Баранова В.В. Рыбное хозяйство водохранилищ бассейна Верхней Волги // Тр. Гос. НИИ озерного и речного рыб. хоз-ва, 1989. Вып. 294. С. 124–143.

425. Никаноров А.Т., Жулидов А.В., Покаржевский А.Д. Биомониторинг тяжелых металлов в пресноводных экосистемах. Л.: Наука, 1985. 312 с.
426. Никольский Г.В. О некоторых закономерностях воздействия рыболовства на структуру популяции и свойства особой облавливаемого стада промысловой рыбы // Совещ. по динамике численности рыб. Труды совещ. ихтиологической комиссии АН СССР (ред. Е.Н. Павловский). М.: Изд. АН СССР, 1961. Вып. 13. С. 21–33.
427. Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высш. шк., 1974. 357 с.
428. Новиков Б.И. Донные отложения днепровских водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1985. 169 с.
429. Нормативы качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативы предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения. Приказ Росрыболовства № 20 от 18.01.2010.
430. Обозначения, единицы измерения и эквиваленты, встречаемые при изучении продуктивности пресных вод. Л.: Советский комитет по МБП, 1972. С. 723–726.
431. Овчинников И.Ф. Краткий очерк Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. Борок. 1950. Вып. 1. С. 105–138.
432. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
433. Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос). Л.: Гидрометеиздат, 1977. 512 с. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 1. Низшие беспозвоночные. СПб.: Наука, 1994. 400 с.
434. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. М.–СПб.: Т-во научн. изданий КМК, 2016. 457 с.
435. Определитель высших растений Ярославской области. Ярославль: Верх.-Волж. кн. изд-во, 1986. 182 с.
436. Орлова М.И., Турриот Т.У., Протасов А.А., Харченко Т.Г., Шакирова Ф.М. Основные причины сходства и различий инвазий двух родственных видов на примере *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Тов-во научн. изданий КМК, 2004. С. 130–154.
437. Орлова М.И., Щербина Г.Х. *Dreissena bugensis* (Andr.) (Dreissenidae, Bivalvia): расширение ареала в Европе, история и пути инвазии, дальнейшие перспективы распространения // Американско-Российский симпозиум по инвазионным видам. Борок, 27–31 августа 2001 г: Тез. докл. Ярославль, 2001. С. 152–154.
438. Орлова М.И., Щербина Г.Х. О распространении *Dreissena bugensis* (Andr.) (Dreissenidae, Bivalvia) в Верхневолжских водохранилищах // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 5. С. 515–520.
439. Остроумов А.А. Характеристика поколений леща и судака Рыбинского водохранилища // Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР. /ред. Б.С. Кузин. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Вып. 1 (4). С. 211–234.
440. Остроумов С.А. О самоочищении водных экосистем // Антропогенные влияния на водные экосистемы. М.: Изд-во МГУ, 2005. С. 94–119.
441. Оханкин А.Г., Генкал С.И., Воденеева Е.Л., Бондарев О.О., Куликин П.В. Диатомовые водоросли морского солоноватоводного комплекса в планктоне некоторых водоемов бассейна Средней Волги // Морские биологические исследования: достижения и перспективы. Сб. матер. Всерос. науч.-практ. конф. с международным участием, приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции (Севастополь, 19–24 сентября 2016 г.). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2016. Т. 2. С. 116–118.

442. Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. М.: Росгидромет, 2008. 89 с.

443. Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthoclaadiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука, 1970. 344 с.

444. Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейств Podonominiae и Tanypodinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука, 1977. 154 с.

445. Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominiae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука, 1983. 296 с.

446. Папченков В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 214 с.

447. Папченков В.Г. Макрофиты-вселенцы в водоемах и водотоках бассейна Волги // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Матер. Российско-Американского симп. по инвазийным видам (Борок, Россия 27—31 августа 2001 г.). Борок, 2003 а. С. 98—104.

448. Папченков В.Г. Растения-вселенцы и их воздействие на мелководные экосистемы бассейна Волги // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Матер. Международ. конф. (Тула, 15—17 мая 2003 г.). М.: 2003б. С. 103—105.

449. Папченков В.Г. Картирование растительности водоемов и водотоков // Гидроботаника: методология, методы: Матер. школы по гидроботанике. Рыбинск, 2003 в. С. 132—136.

450. Папченков В.Г. О распространении *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabilie (Poaceae) // Рос. журн. биол. инвазий. 2008. № 1. С. 36—41.

451. Папченков В.Г. Динамика зарастания Рыбинского водохранилища. Рыбинское водохранилище и прибрежные территории: современное состояние и перспективы развития // Рыбинское водохранилище и прибрежные территории: современное состояние и перспективы развития. Мат. науч.-практич. конф. Ярославль: Индиго, 2011. С. 90—100.

452. Папченков В.Г. Динамика зарастания водохранилищ Волги // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Сб. мат. докл. участников Всерос. конф. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 22—26 октября 2012 г. Ижевск: Издатель Пермиков, 2012. С. 214—217.

453. Папченков В.Г. Степень зарастания Рыбинского водохранилища и продуктивность растительного покрова // Биология внутр. вод. 2013. № 1. С. 24—31.

454. Папченков В.Г., Ремизов И.Е. Современное состояние растительного покрова Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы экологии Ярославской области: Матер. Третьей науч.-практ. конф. Ярославль, 2005. Т. 1. Вып. 3. С. 251—254.

455. Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1788): систематика, морфология, экология, продуктивность. М.: Наука, 1989. 303 с.

456. Перечень рыбохозяйственных нормативов: предельно допустимых концентраций (ПДК) и ориентировочно безопасных уровней воздействия (ОБУВ) вредных веществ для воды, водных объектов, имеющих рыбохозяйственное значение. М.: ВНИРО, 1999. 304 с.

457. Перова С.Н., Щербина Г.Х. Многолетняя динамика структуры донных макробеспозвоночных Горьковского водохранилища // Биология внутр. вод. 2002. № 1. С. 62—65.

458. Перова С.Н. Сравнительный анализ биоценозов донных макробеспозвоночных Рыбинского и Горьковского водохранилищ // Биология внутр. вод. 2003. № 1. С. 70—73.



459. *Перова С.Н.* Современное состояние структуры сообществ донных макро- беспозвоночных Рыбинского и Горьковского водохранилищ. Дисс.... канд. биол. наук. Борок, 2004. 157 с.
460. *Перова С.Н.* Современное состояние структуры сообществ макрозообентоса Рыбинского и Горьковского водохранилищ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2004. 24 с.
461. *Перова С.Н.* Таксономический состав и обилие макрозообентоса Рыбинского водохранилища в начале XXI века // Биология внутр. вод. 2012. № 2. С.1–10.
462. *Перова С.Н., Щербина Г.Х.* Сравнительный анализ структуры макрозообентоса Рыбинского водохранилища в 1980 и 1990 гг. // Биология внутр. вод. 1998. № 2. С. 52–61.
463. *Перова С.Н., Щербина Г.Х.* Влияние массовых инвазионных видов на продуктивность макрозообентоса Горьковского водохранилища
464. // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Рыбинск: Рыбинский печатный двор, 2003. С. 148–152.
465. *Персональная Н.С.* Наблюдения над биологией размножения некоторых рыб в Моложском отроге Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. зап. (ред. Е.В. Боруцкий). Вологда: Вологодское книжное издво, 1960. Вып. IV. С. 407–423.
466. *Песенко Ю. А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
467. *Петрович П.Г.* Озеро Мясро. Озеро Нарочь. Озеро Баторино // Многолетние показатели развития зоопланктона озер. М.: Наука, 1973. С. 7–123.
468. *Пидгайко М.Л.* Биологическая продуктивность водохранилищ Волжского каскада // Водохранилища Волжско-Камского каскада и их рыбохозяйственное значение. Л.: Гос. ин-т речн. и рыб. хозва, 1978. Т. 138. С. 45–82.
469. *Поддубная Т.Л.* Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953–1955 гг. // Тр. биол. ст. Борок. 1958. № 3. С. 195–213.
470. *Поддубная Т.Л.* Зообентос // Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. С. 193–209.
471. *Поддубная Т.Л.* Многолетняя динамика структуры и продуктивность донных сообществ Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 112–140.
472. *Поддубный А.Г.* О гибели молоди рыб в остаточных водоемах осушной зоны Рыбинского водохранилища // Бюлл. Института биологии водохранилищ. М.–Л.: Наука, 1960. № 6. С. 40–42.
473. *Поддубный А.Г.* Экологическая топография популяции рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1971. 312 с.
474. *Поддубный А.Г.* Современное состояние и перспективы рыбохозяйственного использования водохранилищ // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27. № 5. С. 729–743.
475. *Поддубный А.Г., Галат Д.Л.* Местообитания рыб Верхней Волги: эффект зарегулирования // Пространственная структура и динамика распределения рыб во внутренних водоемах. Ярославль: Ярославский гос.-техн. ун-т, 1998. С. 34–55.
476. *Поддубный А.Г., Лапицкий И.И., Володин А.М., Конобеева В.К.* Эффективность воспроизводства рыбных запасов в водохранилищах // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 204–227.
477. *Поддубный А.Г., Сахарова В.А.* О результатах акклиматизации и условиях размножения сивоглазых карпов в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. Информ. бюл. Л.: Наука, 1961. № 10. С. 42–45.
478. *Поддубный С.А.* Расчет вертикальной составляющей скорости течения в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. Информ. бюл. 1985. № 65. С. 46–49.

479. Поддубный С.А. Циркуляция вод в Рыбинском водохранилище и ее роль в формировании полей гидрофизических характеристик // Автореферат дисс.... канд. геогр. наук. Пермь.: Перм. гос. ун-т. 1987. 16 с.
480. Поддубный С.А. О структуре горизонтальной циркуляции вод в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. Информ. бюл. 1988. № 77. С. 59–62.
481. Поддубный С.А. Защищенные мелководья верхневолжских водохранилищ и их экологическое значение // Вода: химия и экология. 2013. № 11. С. 35–40.
482. Поддубный С.А., Корнева Л.Г., Минеева Н.М. Влияние горизонтальной циркуляции вод на распределение фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Вод. ресурсы. 1990. № 2. С. 148–153.
483. Покатилова Т.Н. Спектральное ослабление солнечной радиации в природных водах // Гидрология Байкала и других водоемов. Новосибирск: Наука, 1984. С. 14–19.
484. Полихлорированные бифенилы. Супертоксиканты XXI века. Инф. вып. №5. Ю.М. Арский (ред). М.: ВИНТИ, 2000. 190 с.
485. Половкова С.Н., Халько В.В. О питании сеголетков судака в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л.: Наука, 1981. № 49. С. 39–43.
486. Потапова О.И. Крупная ряпушка *Coregonus albula* L. Л.: Наука, 1978. 133 с.
487. Правдин И.Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 324 с.
488. Практикум по иммунологии: учеб. пособие / Под ред. И.А. Кондратьевой, В.Д. Самуилова. М.: Изд-во Московского гос. ун-та, 2002. 224 с.
489. Преображенская Е.Н. Состав и распределение планктона в Моложском отроге Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского госзаповедника. Вологда, 1960. вып. 6. С. 253–322.
490. Природа Вологодской области. Вологда: Областная книжная редакция, 1957. 328 с.
491. Пряничникова Е.Г. Структурно-функциональные характеристики дрейссенид Рыбинского водохранилища. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Борок, 2012. 21 с.
492. Пряничникова Е.Г. Многолетний анализ структуры поселений двух видов дрейссенид (Mollusca, Dreissenidae) // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и мат. докл. II-й Междунар. shk.-конф. Ин-та биологии внутр. вод РАН. Ярославль: Канцлер, 2013. С. 91–94.
493. Пряничникова Е.Г., Перова С.Н., Семерной В.П. Нахождение *Quistadrilus multisetosus* (Smith, 1900) (Oligochaeta: Tubificidae) в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. 2017. № 3. С. 88–90.
494. Пряничникова Е.Г., Тютин А.В., Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры поселений двух видов дрейссенид (Mollusca, Dreissenidae) и фауны их эндосимбионтов в верхневолжских водохранилищах // Биология внутр. вод. 2011. № 2. С. 57–64.
495. Пряничникова Е.Г., Щербина Г.Х. Сравнение скоростей фильтрации моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pall.) и *D. bugensis* (Andr.) // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Рыбинский дом печати. 2005. С. 278–290.
496. Пряничникова Е.Г., Щербина Г.Х. Сравнительный анализ скорости фильтрации моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pall.) и *D. bugensis* (Andr.) // Моллюски: морфология, таксономия, филогения, биогеография и экология. Седьмое (XVI) Сочешание по изучению моллюсков, 13–17 ноября 2006 г. Сб. науч. работ. СПб: Зоол. ин-т РАН, 2007. С. 211–213.
497. Пырина И.Л. Предварительные итоги применения спектрофотометрического метода для определения пигментов пресноводного фитопланктона // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.–Л.: Наука, 1963. С. 51–59.

498. Пырина И.Л. Подводный фотоинтегратор // Гидробиол. журн. 1965. Т. 1, № 2. С. 61–67.
499. Пырина И.Л. Первичная продукция фитопланктона в Ивановском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов // Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1966. С. 249–270.
500. Пырина И.Л. Спектральные измерения подводной радиации фотосинтетического диапазона длин волн фотоинтегратором со светофильтрами // Радиационные процессы в атмосфере и на земной поверхности. Матер. IX Всес. совещ. по актинометрии. Л.: Гидрометеиздат, 1974. С. 423–428.
501. Пырина И.Л. Проникновение и спектральный состав солнечного света в оптически различных водах // Круговорот от вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск: Наука, 1975. С. 349–353. Пырина И.Л. Исследования проникающей под лед фотосинтетически активной радиации // Радиационная климатология и прикладные аспекты актинометрии. Матер. XII совещ. по актинометрии. Иркутск: Лимнологический ин-т СО АН СССР, 1984. С. 252–254.
502. Пырина И.Л. Условия светового режима и развитие фитопланктона в подледный период в крупных озерных водоемах северо-запада // Проблемы исследования крупных озер СССР. Л.: Наука, 1985 а. С. 111–114.
503. Пырина И.Л. Соотношение между видимой и общей солнечной радиации над водоемами верхневолжского бассейна // Круговорот от вещества и энергии в водоемах. Вып. V. Метеорология и климат, геолитодинамика, осадконакопление. Иркутск: Лимнологический ин-т СО АН СССР, 1985 б. С. 38–40.
504. Пырина И.Л. Об ослаблении солнечной радиации в природных водах // Первая Верещагинская Байкальская международная конференция. Тез. докл. Иркутск: Лимнологический ин-т СО АН СССР, 1989. С. 35–36.
505. Пырина И.Л. Многолетняя динамика хлорофилла и продуктивность растительного планктона Рыбинского водохранилища // Экологические аспекты регуляции роста и продуктивности растений. Ярославль: Ярославский гос. ун-т, 1991. С. 253–259.
506. Пырина И.Л. Определение подводной фотосинтетически активной радиации // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 132–138.
507. Пырина И.Л. Многолетние исследования содержания пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2000 а. № 1. С. 36–44.
508. Пырина И.Л. Многолетняя динамика и цикличность межгодовых колебаний содержания хлорофилла в Рыбинском водохранилище // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Матер. международ. науч. конф. Минск: Белорусский гос. ун-т, 2000 б. С. 375–380.
509. Пырина И.Л. Пигменты фитопланктона Рыбинского водохранилища // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Ярославский гос.-техн. ун-т, 2001. С. 94–96.
510. Пырина И.Л., Литвинов А.С., Кучай Л.А. и др. Многолетние изменения первичной продукции фитопланктона в Рыбинском водохранилище в связи с действием климатических факторов // Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. С. 38–46.
511. Пырина И.Л., Минеева Н.М. Содержание пигментов фитопланктона в водной толще Рыбинского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 176–188.

512. Пырина И.Л., Минеева Н.М. Проникновение солнечной радиации и параметры зоны фотосинтеза фитопланктона // Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти: Изд-во Самарского научн. центра РАН, 1999. С. 23–34.

513. Пырина И.Л., Сметанин М.М., Сметанина Т.Л. Статистический подход к оценке концентраций пигментов и биомассы фитопланктона // Оценка продуктивности фитопланктона. Новосибирск: Наука, 1993. С. 30–44.

514. Пырина И.Л., Сигарева Л.Е. Содержание пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище в различные по гидрометеорологическим условиям годы (1972–1976 гг.) // Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986. С. 65–89.

515. Пырина И.Л., Сигарева Л.Е. Содержание пигментов фитопланктона как показатель современного состояния Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Матер. 3 науч.-практич. конф. Ярославль: ВВО РЭА, 2005. С. 270–274.

516. Разулин С.М., Ганеева М.В., Литвинов А.С. Сезонная динамика и баланс биогенных элементов в Рыбинском водохранилище // Географические аспекты рационального природопользования в Верхневолжском Нечерноземье. Ярославль: Ярославский гос.-техн. ун-т, 1984. С. 71–76.

517. Решетников А.Н. Влияние интродуцированной рыбы ротана *Perccottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) на земноводных в малых водоемах Подмосковья // Журн. общей биологии. 2001. Т. 64(4). С. 352–361.

518. Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.

519. Ривьер И.К. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л.: Наука, 1986. 160 с.

520. Ривьер И.К. Современное состояние зоопланктона Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. Спб., Гидрометеоиздат, 1993. С. 205–232.

521. Ривьер И.К. Изменение биопродуктивности различных акваторий озеровидного водохранилища в периоды становления, естественного эволюционирования и усиления антропогенного воздействия // Вод. ресурсы. 1998. Т. 25. № 5. С. 589–597.

522. Ривьер И.К. Холодноводный зоопланктон озер бассейна Верхней Волги. Ижевск: Изд-во Пермякова, 2012. 390 с.

523. Ривьер И.К., Баканов А.И. Кормовая база водохранилищ // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 100–132.

524. Ривьер И.К., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982. С. 69–87.

525. Рисник Д.В., Левич А.П., Булгаков Н.Г. и др. Поиск связей между биологическими и физикохимическими характеристиками экосистемы Рыбинского водохранилища: Часть 1. Критерии неслучайности связи // Компьютерные исследования и моделирование. 2013. Т. 5. № 1. С. 83–105.

526. Розенберг Г.В. Физические основы спектроскопии светорассеивающих веществ // Успехи физ. наук. 1967. Т. 91, № 4. С. 569–608.

527. Роль волнения в формировании биоценозов бентоса больших озер. Л.: Наука, 1990. 112 с.

528. Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1985. 295 с.

529. Романенко В.И., Кузнецов С.И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Л.: Наука, 1974. 194 с.

530. Романова Г.П. Питание сеголетков судака в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. ст. Борок. Вып. 3. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 273–303.
531. Россинский К.И. Термический режим водохранилищ. М.: Наука, 1975. 168 с.
532. Румянцев В.А., Разумов Е.В., Зилитинкевич С.С. Параметризованная модель сезонных изменений температуры и условий перемешивания в озере (на примере оз. Севан). Л.: Препринт, 1986. 73 с.
533. Рутковская В.А. Характеристика радиационных свойств озер, водохранилищ и морей // Морские метеорологические исследования. М: Изд-во АН СССР, 1962. С. 117–132.
534. Рутковская В.А. Проникновение солнечной радиации в водоемы суши и моря // Исследование атмосферной циркуляции и приземного слоя воздуха над Тихим и Индийским океанами. М: Наука, 1965. С. 245–274.
535. Рутковская В.А. Соотношение между суммарной и фотосинтетически активной радиацией над океанами // Метеорол. и гидрол. 1972. № 9. С. 53–58.
536. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 364 с.
537. Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология // ред. Ю.В. Герасимов. Ярославль: Филигрань, 2015. 418 с.
538. Рябченков И.П. Рыболовство на Рыбинском водохранилище // Тр. совещ. ихтиол. комиссии АН СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1961. Вып. 11. С. 214–215.
539. СанПиН 3.2.1078-01. Предельно допустимые концентрации (ПДК) тяжелых металлов и мышьяка в продовольственном сырье и пищевых продуктах. М: Минздрав РФ, 2001. 18 с.
540. Савина В.Д. Водный баланс Рыбинского водохранилища // Сборник раб от Горьковской, Волжской и Рыбинской гидрометеобсерваторий. Вып. 10. Л.: Гидрометеиздат, 1973. С. 154–174.
541. Смукова Е.А., Горбаренко Е.В., Ерохина А.Е. Многолетние изменения солнечной радиации на территории Европы // Метеорология и гидрология. 2014. № 8. С. 15–24.
542. Саркисов Д.С. О применении пластических масс в гистологической технике. Л.: Изд-во Военноморской мед. академии, 1951. 16 с.
543. Саруханян Э.И., Смирнов Н.П. Многолетние колебания стока Волги. Л.: Гидрометеиздат, 1971. 166 с.
544. Световидова А.А. Некоторые биологические данные о рыбах северной части Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. зап. 1960. Вып. VI. С. 29–59.
545. Сергеева В.А. Состояние и распределение зоопланктона в очагах загрязнения Ладожского озера // Сб. научн. тр. Гос. ин-та речн. и рыб. хоз-ва. 1988. Вып. 285. С. 114–128.
546. Семенов А.Д. Практическое руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 540 с.
547. Семерной В.П. Зимовка водных олигохет в промерзающем грунте. // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л.: Наука, 1971. № 9. С. 29–32.
548. Семерной В.П. К фауне малощетинковых червей (OLIGOCHAETA) Рыбинского водохранилища. Сообщение II. TUBIFICIDAE // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л.: Наука, 1974. № 23. С. 37–39.
549. Семерной В.П. Динамика олигохетного населения в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища в зависимости от уровня воды. // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л.: Наука, 1978. № 21. С. 36–40.
550. Семерной В.П., Митропольский В.И. Зообентос прибрежных мелководий Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне верхневолжских водохранилищ. Рыбинск, 1978. С. 74–103.

551. Сигарева Л.Е. Содержание хлорофилла в воде и донных отложениях Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2010. № 3. С.38–46.

552. Сигарева Л.Е. Хлорофилл в донных отложениях волжских водоемов. М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. 217 с.

553. Сигарева Л.Е., Законнов В.В., Тимофеева Н.А., Касьянова В.В. Осадочный хлорофилл и скорость илонакопления как показатели трофического состояния Рыбинского водохранилища // Вод. ресурсы. 2013. Т. 40. № 1. С. 62–69.

554. Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А. Межгодовая динамика содержания хлорофилла *a* в донных отложениях Рыбинского водохранилища (Россия) // Альгология. 2011. Т. 21. № 2. С. 190–201.

555. Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А. Содержание растительных пигментов в отложениях Рыбинского водохранилища в год с экстремально жарким летом (2010) // Поволжский экологический журнал. 2012. № 4. С. 416–425.

556. Сигарева Л.Е., Шарапова Н.А. Фотосинтетические пигменты в донных отложениях // Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1999. С.190-207.

557. Силкин К.Ю. Геоинформационная система GoldenSoftware Surfer: Учебно-методическое пособие для вузов. Воронеж: Издательско-полиграфический центр Воронежского государственного университета, 2008. 66 с.

558. Скальская И.А. О базе данных Freshwater Invasion // Экология и морфология беспозвоночных континентальных вод. Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. С. 467–473.

559. Скальская И.А. Зооперифитон водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2002. 256 с.

560. Скопинцев Б.А., Гончарова И.А. Использование значений соотношений различных показателей органического вещества природных вод для его качественной оценки // Современные проблемы региональной и прикладной гидрохимии. Л.: Гидрометеиздат, 1987. С. 95–100.

561. Скопинцев. Б.А., Ларионов Ю.В. Окисленность органического вещества вод некоторых озер, водохранилищ и рек // Вод. ресурсы. 1979. 1. С. 178–188.

562. Слынько Ю.В. Натурализация бычка-пуцика *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) (Pisces: Perciformes: Gobiidae) в Рыбинском водохранилище // Российский журн. биологических инвазий. 2008. № 1. С. 45–49.

563. Слынько Ю.В. Проблема, природа и последствия биологических инвазий в Волге // Экологические проблемы Верхней Волги (ред. А.И. Копылов). Ярославль: Ярославский гос.-техн. ун-т, 2001. С. 77–79.

564. Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Новицкий Р.А., Христов О.А. Инвазии чужеродных рыб в бассейнах крупнейших рек Понто-Каспийского бассейна: состав, векторы, инвазионные пути и темпы // Российский журн. биологических инвазий. 2010. № 4. С. 74–89.

565. Смирнов Н.Н. Chydoridae фауны мира. Фауна СССР. Ракообразные. 1971. Т. 1. Вып. 2. Л.: Наука, 1971. 531 с.

566. Смирнов Н.П., Вайновский П.А., Тимов Ю.Э. О сопряженности межгодовых колебаний климата и параметров экосистемы водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 20–27.

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

568. Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль: Ин-т биологии внутр. вод РАН, 1997. 232 с.

569. Современная экологическая ситуация в Рыбинском Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыбозаведения. Ярославль: Ярославский гос. техн. ун-т, 2000. 284 с.

570. Соколова Е.А. Сезонная и многолетняя динамика численности велигеров дрейссены в Рыбинском водохранилище // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и мат. докл. I-й Междунар. шк.-конф. Инта биологии внутр. вод РАН. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 136–139.
571. Соколова Е.А. Влияние аномально высокой температуры на зоопланктон Рыбинского водохранилища // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Сб. мат. докл. Всерос. конф. Ин-т биологии внутр. вод РАН. Ижевск: Издатель Пермьяков, 2012. С. 274–276.
572. Соколова Е.А. Влияние аномально высокой температуры на численность велигеров дрейссен (*Bivalvia*, *Dreissenidae*) в планктоне Рыбинского водохранилища // Поволжский экологический журнал. 2015, № 1. С. 90 – 96.
573. Соколов Л.И., Соколова Е.Л., Пегасов В.А., Шатуновский М.И., Кистенев А.Н. Ихтиофауна реки Москвы в черте г. Москвы и некоторые данные о ее состоянии // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34. №. 5. С. 634–641.
574. Соловьев А.П., Архипов А.Я., Бугров В.А. и др. Справочник по геохимическим поискам полезных ископаемых. М.: Недра, 1990. 335 с.
575. Сорокин Ю.И. Биомасса бактерий и химический состав грунтов Рыбинского водохранилища // Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР. 1959. № 4. С. 3–6.
576. Степанова И.Э. Качество воды Рыбинского водохранилища: режим растворенного кислорода // Водное хозяйство России. 2016. № 5. С. 23–34.
577. Степанова И.Э., Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М. Закономерности динамики содержания биогенных элементов в водах Рыбинского водохранилища за годы его существования. // Вода: химия и экология. 2013. № 1. С. 15–28.
578. Степанова Н.Ю. Обзор существующих подходов к нормированию качества донных отложений // Успехи современной биологии. 2014. Т. 14. № 6. С. 605–613.
579. Степанова Н.Ю., Латыпова В.З., Яковлев В.А. Экология Куйбышевского водохранилища: донные отложения, бентос и бентосоядные рыбы. Казань: Изд-во АН РТ, 2004. 28 с.
580. Степанов М.В., Кияшко В.И. Роль тюльки (*Clupeonella cultriventris* (Nordman)) в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2008. № 4. С. 86–89.
581. Столбунова В.Н. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Ивановского водохранилищ в 1971–1974 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий Верхневолжских водохранилищ. Ярославль: Ин-т биол. внутр. вод АН СССР, 1976. С. 170–212.
582. Столбунова В.Н. Многолетняя динамика зоопланктона Ивановского водохранилища // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л.: Наука, 1985. Вып.. 52 (55). С. 50–59.
583. Столбунова В.Н. Многолетние изменения зоопланктонного комплекса в Ивановском и Угличском водохранилищах // Биология внутр. вод. 1999. №1–3. С. 92–100.
584. Столбунова В.Н. Характеристика зоопланктонного сообщества Волжского плеса Рыбинского водохранилища: видовая структура зоопланктоценозов разных биотопов // Биология внутр. вод. 2003. №2. С. 80–85.
585. Столбунова В.Н. Зоопланктон Ивановского и Угличского водохранилищ в летний период 2003–2004 гг. // Экология водных беспозвоночных. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 337–354.
586. Столбунова В.Н. Велигеры дрейссены в верхневолжских водохранилищах: многолетняя и сезонная динамика численности, распределение // Поволжский экол. журн. 2013. № 1. С. 71–80.

587. Столбунов И.А. Особенности распределения молоди рыб в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2007. № 4. С. 38–44.

588. Столбунов И.А. Видовой состав и распределение молоди рыб в литорали Рыбинского водохранилища // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов. Т. 2. М.: АКВАРОС, 2011. С. 738–744.

589. Столбунов И.А. Прибрежные скопления молоди рыб / Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища // ред. А.В. Крылов. Ярославль: Филигрань, 2015. С. 323–347.

590. Столбунов И.А., Малин М.И., Карабанов Д.П. Находка бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. 2013. № 4. С. 94–96.

591. Столбунов И.А., Столбунова В.Н. Видовой состав молоди рыб и характеристика зоопланктона некоторых озер и рек Чагодощенского района Вологодской области // Современные проблемы биологии, экологии и химии. Ярославль: Ярославский гос. ун-т, 2003. С. 81–84.

592. Стрельникова А.П., Столбунов И.А. Распределение и плотность молоди рыб на мелководьях Рыбинского водохранилища // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Ярославский гос. техн. ун-т, 2001. С. 171–179.

593. Стрельников А.С., Володин В.М., Сметанин М.М. Формирование ихтиофауны и структуры популяций рыб в водохранилищах // Биологические ресурсы водохранилищ (ред. Н.В. Буторин). М.: Наука, 1984. С. 161–204.

594. Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. 280 с.

595. Сухойван П.Г. Эффективность летней сработки уровня равнинных водохранилищ для рыбного хозяйства // Рыбное хозяйство. 1975. № 11. С. 27–29.

596. Тачалов С.Н. Расчет средней температуры воды и теплосодержания Рыбинского водохранилища // Сб. раб от Рыбинской ГМО. 1965, вып. 2. С. 61–71.

597. Телеш И.В. Взаимоотношения между видом-вселенцем *Dreissena polymorpha* и микрозоопланктоном в прибрежных водах эстуария реки Невы (Финский залив Балтийского моря) // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2004. С. 268–274.

598. Терещенко В.Г., Стрельников А.С. Многолетние изменения в структуре рыбного населения Рыбинского водохранилища // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль: Ярославский гос.-техн. ун-т, 1997. С. 21–37.

599. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. Москва: Наука, 1977. 301 с.

600. Тимофеева Н.А., Сigareва Л.Е. Взаимосвязи концентраций растительных пигментов с азотом и фосфором в донных отложениях водохранилищ // Вод. ресурсы. 2004. Т. 31. № 3. С. 332–336.

601. Тимохина А.Ф. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии волж. бассейна, 2000. 193 с.

602. Титенков И.С. Опыты перевозки кубинской нельмы // Научно-технический бюл. ВНИОРХ. 1956. № 1–2. С. 58–59.

603. Тихий М.И. Результаты акклиматизации рыб // Известия ВНИОРХ. М.: Пищепромиздат, 1953. Т. XXXII. С. 99–118.

604. Томилина И.И., Гребенюк Л.П., Чуйко Г.М. Токсикологическая и

605. тератогенная оценка донных отложений Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2011. № 3. С. 78–87.

606. Тооминг Х.Г., Гуляев Б.И. Методика измерения фотосинтетически активной радиации. М.: Наука, 1967. 143 с.



607. Трemasова Н.А., Борисова М.А., Борисова Е.А. Инвазионные виды растений Ярославской области // Ярослав. пед. вестн. Сер. Естеств. науки. 2012. № 1. С. 103–111.
608. Трибуш Т.М. Некоторые наблюдения над коловратками семейства Asplanchnidae Рыбинского водохранилища // Бюл. ин-та биологии водохранилищ. 1960. № 6. С. 18–19.
609. Трифонова Н.А. Соединения азота в Рыбинском водохранилище. Автореф. дис. ... канд. географ. наук. Москва, 1974. 28 с.
610. Тюрин П.В. Рыбохозяйственная классификация водохранилищ и методика определения их рыбопродуктивности // Изв. ГосНИИ озерного и речного рыб. хоз-ва. 1961. Т. 50. С. 429–444.
611. Тютин А.В. Повторная находка североамериканской инфузории *Ambiphrusa ameiyuri* (Peritricha: Scyphidiidae) в Рыбинском водохранилище // Паразитология. 2002. Т. 36. Вып. 2. С. 163–166.
612. Тютин А.В. Сравнительный анализ паразитофауны двух видов пелагических рыб-вселенцев в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. 2003. № 2. С. 86–91.
613. Тютин А.В., Валтонен Е.Т. Структура сообществ эндогельминтов у молодки окуня после вселения новых видов гидробионтов // Сибирский экологический журн. 2003. Вып. 3. С. 295–297.
614. Тютин А.В., Извекова Г.И. Зараженность моллюсков и рыб трематодой *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1898) и особенности ее взаимоотношений с промежуточными хозяевами // Биология внутр. вод. 2013. № 1. С. 61–66.
615. Тютин А.В., Слынько Ю.В. Бычок-цуцик *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1811) (Gobiidae, Pisces) – новый переносчик паразитических инфузорий в бассейне Верхней Волги // Икhtiологические исследования на внутренних водоемах. Саранск: МГУ, 2007. С. 173–175.
616. Тютин А.В., Щербина Г.Х., Медянцева Е.Н. Многолетняя динамика зараженности *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Dreissenidae) партенитами трематод в Верхневолжских водохранилищах // Биологические ресурсы пресных вод: бесполоночные. Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2005. 374–384.
617. Тютин А.В., Щербина Г.Х., Пряничникова Е.Г. Гельминты в популяциях моллюсков рода *Dreissena* из волжских водохранилищ // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и матер. докладов 1-й Междунар. школы конф. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 147–150.
618. Филенко О. Ф., Исакова Е. Ф., Гершкович Д. М. Стимуляция жизненных процессов у *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg (Crustacea, Anomopoda) при действии низких концентраций потенциально токсичных веществ // Биология внутр. вод. 2013. № 4. С. 89–93.
619. Флеров Б.А. Экологическая обстановка на Рыбинском водохранилище в результате аварии на очистных сооружениях г. Череповца в 1987 г. // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск: Госкомиздат, 1990. С. 3–11.
620. Флеров Б.А., Томилина И.И., Кливеленд Л. и др. Комплексная оценка состояния донных отложений Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2000. № 2. С. 148–155.
621. Фортунатов М.А. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища как показатели его режима // Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5). М.–Л.: Из-во: АН СССР, 1959. С. 246–352.
622. Фортунатов М.А. Физико-географический очерк Рыбинского водохранилища // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Вологда: Дарвинский госзаповедник, 1974. Ч. 3. С. 5–31.

623. Фрейдлин И.С., Кузнецова С.А. Иммунные комплексы и цитокины // Мед. иммунология. 1999. Т. 1. № 1–2. С. 27–36.

624. Халько В.В., Базаров М.И., Дергачева Н.Г. О жизнестойкости молоди окуня различных экологических группировок. 2. Встречаемость ослабленных особей среди сеголетков окуня литоральных и пелагических нагульных скоплений // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л.: Наука, 1985. № 68. С. 37–43.

625. Хендерсон-Селлерс Б., Маркленд Х.Р. Умирающие озера. Причины и контроль антропогенного эвтрофирования. Л.: Гидрометеиздат, 1990. 278 с.

626. Цельмович О.Л., Гапеева М.В. Распределение некоторых микроэлементов, железа и марганца в моллюсках сублиторали Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1984. № 84. С. 44–46.

627. Цвелев Н.Н. О родах тростник (*Phragmites* Adams.) и змеевка (*Cleistogenes* Keng) семейства злаков (*Poaceae*) в России // Нов. сист. высш. раст. 2012. Т. 43. С. 30–44.

628. Чекановская О.В. Водные малощетинковые черви фауны СССР. М.-Л.: Издво АН СССР, 1962. 411 с.

629. Чехин Л.П. Световой режим водоемов. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1987. 130 с.

630. Чуйко Г.М., Законнов В.В., Герман А.В. и др. Распределение полихлорированных бифенилов в экосистеме Рыбинского водохранилища при их локальном поступлении // Современное состояние водных биоресурсов: матер. науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова (25–27 марта 2008 г., ТИНРОЦентр, г. Владивосток). Владивосток: ТИНРОЦентр, 2008. С. 680–685.

631. Чуйко Г.М., Законнов В.В., Морозов А.А. и др. Пространственное распределение и качественный состав полихлорированных бифенилов (ПХБ) и хлорорганических пестицидов (ХОП) в донных отложениях и леще (*Abramis brama* L.) из Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2010. № 2. С. 98–108.

632. Чуйко Г.М., Юрченко В.В., Бродский Е.С. Пространственное распределение стойких органических загрязняющих веществ (СОЗ) в экосистеме Рыбинского водохранилища // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов: Тр. III Междунар. науч.-практ. конф. в 4 томах. Т. IV. Водная экология. Пермь: Пермский гос. ун-т, 2011. С.130–135.

633. Шапошникова Г.Х. История расселения сегов полиморфного вида и некоторые соображения о его внутривидовой дифференциации // Основы классификации и филологии лососевидных рыб. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1977. С. 78–86.

634. Шевцова Л.В., Жданова Г.А., Мовчан В.А., Примак А.Б. Взаимоотношения дрейссены с планктонными беспозвоночными в экспериментальных условиях // Гиробиол. журн. 1986. Т. 22. № 6. С. 36–40.

635. Шелепчиков А.В., Бродский Е.С. Изомерно-специфический анализ состава технических смесей полихлорбифенилов: Совол, Совтол и Трихлордифенил // Массспектрометрия. 2015. Т. 12. № 3. С. 201–209.

636. Шилова А.И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л.:Наука,1976. 251 с.

637. Шилова А.И., Куражковская Т.Н. Сезонная динамика численности и биомассы хирономид прибрежной зоны Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л.: Наука, 1980. С. 269–278.

638. Щербина Г.Х. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 108–144.

639. Щербина Г.Х. Многолетние изменения структуры донных макробеспозвоночных Рыбинского водохранилища // Матер. VII съезда Гидробиол. общества РАН. Казань: Полиграф, 1996. Т. 1. С. 224–226.
640. Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры донных макробеспозвоночных открытого мелководья Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 1998. № 3. С. 19–28.
641. Щербина Г.Х. Макрозообентос // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыбозаведения. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та, 2000. С. 216–231.
642. Щербина Г.Х. Влияние моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.) на структуру макрозообентоса экспериментальных мезокосмов // Биология внутр. вод. 2001. № 1. С. 63–70.
643. Щербина Г.Х. Аутоакклиматизация Каспийской полихеты *Hypania invalida* (Grube, 1860) в бассейне Верхней Волги // Зоол. журн., 2001. № 3. С. 278–284.
644. Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры макрозообентоса на участках верхнего и нижнего бьефов Рыбинского гидроузла // Биология внутр. вод. 2002. № 3. С. 44–54.
645. Щербина Г.Х. Роль видов-вселенцев в структуре макрозообентоса верхне-волжских водохранилищ. Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Рыбинск: Рыбинский печатный двор, 2003. С. 164–171.
646. Щербина Г.Х. Сезонная динамика структуры донных макробеспозвоночных Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2006. № 2. С. 60–66.
647. Щербина Г.Х. Современное распространение, структура и средообразующая роль дрейссенид в водоемах северо-запада России и значение моллюсков в питании рыб-бентофагов // Лекции и матер. 1-ой Междунар. шк.-конф. Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 23–43.
648. Щербина Г.Х. Изменение видового состава и структурно-функциональных характеристик макрозообентоса водных экосистем Северо-Запада России под влиянием природных и антропогенных факторов. Дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2009. 468 с.
649. Щербина Г.Х. Таксономический состав и сапробиологическая значимость донных макробеспозвоночных различных пресноводных экосистем Северо-Запада России // Экология и морфология беспозвоночных континентальных вод. Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. С. 426–466.
650. Щербина Г.Х., Архипова Н.Р., Баканов А.И. Об изменении биологического разнообразия зообентоса верхневолжских и Горьковского водохранилищ // Проблемы биологического разнообразия водных организмов Поволжья. Тольятти: Ин-т экологии волжского басс. РАН, 1997. С. 108–114.
651. Щербина Г.Х., Баканов А.И., Перова С.Н. Структура и функционирование биологических сообществ: Макрозообентос // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Ярослав. гос. техн. ун-т, 2001. С. 141–151.
652. Щетинина Д.А. Снеток Рыбинского водохранилища // Зоол. журн. 1954. Т. 33. Вып. 6. С. 1336–1342.
653. Эдельштейн К.К. Водохранилища России: экологические проблемы, пути их решения. М.: ГЕОС, 1998. 277 с.
654. Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Ярославский гос.-техн. ун-т, 2001. 427 с.
655. Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов // СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 335 с.

656. Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии волжского бассейна РАН, 1999. 263 с.
657. Эпштейн В.М. Класс Пиявки. Hirudinea // Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищевая промышленность, 1968. С. 113–117.
658. Яковлев В.Н., Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Аннотированный каталог круглоротых и рыб водоемов бассейна Верхней Волги / Экологические проблемы Верхней Волги // ред. А.И. Копылов. Ярославль: Ярославский гос.-техн. ун-т, 2001. С. 52–69.
659. Яковлева А.В., Яковлев В.А. Влияние *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* на структуру зообентоса верхних плесов Куйбышевского водохранилища // Российский журн. биологических инвазий. 2011. № 3. С. 105–117.
660. Яковлев В.А., Яковлева А.В. Современная фауна и количественные показатели инвазионных беспозвоночных в зообентосе верхних плесов Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 2. С. 97–111.
661. Янишевский Ю.Д. Актинометрические приборы и методы наблюдений с ними. Л.: Гидрометеиздат, 1957. 415 с.
662. Янковская Л.А. Результаты вселения сиговых в водохранилища // Тр. Гос. НИИ озern. и речн. рыбного хоз-ва. 1982. Вып. 180. С. 96–121.
663. Addison R.F. Organochlorine compounds in aquatic organisms: their distribution, transport and physiological significance // Effects of pollutants on aquatic organisms. L.–N.Y.–Melbourne: Cambridge Univ. Press, 1976. P. 127–143.
664. Adrian R., O'Reilly C.M., Zagareze H. et al. Lakes as sentinels of climate change // Limnol. Oceanogr. 2009. V. 54. No 6 (part 2). P. 2283–2297.
665. Adrian R., Wilhelm S., Gerten D. Life history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming // Global Change Biology. 2006. V. 12. P. 652–1661.
666. Agawin N.S.R., Duarte C.M., Agustí S. Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production // Limnol. Oceanogr. 2000. V. 45. P. 591–600.
667. Amon R.M.W., Benner R. Bacterial utilization of different size classes of dissolved organic matter // Limnol. Oceanogr. 1996. V. 41. № 1. P. 41–51.
668. Angeles E.M., Meseguer J. Phagocytic defence mechanisms in sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.): An ultrastructural study // Anat. Rec. 1994. V. 240. N 4. P. 589–597.
669. Azam F., Fenchel T., Field J.G. et al. The ecological role of water column microbes in the sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1983. V. 10. P. 257–263.
670. Azam F., Cho B.C., Smith D.C., Simon M. Bacterial cycling of matter in the pelagic zone of aquatic ecosystems // Large Lakes – Ecological Structure and Function. Berlin: Springer Verlag, 1990. P. 477–488.
671. Bell T., Kalff J. The contribution of picoplankton in marine and freshwater system of different trophic status and depth // Limnol. Oceanogr. 2001. V. 46. P. 1243–1248.
672. Berggren M., Laudon H., Haei M. et al. Efficient aquatic bacterial metabolism of dissolved low molecular weight compounds from terrestrial sources // ISME J. 2010. V. 4. P. 408–416.
673. Biddanda B., Ogdahl M., Cotner J. Dominance of bacterial metabolism in oligotrophic relative to eutrophic waters // Limnol. Oceanogr. 2001. V. 46. P. 730–739.
674. Binder B. Reconsidering the relationship between virally induced bacterial mortality and frequency of infected cells // Aquat. Microbial. Ecology. 1999. V. 18. P. 207–215.
675. Borlakoglu J.T., Heagele K. D. Comparative aspects on the bioaccumulation, metabolism and toxicity with PCBs // Comp. Biochem. Physiol. 1991. V. 100C. № 3. P. 327–338.

676. Brookes J.D., Carey C.C. Resilience to Blooms // *Science*. 2011. V. 334. № 6052. P. 46–47.
677. Burkholder P.R., Burkholder L.M., Rivero J.A. Chlorophyll *a* in some coralsand marine plants // *Nature*. 1959. V. 183. N 4671. P. 1338–1339.
678. Burns, C.W., Stockner J.G. Picoplankton in six New Zealand lakes: abundance in relation to season and trophic state // *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 1991. V. 76. P. 523–536.
679. Butterwick C., Heaney S. I., Talling J. F. Diversity in the influence of temperature on the growth rates of freshwater algae, and its ecological relevance // *Freshwater Biology*. 2005. V. 50. № 2. P. 291–300.
680. Bikbulatov E.S., Stepanova I.E. Harrington's Desirability Function for Natural Water Quality Assessment // *Russian Journal of General Chemistry*. 2011. V. 81. No. 13. P. 2694–2704.
681. Callieri C., Stockner J.G. Freshwater autotrophic picoplankton: a review // *J. Limnol.* 2002. V. 61. No. 1. P. 1–14.
682. Carpenter E.J., Campbell L. Diel patterns of cell division and growth rates of *Synechococcus spp.* in Long Island Sound // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1988. V. 57. P. 179–183.
683. Caron D.A. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures // *Appl. Environ. Microbiol.* 1983. V. 46. № 2. P. 491–498.
684. Caston C.B., Nowlin W.H., Gaulke A., Vannib M.J. The relative importance of heterotrophic bacteria to pelagic ecosystem dynamics varies with reservoir trophic state // *Limnol. Oceanogr.* 2009. V. 54. № 6. P. 2143–2156.
685. Chaddock R.E. Principles and methods of statistics. Boston: Houghton Mifflin Company, 1925. 471 p.
686. Chapman P.M. Sediment quality criteria from the sediment quality triad: an example // *Env. Tox. Chem.* 1986. N 5. P. 957–964.
687. Chapman P., Wang F., Janssen C. et al. Ecotoxicology of metals in aquatic sediments: binding and release, bioavailability, risk assessment, and remediation // *Canadian J. Fish. and Aquat. Sci.* 1998. V. 55. № 10. P. 2221–2243.
688. Cho B.C., Azam F. Biogeochemical significance of bacterial biomass in the ocean's euphotic zone // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1990. V. 63. P. 253–259.
689. Chuiko G.M., Tillitt D.E., Zajicek J.L. et al. Chemical contamination of the Rybinsk Reservoir, Northwest Russia: relationship between liver polychlorinated biphenyls (PCB) content and health indicators in bream (*Abramis brama*) // *Chemosphere*. 2007. V. 67. № 3. P. 527–536.
690. Cothner J.B., Biddanda B.A. Small players, large role: Microbial influence on biogeochemical processes in pelagic aquatic ecosystems // *Ecosystems*. 2002. V. 5. P. 105–121.
691. Danovaro R., Manini E., Dell'Anno A. Higher abundance of bacteria than viruses in deep Mediterranean sediments // *Appl. Environ. Microbiology*. 2002. V. 68. P. 1468–1472.
692. Danovaro R., Corinaksdi C., Filippini M. et al. Viriobenthos in freshwater and marine sediments: a review // *Freshwater Ecology*. 2008. V. 53. P. 1186–1213.
693. Deckere E., Cooman W., Florus, M. et al. Characterizing the sediments of Flemish Watercourses: a Manual produced by TRIAD // Brussel: AMINAL Department Water. 2000. 110 p.
694. Deckere E., Cooman W., Leloup V. et al. Development of sediment quality guidelines for freshwater ecosystems // *J. Soils Sediments*. 2011. N 11. P. 504–517.
695. Deimantovica I. First records of *Cyclops bohater* Kozminski, 1933 from Latvia's lakes with notes on its morphometry // *Acta Zoologica Lituanica*, 2010. V. 20. No. 3. P. 215–224.

696. del Giorgio P.A., Peters R.H. Balance between phytoplankton production and plankton respiration in lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1993. V. 50. P. 282–289.

697. del Giorgio P.A., Cole J.J., Cimbleris A. Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems // Nature. 1997. V. 385. P. 148–151.

698. Demers N.E., Bayne C.J. The immediate effects of stress on hormones and plasma lysozyme in rainbow trout // Dev. Comp. Immunol. 1997.

699. V. 21. № 3. P. 63–73.

700. Digging T. P. A Seasonal Comparison a Suspended Sediment Filtration by Quagga (*Dreissena bugensis*) and Zebra (*D. polymorpha*) Mussels. // J. Great Lakes Res., 2001. V. 50. N 4. P. 457–466.

701. Di Toro D.M., Zarba C.S., Hansen D.J., Berry W.J. Technological basis forestablishing sediment quality criteria for nonionic organic chemicals using equilibrium partitioning // Environ. Toxicol. Chem. 1991. V. 10. P. 1541–1583.

702. Ducklow H.W., Hill S.M. The growth of heterotrophic bacteria in the surface waters of warm core rings // Limnol. Oceanogr. 1985. V. 30. P. 239–259.

703. Dumont H.J., Van de Velde I., Dumont S. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters // Oecologia. 1975. V. 19. P. 75–97.

704. Einsle U. Crustacea, Copepoda: Calanoida und Cyclopoida. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1993. 209 p.

705. Ellis A.E., Munro A.Z.S., Roberts R.J. Defence mechanisms in fish. I. A study of the phagocytic system and of the intraperitoneally injected particulate material in the plaice (*Pleuronectes platessa* L.) // J. Fish Biol. 1976. V. 8. N 1. P. 67–78.

706. Fanslow D. L., Nalepa T. F., Lang G. A. Filtration rates of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) on natural seston from Saginaw Bay, Lake Huron. J. Great Lakes Res. 1995. V. 21. P. 489–500.

707. Fahnenstiel G.L., Patton T.R., Carrick H.J., McCormick M.J. Diel division cycle and growth rates of *Synechococcus* in Lakes Huron and Michigan // Int. Rev. Gesamten. Hydrobiol. 1991. V. 76. P. 657–664.

708. Filippini M., Boesing N., Bettarel Y. et al. Infection paradox: high abundance but low impact of freshwater benthic viruses // Appl. Environ. Microbiology. 2006. V. 72. P. 4893–4898.

709. Finco Kent D., Thune R.L. Phagocytosis by catfish neutrophils // J. Fish. Biol. 1987. V. 31. Suppl. A. P. 41–49.

710. Fischer U.R., Wielschnig C., Kirschner A.K.T., Velimirov B. Does virus induced lysis contribute to bacterial mortality in the oxygenated sediment layer of shallow oxbow lake? // Appl. Environ. Microbiology. 2003. V. 69. P. 5281–5289.

711. Froese R., Pauly D. (Eds.). 2016. FishBase. World Wide Web electronic publication. Ver. 01/2016. URL: [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org)

712. George D.G., Edwards R.W. The effect of wind on the distribution of chlorophyll *a* and crustacean plankton in a shallow eutrophic reservoir // J. Applied Ecology. 1976. V. 13. P. 667–690.

713. George D.G., Heaney S.I. Factors influencing the spatial distribution of phytoplankton in a small productive lake // J. Ecology. 1978. V. 66, № 1. 133–155.

714. Gonzalez J.M. Efficient size selective bacterivory by phagotrophic nanoflagellates in aquatic ecosystems // Mar. Biol. 1996. V. 126. P. 785–789.

715. Greenhouse gas emissions – fluxes and processes. Hydroelectric reservoirs and natural environments. Berlin, Heidelberg: Springer Verlag, 2005. 732 p.

716. Grinde B. Lysozyme from rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, as an antibacterial agent against fish pathogens // J. Fish. Dis. 1989. V. 12. P. 95–104.

717. Haakenstad A.O., Striker G.E., Mannik M. The glomerular deposition of soluble immune complexes prepared with reduced and alkylated antibodies and with intact antibodies in mice // *Lab. Invest.* 1976. V. 35. № 3. P. 293–301.

718. Haglund A.L., Tornblom E., Bostrom B., Tranvik L. Large differences in the fraction of active bacteria in plankton, sediments and biofilm // *Microb. Ecol.* 2002. V. 43. P. 232–241.

719. Hagstrom A., Larsson U., Horstedt P., Normark S. Frequency of dividing cells, a new approach to the determination of bacterial growth rates in aquatic environments // *Appl. Environ. Microbiol.* V. 37. № 5. P. 805–812.

720. Hakanson L. An ecological risk index for aquatic pollution control – a sedimentological approach // *Water. Res.* 1980. V. 14. P. 975–1001.

721. Hakkari L. Zooplankton species as indicators of environment // *Aqua Fennica*, 1972. P. 46–54.

722. Harris G.P. *Phytoplankton ecology: structure, function and fluctuation*. London: Chapman and Hall, 1986. 384 p.

723. Harris G.P. Time series analysis of water quality data from Lake Ontario: implication for the measurement of water quality // *Freshwater Biol.* 1987. V. 18. № 3. P. 389–403.

724. Hart D.R., Stone L., Berman T. Seasonal dynamics of the Lake Kinneret food web: The importance of the microbial loop // *Limnol. Oceanogr.* 2000. V. 45. № 2. P. 350–361.

725. Hutchinson T.H., Manning M.J. Seasonal trends in serum lysozyme activity and total protein concentration in dab (*Limanda limanda* L.) sampled from Lyme Bay, UK // *Fish & Shellfish Immunol.* 1996. N 6. P. 473–482.

726. Hedges J.I. Global biogeochemical cycles: Progress and problems // *Mar. Chem.* 1992. V. 39. P. 67–93.

727. Hellou J. Polycyclic aromatic hydrocarbons in marine mammals, finfish, and molluscs. Ch.9 // In W.N. Beyer, G.H. Heinz, A.W. Redmon Norwood (Eds.) *Environmental contaminants in wildlife: interpreting tissue concentrations*. SETAC special publication. Boca Raton NY–L–Tokyo: CRC Press, Lewis Publishers, 1996. P. 229–296.

728. Heyer K. Compiling and testing of biological risk assessments for the invasion of alien species with ballast water. Helsinki Commission, Maritime Group Eleventh Meeting, Copenhagen, Denmark, 2012. 46 p.

729. Hewson I., Fuhrman J.A. Viriobenthos production and virioplankton sorptive scavenging by suspended sediment particles in coastal and pelagic waters // *Microb. Ecology*. 2003. V. 46. P. 337–347.

730. Hillbricht-Ilkowska A. Productivity, structure and dynamics of lake biota (a synthesis of research) // *Ecol. pol.* 1983. V. 31. N 1. P. 801–834.

731. Hillbricht-Ilkowska A., Stanczykowska A. The production and standing crop of planktonic larvae of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in two Mazurian lakes // *Pol. Arch. Hydrobiol.* 1969. V. 16(29). N. 2. P. 193–203.

732. Hino M. Ecohydrodynamics // *Advance Hydroscience*. 1981. No. 12. P. 143–193.

733. Hirota Y., Mukamoto M., Baba T.S. et al. Effect of muramyl dipeptide on phagocyte functions in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Bull. Univ. Osaka Prefect. B.* 1993. V. 45. P. 67–74.

734. Holmquist C. Revision of the genus *Peloscolex* (Oligochaeta, Tubificidae): 1. Morphological and anatomical scrutiny; with discussion on the generic level // *Zoologica Scripta*. 1978. V. 7. N 3. P. 187–208.

735. Holmquist C. Revision of the genus *Peloscolex* (Oligochaeta, Tubificidae): 2. Scrutiny of the species // *Zoologica Scripta*. 1979. V. 8. No. 1–4. P. 37–60.

736. Horgan M.J., Mills E.L. Clearance rates and filtering activity of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): Implications for freshwater lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1997. V. 54. N. 2. P. 249–255.
737. Ingersoll C.G., Nelson M.K. Testing sediment toxicity with *Hyalella azteca* (Amphipoda) and *Chironomus riparius* (Diptera) // Aquat. Toxicol. and Risk Assessment. Philadelphia: Amer. Soc. Test. and Mater. 1990. V. 13. P. 93–109.
738. Ingram G.A. Substances involved in the natural resistance of fish to infection, a review // J. Fish Biol. 1980. V. 31. No 5. P. 1223–160.
739. Ivanov V., Sandeli E. Characterization of Polychlorinated Biphenyl Isomers in Sovol and Trichlorodiphenyl Formulations by High Resolution Gas Chromatography with Electron Capture Detection and High Resolution Gas Chromatography Mass Spectrometry Techniques // Environ. Sci. Technol. 1992. V. 26. No 10. P. 2012–2017.
740. Ivlev V.S. Eine Mikromethode zur Bestimmung des Kaloriengehalts von Nährstoffen Biochem. Z. 1934. No. 275. S. 49–45.
741. Jeffrey S.W., Humphrey G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c<sub>1</sub> and c<sub>2</sub> in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanz. 1975. Bd 167. P. 191–194.
742. Jeppesen E., Sondergaard M., Jensen J. P. et al. Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary longterm data from 35 case studies // Freshwater Biology. 2005. V. 50. № 9. P. 1747–1771.
743. Jewson D.H. The optical properties of Lough Neagh. // In: Wood R.B., aSmith R.V. (eds). Lough Neagh: The Ecology of a Multipurpose Water Resource. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1993. P. 59–73.
744. Jochem F. On the distribution and importance of picocyanobacteria in aboreal inshore area (Kiel Bight, Western Baltic) // J. Plankton Res. 1988. V. 10. P. 1009–1022.
745. Jolles P., Jolles J. What's new in lysozyme research? // Mol. Cell. Biochem. 1984. V. 63. P. 165–189.
746. Kasprzak K. A new species of Tubificidae (Oligochaeta) found in Poland // Bulletin of the Polish Academy of Sciences. 1971. V. 19. No. 2. P. 261–267.
747. Kato K. Bacteria—a link among ecosystem constituents // Res. Popul. Ecol. 1996. V. 38. P. 185–190.
748. Kirk J.T.O. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge: CUP, 1983. 401 p.
749. Klink A. Macroinvertebrates of the Seine Basin // Hydrobiologisch Adviesburo Klink Rapporten en Mededelingen. 2010. № 108. P. 71.
750. Korneva L.G. Recent invasion of planktonic diatom algae in the Volga River and their causes // Biology of Inland Waters. 2007. № 1. P. 28–36.
751. Korneva L.G. Invasions of Alien Species of Planktonic Microalgae into the Fresh Waters of Holarctic (Review) // Russian Journal of Biological Invasions. 2014. V. 5. No. 2. P. 65–81.
752. Korneva L.G., Solovyeva V.V. Golden Algae (Chrysophyta) in Plankton of the Volga River Reservoirs: Taxonomic Structure, Dynamics of Diversity, and Abundance // Inland Water Biology. 2017. Vol. 10. № 2. P. 168–175.
753. Korneva L.G., Solovyova V.V., Mitropolskaya I.V. Invasive species of planktonic algae in the Volga River basin reservoirs: ecology and distribution // V Inter. Symposium. Invasion of alien species in Holarctic: Book of Abstracts. Yaroslavl, 2017. 54 p.
754. Korneva L.G., Solovyeva V.V., Sakharova E.G. On the Distribution of *Peridiniopsis kevei* Grigor. et Vasas (Dinophyta) in the Upper Volga Reservoirs // Inland Water Biology. 2015. V. 8, No. 4. P. 414–416.
755. Lang V. Polychlorinated biphenyls in the environment // J. Chromatography. 1992. V. 595. P. 1–43.



756. Lie O., Evensen O., Sorensen A., Froysadal E. Study on lysozyme activity in some fish species // Dis. aquat. Org. 1989. V. 6. P. 1–5.
757. Limnofauna Europaea. Stuttgart, N. Y., Amsterdam: Gustav Fischer Verlag & Swets en Zeitlinger B.V. 1978. 532 p.
758. Linden P.F. The deepening of a mixed layer in a stratified fluid // J. Fluid Mech. 1975. P. 385–405.
759. Lither G. Quality criteria for lakes and watercourses. Background report. Metals. Stockholm: Swedish EPA Rep., 1989. 3628. 98 p.
760. Lloyd M. Mean crowding // J. Animal Ecology. 1967. V. 36. P. 1–30.
761. Lorenzen C.J. Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations // Limnol. Oceanogr. 1967. V. 12. No. 2. P. 343–346.
762. Lorenzen C.J., Jeffrey S.W. Determination of chlorophyll in seawater // UNESCO technical papers in marine sciences, № 35. Paris: UNESCO, 1980. P. 3–20.
763. McArthur J.I., Fletcher T.C. Phagocytosis in fish // Fish immunology London: Acad. Press, 1985. P. 29.
764. MacDonald D.D., Ingersoll C.G., Berger T.O. Development and evaluation of consensus based sediment quality guidelines for freshwater ecosystems // Arch. Environ. Contamination and Toxicology. 2000. V. 39. P. 0–31.
765. MacIsaac H.J., Sprules W.G., Johannsson O.E., Leach J.H. Filtering impacts of larval and sessile zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in western Lake Erie // Oecologia. 1992. V. 92. P. 30–39.
766. MacIsaac E.A., Stockner J.G. Enumeration of phototrophic picoplankton by autofluorescence microscopy // Handbook of methods in aquatic microbial ecology. Boca Raton: Lewis Publishers, 1993. P. 187–197.
767. Mann N.H. Phages of the marine cyanobacterial picophytoplankton // FEMS Microbiology Reviews. 2003. V. 27. P. 17–34.
768. Maranger R., Bird D.F. High concentrations of viruses in the sediments of Lac Gilbert, Quebec // Microb. Ecology. 1996. V. 31. P. 141–151.
769. Margalef R. Lifeforms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment // Oceanol. Acta. 1978. V. 1. № 4. P. 493–509.
770. Marigomez J.A., Ireland M.P., Angulo E. Correlation of cadmium shell weight index with environmental stress indicators at the cellular and organismic levels in *Littorina littorea* // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1990. Vol. 67. P. 171–176.
771. May L., Bailey Watts A.E., Kirika A. The ecology of *Synchaeta kitina* Rousselet in Loch Leven, Scotland. // Hydrobiologia. 1993. P. 305–315.
772. McDuff R.E., Chisholm S.W. The calculation of *in situ* growth rates of phytoplankton populations from fractions of cells undergoing mitosis: A clarification // Limnol. Oceanogr. 1982. V. 27. P. 783–788.
773. Mei M.L., Danovaro R. Virus production and life strategies in aquatic sediments // Limnol. Oceanogr. 2004. V. 49. P. 459–470.
774. Mineeva N.M., Litvinov A.S. Longterm variation of chlorophyll content in Rybinsk reservoir (Russia) in relation to its hydrological regime // Management of Lakes and Reservoirs During Global Climate Change. Dordrecht, Boston, L.: Kluwer Academic Publisher, 1998. P. 159–183.
775. Möller W.A.A., Scharf B.W. The content of chlorophyll in the sediment of the volcanic maar lakes in the Eifel region (Germany) as an indicator for eutrophication // Hydrobiologia. 1986. Vol. 143. P. 327–329.
776. Mosavi, N. R., Samanpazhoh, M., Emadi, H., Fatemi S. Macrobenthic population structure in Neor Lake, Ardebil province // Iranian Sci. Fish. J. 2011. V. 20. No. 3. P. 129–142.
777. Mount D.I., Norberg T.J. A seven day life cycle cladoceran toxicity test // Environ. Toxicol. Chem. 1984. V. 3. P. 425–434.

778. Neilson M.E., Stepien C.A. Evolution and phylogeography of tubenose gobygenus *Proterorhinus* (Gobiidae: Teleostei): evidence for new cryptic species // Biological J. Linn. Soc. 2009. V. 96. P. 664–684.

779. Newman M.C. Fundamentals of ecotoxicology. Boca Raton: CRC Press, Taylor & Francis Group, 2010. 3<sup>rd</sup> ed. 541 p.

780. Niimi A.J. PCBs in aquatic organisms. Ch.5 // In W.N. Beyer, G.H. Heinz, A.W. Redmon Norwood (Eds.) Environmental contaminants in wildlife: interpreting tissue concentrations. SETAC special publication. – Boca Raton–NY–L–Tokyo: CRC Press, Lewis Publishers, 1996. P. 117–152.

781. Noble R.T., Fuhrman J.A. Use of SYBR Green for rapid epifluorescence count of marine viruses and bacteria // Aquat. Microb. Ecol. 1998. V. 14. P. 113–118.

782. Norland S. The relationship between biomass and volume of bacteria // Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology. Boca Raton: Lewis Publ., 1993. P. 303–308.

783. Omair M., Vanderploeg A., Jude J., Fahnenstiel G.L. First observations of tumorlike abnormalities (exophytic lesions) on lake Michigan zooplankton // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1999. V. 56. P. 1711–1715.

784. Omair M., Neylor B., Jude D.J., Qudus J. Histology of herniation through the body wall and cuticle of zooplankton from the Laurentian Great lakes // J. Invertebrate Pathology. 2001. V. 77. P. 108–113.

785. Orlova M.I., Starobogatov Ya.I., Biochino G.I. *Dreissena bugensis* (Andr.) range expansion in the Volga River and the northern Caspian Sea: further invasion perspectives for the Baltic Sea region // Research across boundaries. ASLO'2000 Meeting. Copenhagen, 2000. P. 194.

786. Orlova M.I., Theriault T.W., Antonov P.I., Shcherbina G.K. Invasion ecology of quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*): a review of evolutionary and phylogenetic impacts // Aquatic Ecology. 2005. V. 39. № 4. P. 401–418.

787. Pantle R., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse // Gas- und Wasserfach. 1955. Bd. 96, H. 18. S. 604.

788. Pavlov D.F., Frontasyeva M.V., Pavlov S.S., Pankratova Yu. Distribution of trace elements in freshwater ecosystem compartments of manmade Rybinsk Reservoir (Central Russia) using epithermal neutron activation analysis // Ovidius University Annals of Chemistry. 2005. V. 16. № 1. P. 72–75.

789. Phytoplankton pigments in Oceanography: Guidelines to Modern Methods / Jeffrey S.W., Mantoura R.F.S., Wright S.W. (eds.). Paris: UNESCO Publishing, 1997. 632 p.

790. Phytoplankton pigments: Characterization, Chemotaxonomy and Application in Oceanography. Cambridge: University Press, 2011. 845. p.

791. Perova S.N. Structural characteristics of the Caspian invader leech *Archaeobdella esmonti* Grimm in the Rybinsk Reservoir // Russian Journal of Biological Invasions. 2011. V. 2. No. 2–3. P. 223–226.

792. Persaud D., Jaagumagi R., Hayton A. The provincial sediment quality guidelines. Ontario Ministry of the Environment. 1990. 24 p.

793. Porter K.G., Feig Y.S. The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // Limnol. Oceanogr. 1980. V. 25. № 5. P. 943–948.

794. Punning J.-M., Leeben A. Comparison of sediment and monitoring data: implications for paleomonitoring a small lake // Environmental Monitoring and Assessment. 2003. Vol. 89. P. 1–13.

795. Reuss N., Leavitt P.R., Hall R.I., Bigler C., Hammarlund D. Development and application of sedimentary pigments for assessing effects of climatic and environmental changes on subarctic lakes in northern Sweden // J. Paleolimnol. 2010. Vol. 43. P. 149–169.

796. Reynolds C.S. The Ecology of Freshwater Phytoplankton. Cambridge University Press, 1984. 384 p.
797. Reynolds C.S. Temporal scales of variability in pelagic environments and the response of phytoplankton // Freshwater Biol. 1990. V.21. № 1. P. 23–53.
798. Reynolds C.S. The Ecology of Phytoplankton. Cambridge: University Press, 2006. 536 p.
799. Richards F.A., Thompson T.G. The estimation and characterization of plankton populations by pigment analyses. II A spectrophotometric method for estimation of plankton pigments // J. Marine Res. 1952. V. 11. No. 2. P. 156–172.
800. Rickert D.A., Hunter J.V. General nature of soluble and particular organics in sewage and secondary effluent // Water Res.. 1971. V 5. No. 7. P. 421–435.
801. Rijnsdorp A.D., Peck M.A., Engelhard G.H. et al., Resolving the effect of climate change on fish populations // ICES Journal of Marine Science. 2009. V. 66. P. 1570–1583.
802. Ruttner-Kolisko A. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers // Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol. 1977. Bd.8. P. 71–78.
803. Safe S.H. Polychlorinated Biphenyls (PCBs): Environmental Impact, Biochemical and Toxic Responses, and Implications for Risk Assessment // Critical Reviews in Toxicology. 1994. V. 24. No.2. P. 87–149.
804. Siddall R., Robotham P.W.J., Gill R.A. et al. Relationship between Polycyclic Aromatic Hydrocarbon (PAH) Concentrations in Bottom Sediments and Liver Tissue of Bream (*Abramis brama* L.) in Rybinsk Reservoir, Russia // Chemosphere. 1994. V.29. No 7. P. 1467–1476.
805. Spacie A. Interactions of organic pollutants with inorganic solid phases: are they important to bioavailability? // In J.L. Hamelink, P.F. Landrum, H.L. Bergman, W.H. Benson (Eds.) Bioavailability: physical, chemical, and biological interactions. SETAC special publication. Boca Raton: CRC Press, Lewis Publishers, 1994. P. 73–79.
806. Suffet (Mel) I.H., Jafvert C.T., Kukkonen J. et al. Synopsis of discussion session: influence of particulate and dissolved material on the bioavailability of organic compounds // In Hamelink J.L., Landrum P.F., Bergman H.L., Benson W.H., (Eds). Bioavailability: Physical, Chemical, and Biological Interactions. SETAC special publication. Boca Raton: CRC Press, Lewis Publishers, 1994. P. 93–108.
807. Sakamoto M. Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth // Arch. Hydrobiol. 1966. V.62. № 1. P. 1–28.
808. Sarmiento H., Montoya J.M., Vazquez Dominguez E. et al. Warming effect on marine microbial food web processes: how far can we go when it comes to predictions? // Phil. Trans. R. Soc. B. 2010. V. 365. P. 2137–2149.
809. SCORUNESCO working group №17. Determination of photosynthetic pigments // Monographs on oceanographic methodology. Montreux: UNESCO, 1966. 69 p.
810. Seip K.L., Reynolds C.S. Phytoplankton functional attributes along trophic gradient and season // Limnol., Oceanogr. 1995. V. 40. № 3. P. 589–597.
811. Seys J., Vincx M., Meire P. Spatial distribution of oligochaetes (Clitellata) in the tidal freshwater and brackish parts of the Schelde estuary (Belgium) // Hydrobiologia. 1999. V. 406. P. 119–132.
812. Siddall R., Robotham P.W.J., Gill R.A. et al. Relationship between polycyclic aromatic hydrocarbon (PAH) concentrations in bottom sediments and liver tissue of bream (*Abramis brama*) in Rybinsk reservoir, Russia // Chemosphere. 1994. V. 7. P. 1467–1476.
813. Sigareva L.E., Timofeeva N.A. Sedimentary chlorophyll and pheopigments for monitoring of reservoir characterized by exclusively high dynamism of abiotic conditions. Chapter V // H. Le, E. Salcedo (eds.). Chlorophyll: Structure, Production and Medicinal Uses. N.Y.: Nova Science Publisher, Inc. 2011. P. 151–176.

814. *Sigee D.C.* Freshwater microbiology: biodiversity and dynamics interactions of microorganisms in the freshwater environment. England: John Wiley & Sons Ltd., 2005. 524 p.

815. *Shailesh S., Sahoo P.K.* Lysozyme: An important defence molecule of fishinnate immune system // *Aquacult. Res.* 2008. V. 39. N 3. P. 223–239.

816. *Shcherbina G.Kh., Buckler D.R.* Distribution and Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *D. bugensis* (Andrusov) in the Upper VolgaBasin. *J. ASTM Int.* 2006. V. 3. № 4. P. 1–11.

817. *Shiah F.K., Ducklow H.W.* Temperature and substrate regulation of bacterialabundance, production and specific growth rate in Chesapeake Bay, USA // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1994. V. 103. P. 297–308.

818. *Sladeček V.* System of water quality from the biological point of view // *Arch. Hydrobiol.* 1973. Bd. 7. 218 S.

819. *Sneller F.E.C., Kalf D.F., Weltje L., Van Wezel A.P.* Maximum Permissible Concentrations and Negligible Concentrations for Rare Earth // Setting Integrated Environmental Quality Standards. RIVMproject no. 601501 of National Institute of Public Health and the Environment. 2000. 66 p.

820. *Sokal R.R., Rohlf F.J.* Biometry. The principals and practice of statistics inbiological research. NY.: W.H. Freeman and Co, 1995. 887 p.

821. *Søndergaard M.* Phototrophic picoplankton in temperate lakes: seasonal abundance and importance along trophic gradient // *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 1991. V. 76. P. 502–522.

822. *Soors J., Van Haaren T., Timm T., Speybroeck J.* *Bratislavia dadayi* (Michaelsen, 1905) (Annelida: Clitellata: Naididae): a new nonindigenous species for Europe, and other nonnative annelids in the Schelde estuary // *Aquatic Invasions.* 2013. V. 8. No. 1. P. 37–44.

823. *Sørensen T.* A method of establishing groups of equal amplitude in plantsociology based on similarity of species content // *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biol. krifter.* Bd V. N 4. 1948. P. 1–34.

824. *Sorokin P.A., Medvedev D.A., Vasil'ev V.P., Vasil'tva E.D.* Further studiesof mitochondrial genome variability in PontoCaspian *Proterorhinus* species (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae) and their taxonomic implications // *Acta Ichthyologica et Piscatoria.* 2011. V. 41(2). P. 95–104.

825. *Spencer D. R., Hudson P. L.* The Oligochaeta (Annelida, Clitellata) of theSt. Lawrence Great Lakes region: an update // *Journal of Great Lakes Research.* 2003. V. 29. No. 1. P. 89–104.

826. *Stanczykowska A.* The filtration capacity of populations of *Dreissena polymorpha* Pall. in different lakes as a factor affecting circulation ofmatter in the lake // *Ekologia Polska,* 1968. V. 14. P. 265–270.

827. *Stockner J.G.* Autotrophic picoplankton in freshwater ecosystems: the review from the summit // *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 1991. V. 76. P. 483–493.

828. *Straile D., Adrian R.* The North Atlantic Oscillation and plankton dynamicsin two European lakes – two variations on a general theme // *Global Change Biology.* 2000. V. 6. P. 663–670.

829. *Swain E.B.* Measurement and interpretation of sedimentary pigments // *Freshwat. Biol.* 1985. Vol. 15. P. 53–75.

830. *Szymczak-Żyła M., Kowalewska G.* Chloropigments *a* in sediments of theGulf of Gdansk deposited during the last 4000 years as indicators of eutrophication and climate change // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2009. Vol. 284. P. 283–294.

831. *Talling J.F.* Selfshading effects in natural populations of a plaktonic diatom // *Wetter u. Leben.* 1960. Bd. 12. H. 9–10. S. 235–242.

832. Talling J.F. The annual cycle of Stratification and Phytoplankton growth in Lake Victoria (East Africa) // Int. Revue ges. Hydrobiol. Bd. 51. H. 4. 1966. S. 545–621.
833. Talling J.F. The underwater light climate as controlling factor in the production ecology of freshwater phytoplankton // Mitt. int. Verein. theor. angew. Limhol. 1971. No. 19. P. 214–243.
834. Talling J.F. Freshwater phytoplankton—accessible microbial influential population dynamics. Baldi Lecture // Verh. Internat. Verein. Limnol. 2002. V. 28. P. 7–28.
835. Talling J.F., Driver D. Some problems in estimations of chlorophyll *a* in phytoplankton // Primary productivity measurement, marine and freshwater / Doty M.S. (ed.). Proc. conf. held at Univ. Hawii, august 21 – September 6 1961. Washington: U.S. Atomic Energy Commission 1963. P. 142–146.
836. Tan X. Effects of temperature on recruitment and phytoplankton community composition // African Journal of Microbiology Research. 2011. V. 5. № 32. P. 5896–5901.
837. Tanabe S. PCB Problems in the Future: Foresight from Current Knowledge // Environmental Pollution. 1988. V. 50. P. 5–28.
838. Telesh I.V., Ooms Wilms A.L., Gulati R.D. Use of fluorescently labeled algae to measure the clearance rate of the rotifer *Keratella cochlearis* // Freshwater Biol. 1995. V. 33. No. 3. P. 349–355.
839. Thingstad T.F., Lignell R. Theoretical models for the control of bacterial growth rate, abundance, diversity and carbon demand // Aquat. Microb. Ecol. 1997. V. 13. P. 19–27.
840. Tlili K., Labadie P., Alliot F. et al. Influence of Hydrological Parameters on Organohalogenated Micropollutant (Polybrominated Diphenyl Ethers and Polychlorinated Biphenyls) Behaviour in the Seine (France) // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 2012. V. 62. P. 570–578.
841. Timm T. A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe // Lauterbornia. 2009. V. 66. 235 p.
842. Tyutin A.V., Slynko Yu.V. The first finding of the Black Sea snail *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) and its associated species specific trematoda in the Upper Volga basin // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. V. 1. N. 1. P. 45–49.
843. Tyutin A.V., Verbitsky V.B., Verbitskaya T.I., Medyantseva E.N. Parasites of alien aquatic animals in the Upper Volga Basin // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. V. 4. N. 1. P. 54–59.
844. Urbaniak M. Polychlorinated biphenyls: Sources, distribution and transformation in the environment – A literature review // Acta Toxicologica. 2007. V. 15. No 2. P. 83–93.
845. Uzunov J., Kosel V., Sladeček V. Indicator value of Fresh water Oligochaeta // Acta hydrobiol. 1988. V. 16. № 2 P. 173–186.
846. Van der Laan R., Eschmeyer W.N., Fricke R. Family group names of Recent fishes // Zootaxa. 2014. V. 3882. No. 1. P. 1–230.
847. Van Haaren T., Soors J. Aquatic Oligochaeta of The Netherlands and Belgium. Zeist: KNNV Publishing, 2011. 302 p.
848. Velju M.I., Albright L.J. Microscopic enumeration of attached marine bacteria of seawater, marine sediment, fecal matter, and kelp samples following pyrophosphate and ultrasound treatments // Can. J. Microbiol. 1986. V. 32. № 2. P. 121–126.
849. Vörös L., Callieri C., Balogh K.V., Bertoni R. Freshwater picocyanobacteria along a trophic gradient and light quality range // Hydrobiology. 1998. V. 370. P. 117–125.
850. Vørs N. Heterotrophic amoebae, flagellates and Heliozoa from the Tvärminne Area, Gulf of Finland, in 1988–1990 // Ophelia. 1992. V. 36. № 1. P. 1–109.
851. Wrona F.J., Prowse T.D., Reist J.D. et al. Climate impacts on Arctic freshwater ecosystems and fisheries: background, rationale and approach of the Arctic Climate Impact Assessment (ACIA) // Journal of the Human Environment. 2006. V. 35. P. 326–329.

852. *Wagner C., Adrian R.* Exploring lake ecosystems: hierarchy responses to long-term change? // *Global Change Biology*. 2009. V. 15. P. 1104–1115.

853. *Walsby A.E.* Buoyancy in relation to the Ecology of the Freshwater Phytoplankton // *Algae and the aquatic environment* / ed. F.E. Round. Bristol: Biopress Ltd, 1988. P. 125–137.

854. *Walsby A.S., Reynolds C.S.* Sinking and Floating // *The Physiological Ecology of Phytoplankton*. Oxford: Blackwall, 1980. P. 371–412.

855. *Warwick W.F.* Morphological deformities in *Chironomus*, *Cryptochironomus* and *Procladius* larvae (Diptera: Chironomidae) from two differentially stressed sites in Tobin Lake, Saskatchewan // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1988. V. 45. № 7. P. 1123–1144.

856. *Wegl R.* Index für die Limnosaprobität // *Wasser und Abwasser*. 1983. Bd. 26. 175 s.

857. *Weinbauer M.G.* Ecology of prokaryotic viruses // *FEMS Microbiol. Rev.* 2004. V. 28. № 2. P. 127–181.

858. *Weisse T.* Trophic interactions among heterotrophic microplankton, nanoplankton, and bacteria in Lake Constance // *Hydrobiol.* 1990. V. 191. P. 111–122.

859. *Weisse T., Stockner J.G.* Eutrophication: the role of microbial food webs // *Mem. Ist. ital. Idrobiol.* 1993. V. 52. P. 133–150.

860. *Weyhenmeyer G.A., Adrian R., Gaedke U.* et al. Response of phytoplankton in European lakes to a change in the North Atlantic Oscillation // *Verh. Int. Ver. Limnol.* 2002. V. 28. P. 1436–1439.

861. *Wommack K.E., Colwell R.R.* Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems // *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. 2000. V. 64. № 1. P. 69–114.

862. *Yildiz S., Balik S.* The Oligochaeta (Annelida) fauna of the inland waters in the Lake District (Turkey) // *Ege University J. Fish. Aquat. Sci.* 2005. V. 22. P. 165–172.

# Оглавление

|  |            |
|--|------------|
| <b>Введение .....</b>  | <b>4</b>   |
| <b>Глава 1. Комплексные исследования на Рыбинском водохранилище .....</b>  | <b>6</b>   |
| 1.1. Материал и схема мониторинга ( <i>В.И. Лазарева</i> ) .....   | 6          |
| 1.2. Распределение некоторых гидрофизических параметров ( <i>В.И. Лазарева</i> ) .   | 10         |
| 1.3. Основные методы сбора и анализа данных ( <i>В.В. Законнов, И.Э. Степанова, О.Л. Цельмович и др.</i> ).....  | 16         |
| <b>Глава 2. Характеристика экосистемы водохранилища .....</b>  | <b>32</b>  |
| 2.1. Климат и гидрологический режим ( <i>А.С. Литвинов, А.В. Законнова, С.А. Поддубный</i> ) .....   | 32         |
| 2.2. Приходящая солнечная радиация и подводный световой режим ( <i>И.Л. Пырина, А.В. Законнова</i> ).....  | 51         |
| 2.3. Характеристика донных отложений ( <i>В.В.Законнов</i> ) .....   | 59         |
| 2.4. Сезонные и многолетние изменения термического режима и толщины поверхностного квазигомогенного слоя воды в вегетационный период ( <i>Л.А. Кучай, Е.Н. Соколова</i> )..... | 73         |
| <b>Глава 3. Химический состав вод .....</b>  | <b>81</b>  |
| 3.1. Минерализация и элементы солевого состава ( <i>О.Л. Цельмович, Н.Г.Отюкова</i> ).....   | 81         |
| 3.2. Органическое вещество ( <i>И.Э. Степанова, Е.М. Бикбулатова</i> ).....  | 84         |
| 3.3. Биогенные элементы и оценка трофического статуса экосистемы ( <i>И.Э. Степанова, Е.М. Бикбулатова</i> ).....  | 91         |
| 3.4. Кислородный режим ( <i>И.Э.Степанова</i> ).....   | 101        |
| <b>Глава 4. Фитопланктон.....</b>  | <b>106</b> |
| 4.1. Автотрофный пикопланктон ( <i>А.И. Копылов, Д.Б. Косолапов, А.В. Романенко, Е.А. Заботкина, Т.С. Масленникова</i> ) .....   | 106        |
| 4.2. Фитопланктон пелагиали ( <i>Л.Г. Корнева, В.В. Соловьева, И.В. Митропольская</i> ) .....  | 110        |
| <b>Глава 5. Макрофиты (<i>В.Г.Папченков</i>).....</b>  | <b>124</b> |
| 5.1. Степень зарастания водохранилища .....  | 124        |
| <b>Глава 6. Растительные пигменты .....</b>  | <b>129</b> |
| 6.1. Пространственное распределение хлорофилла ( <i>Н.М. Минеева</i> ) .....   | 129        |
| 6.2. Многолетние (2001–2016 гг.) исследования содержания хлорофилла ( <i>И.Л. Пырина</i> ) .....   | 142        |
| 6.3. Растительные пигменты в донных отложениях как показатели состояния экосистемы ( <i>Л.Е. Сигарева, Н.А. Тимофеева</i> ) .....  | 160        |
| <b>Глава 7. Первичная продукция .....</b>  | <b>167</b> |
| 7.1. Первичная продукция фитопланктона ( <i>А.И. Копылов, Т.С. Масленникова, Д.Б. Косолапов</i> ) .....  | 167        |
| 7.2. Продуктивность растительного покрова ( <i>В.Г.Папченков</i> ) .....   | 176        |
| <b>Глава 8. Микробное сообщество.....</b>  | <b>180</b> |
| 8.1. Гетеротрофные бактерии ( <i>Д.Б. Косолапов, А.И. Копылов, Т.С. Масленникова, И.С. Микрякова, А.В. Романенко, И.В. Рыбакова</i> ).....                                     | 180        |

|  |            |
|--|------------|
| 8.2. Численность вирусов, вирусная инфекция, вирус-индуцированная смертность гетеротрофных бактерий в водной толще, эпифитоне высших водных растений и донных осадках водохранилища (А.И. Копылов, Д.Б. Косолапов, Е.А. Заботкина, И.В. Рыбакова, Е.В. Румянцева)..... | 197        |
| 8.3. Гетеротрофные жгутиконосцы в планктоне водохранилища (Н.Г. Косолапова).....   | 208        |
| <b>Глава 9. Зоопланктон .....</b>  | <b>213</b> |
| 9.1. Зоопланктон пелагиали водохранилищ (В.И. Лазарева, Е.А. Соколова) ..  | 213        |
| 9.2. Токсикозы Cladocera (Crustacea) из Рыбинского водохранилища (А.В. Макрушин) .....   | 239        |
| <b>Глава 10. Макрозообентос .....</b>  | <b>242</b> |
| 10.1. Зообентос глубоководной зоны водохранилища (С.Н. Перова, Г.Х. Щербина) .....   | 242        |
| 10.2. Зообентос мелководной зоны водохранилища (Г.Х. Щербина) .....  | 258        |
| <b>Глава 11. Рыбы .....</b>  | <b>267</b> |
| 11.1. Состав и структура рыбного населения водохранилища (Ю.В. Герасимов, Д.П. Карабанов).....   | 267        |
| 11.2. Условия нереста, численность и распределение молоди (Ю.В. Герасимов, И.А. Столбунов).....  | 270        |
| 11.3. Многолетняя динамика уловов (Ю.В. Герасимов, С.Ю. Бражник и Л.Е. Васюра) .....   | 284        |
| 11.4. Паразиты рыб (А.В. Тютин, В.И.Кияшко) .....  | 294        |
| 11.5. Иммунофизиологическое состояние ихтиофауны (Е.А. Заботкина, Т.Б. Лапирова).....  | 297        |
| <b>Глава 12. Виды-вселенцы в экосистеме водохранилища .....</b>  | <b>307</b> |
| 12.1. Водоросли (Л.Г. Корнева, В.В. Соловьева, И.В. Митропольская) .....   | 307        |
| 12.2. Сосудистые растения (С.Ю. Мальцева, А.А. Бобров) .....   | 311        |
| 12.3. Зоопланктон (В.И. Лазарева) .....  | 317        |
| 12.4. Донные виды-вселенцы (Г.Х. Щербина, С.Н. Перова, Е.Г. Пряничникова) .....  | 324        |
| 12.5. Рыбы (Е.А. Боровикова, Ю.В. Герасимов, Д.П. Карабанов).....  | 329        |
| 12.6. Значение моллюсков дрейссенид для функционирования экосистемы водохранилища .....  | 339        |
| 12.6.1. Основные характеристики популяций дрейссенид и формируемых ими биоценозов (Е.Г. Пряничникова, Г.Х. Щербина) .....  | 339        |
| 12.6.2. Роль велигеров дрейссен в структуре и продуктивности планктона (В.И. Лазарева, Е.Г. Пряничникова) .....  | 349        |
| <b>Глава 13. Антропогенное воздействие на экосистему водохранилища.....</b>  | <b>357</b> |
| 13.1. Пространственное распределение органических загрязняющих веществ в экосистеме водохранилища (ретроспективный аналитический обзор) (Г.М. Чуйко, В.А. Подгорная) .....   | 357        |
| 13.2. Экотоксикологическая оценка качества воды и донных отложений (И.И. Томилина, М.В. Гапеева, Р.А. Ложкина) .....   | 371        |
| <b>Заключение (В.И.Лазарева) .....</b>   | <b>389</b> |
| <b>Список литературы.....</b>  | <b>404</b> |



# CONTENTS

|   |            |
|---|------------|
| <b>INTRODUCTION .....</b>   | <b>4</b>   |
| <b>Chapter 1. Integrated Studies in the Rybinsk Reservoir .....</b>   | <b>6</b>   |
| 1.1. The material and scheme of monitoring ( <i>V.I. Lazareva</i> ) .....   | 6          |
| 1.2. Distribution of the main hydrophysical parameters ( <i>V.I. Lazareva</i> ) .....   | 10         |
| 1.3. The main methods of data collection and analysis ( <i>V.V. Zakonnov</i> ,<br><i>I.E. Stepanova</i> , <i>O.L. Tselmovich et al.</i> ) .....   | 16         |
| <b>Chapter 2. Description of the Ecosystem in the Reservoir .....</b>   | <b>32</b>  |
| 2.1. Climatic features and hydrological regime ( <i>A.S. Litvinov</i> , <i>A.V. Zakonnova</i> , and<br><i>S.A. Poddubny</i> ) .....   | 32         |
| 2.2. Incoming solar radiation and light regime ( <i>I.L. Pyrina</i> and <i>A.V. Zakonnova</i> ) ...   | 51         |
| 2.3. Characteristic of bottom sediments ( <i>V.V. Zakonnov</i> ) .....  | 59         |
| 2.4. Seasonal and long-term changes in the thermal regime and thickness<br>of the surface quasi-homogeneous water layer during the vegetation period<br>( <i>L.A. Kuchai</i> and <i>E.N. Sokolova</i> ) ..... | 73         |
| <b>Chapter 3. Chemical Composition of Water .....</b>   | <b>81</b>  |
| 3.1. Mineralization and elements of the salt composition ( <i>O.L. Tselmovich</i><br>and <i>H.G. Otyukova</i> ) .....   | 81         |
| 3.2. Organic matter ( <i>I.E. Stepanova</i> and <i>E.M. Bikbulatova</i> ) .....   | 84         |
| 3.3. Nutrients and assessment of the trophic status of the ecosystem ( <i>I.E. Stepanova</i><br>and <i>E.M. Bikbulatova</i> ) .....   | 91         |
| 3.4. Oxygen regime ( <i>I.E. Stepanova</i> ) .....  | 101        |
| <b>Chapter 4. Phytoplankton .....</b>   | <b>106</b> |
| 4.1. Autotrophic picoplankton ( <i>A.I. Kopylov</i> , <i>D.B. Kosolapov</i> , <i>A.V. Romanenko</i> ,<br><i>E.A. Zobotkina</i> , and <i>T.S. Maslennikova</i> ) .....   | 106        |
| 4.2. Phytoplankton in the pelagial part ( <i>L.G. Korneva</i> , <i>V.V. Solovieva</i> ,<br>and <i>I.V. Mitropolskaya</i> ) .....  | 110        |
| <b>Chapter 5. Macrophytes <i>V.G. Papchenkov</i> .....</b>  | <b>124</b> |
| 5.1. Degree of overgrowth of the reservoir .....  | 124        |
| <b>Chapter 6. Plant Pigments .....</b>  | <b>129</b> |
| 6.1. Spatial distribution of chlorophyll ( <i>N.M. Mineeva</i> ) .....  | 129        |
| 6.2. Long-term studies (2001–2016) of the chlorophyll content ( <i>L.I. Pyrina</i> ) .....  | 142        |
| 6.3. Plant pigments in bottom sediments as indicators of the ecosystem state<br>( <i>L.E. Sigareva</i> and <i>N.A. Timofeeva</i> ) .....  | 160        |
| <b>Chapter 7. Primary Production .....</b>  | <b>167</b> |
| 7.1. Primary production of phytoplankton ( <i>A.I. Kopylov</i> , <i>T.S. Maslennikova</i> ,<br>and <i>D.B. Kosolapov</i> ) .....  | 167        |
| 7.2. Productivity of the vegetative cover ( <i>V.G. Papchenkov</i> ) .....  | 176        |
| <b>Chapter 8. Microbial Community .....</b>   | <b>180</b> |
| 8.1. Heterotrophic bacteria ( <i>D.B. Kosolapov</i> , <i>A.I. Kopylov</i> , <i>N.S. Maslennikova</i> ,<br><i>I.S. Mikryakova</i> , <i>A.V. Romanenko</i> , and <i>I.V. Rybakova</i> ) .....                   | 180        |

|  |            |
|--|------------|
| 8.2. Abundance of viruses, viral infection, virus-induced mortality of heterotrophic bacteria in the water column, epiphyton of higher aquatic plants and bottom sediments of the reservoir ( <i>A.I. Kopylov, D.B. Kosolapov, E.A. Zabolotkina, I.V. Rybakova, and E.V. Rumyantseva</i> ) ..... | 197        |
| 8.3. Heterotrophic flagellates in plankton of the reservoir ( <i>N.G. Kosolapova</i> ).....  | 208        |
| <b>Chapter 9. Zooplankton .....</b>  | <b>213</b> |
| 9.1. Zooplankton in the pelagial part of the reservoir ( <i>V.I. Lazareva and E.A. Sokolova</i> ) .....  | 213        |
| 9.2. Toxicosis of Cladocera (Crustacea) in the Rybinsk Reservoir ( <i>A.V. Makrushin</i> ).....  | 239        |
| <b>Chapter 10. Macrozoobenthos .....</b>   | <b>242</b> |
| 10.1. Zoobenthos in a deep-water zone of the reservoir ( <i>S.N. Perova and G.Kh. Shcherbina</i> ) .....   | 242        |
| 10.2. Zoobenthos in a shallow zone of the reservoir ( <i>G.Kh. Shcherbina</i> ) .....  | 258        |
| <b>Chapter 11. Fish.....</b>   | <b>267</b> |
| 11.1. Composition and structure of the fish population in the reservoir ( <i>Yu.V. Gerasimov and D.P. Karabanov</i> ) .....  | 267        |
| 11.2. Spawning conditions, abundance and distribution of juvenile fish ( <i>Yu.V. Gerasimov and I.A. Stolbunov</i> ) .....   | 270        |
| 11.3. Long-term dynamics of catches ( <i>Yu.V. Gerasimov, S.Yu. Brazhnik, and L.E. Vasyura</i> ) .....   | 284        |
| 11.4. Fish parasites ( <i>A.V. Tyutin and V.I. Kiyashko</i> ) .....  | 294        |
| 11.5. Immunophysiological state of ichthyofauna ( <i>E.A. Zabolotkina and T.B. Lapirova</i> ).....   | 297        |
| <b>Chapter 12. Alien Species in the Ecosystem of the Reservoir.....</b>  | <b>307</b> |
| 12.1. Algae ( <i>L.G. Korneva, V.V. Solovieva, and I.V. Mitropolskaya</i> ) .....  | 307        |
| 12.2. Vascular plants ( <i>S.Yu. Maltseva, A.A. Bobrov</i> ).....  | 311        |
| 12.3. Zooplankton ( <i>V.I. Lazareva</i> ).....  | 317        |
| 12.4. Benthic alien species ( <i>G.Kh. Shcherbina, S.N. Perova, and E.G. Pryanishnikova</i> ) .....  | 324        |
| 12.5. Fishes ( <i>E.A. Borovikova, Yu.V. Gerasimov, and D.P. Karabanov</i> ) .....   | 329        |
| 12.6. The importance of dreissenid mussels for ecosystem functioning in the reservoir.....   | 339        |
| 12.6.1. The main characteristics of dreissenid populations and biocenoses formed by these populations ( <i>E.G. Pryanishnikova and G.Kh. Shcherbina</i> ) .....  | 339        |
| 12.6.2. The role of <i>Dreissena veligers</i> in the structure and productivity of plankton ( <i>V.I. Lazareva and E.G. Pryanishnikova</i> ).....  | 349        |
| <b>Chapter 13. Anthropogenic Impact on the Ecosystem in the Reservoir .....</b>  | <b>357</b> |
| 13.1. Spatial distribution of organic pollutants in the ecosystem of the reservoir (a retrospective analytical review ( <i>G.M. Chuiko and V.A. Podgornaya</i> ) .....   | 357        |
| 13.2. Ecotoxicological assessment of water and bottom sediment quality ( <i>I.I. Tomilina, M.V. Gapeeva, and R.A. Lozhkina</i> ).....  | 371        |
| <b>CONCLUSIONS (<i>V.I. Lazareva</i>) .....</b>  | <b>389</b> |
| <b>REFERENCES .....</b>  | <b>404</b> |

ДЛЯ ЗАМЕТОК

# СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ЭКОСИСТЕМЫ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА

*Авторский коллектив:*

*В.И. Лазарева, А.С. Литвинов, С.А. Поддубный, В.В. Законнов,  
И.Л. Пырина, Л.Г. Корнева, Н.М. Минеева, Л.Е. Сигарева, В.Г. Папченко,  
А.И. Копылов, Ю.В. Герасимов, Г.Х. Щербина, А.В. Макрушин, Г.М. Чуйко,  
И.Э. Степанова, Е.М. Бикбулатова, Д.Б. Косолапов, Н.А. Тимофеева,  
И.В. Митропольская, С.Н. Перова, Е.Г. Пряничникова, Е.А. Заботкина,  
Е.А. Соколова, Н.Г. Косолапова, В.И. Кияшко, А.В. Тютин, Д.П. Карабанов,  
Т.Б. Лапирова, А.В. Романенко, И.А. Столбунов, Е.А. Боровикова, И.И. Томилина,  
М.В. Гапеева, О.Л. Цельмович, А.В. Законнова, В.В. Соловьева, Н.Г. Отюкова,  
С.Ю. Мальцева, Р.А. Ложкина, С.Ю. Бражник, Л.Е. Васюра, И.В. Рыбакова,  
Е.В. Румянцева, Т.С. Масленникова, И.С. Микрякова, Л.А. Кучай, Е.Н. Соколова,  
А.А. Бобров, В.А. Подгорная*

---

Подписано в печать 28.12.2018. Формат 70х100 1/16.  
Гарнитура Times. Печ. л. 28,5.  
Тираж 300 экз. Заказ № 4408.

---

Издатель – Российская академия наук

Оригинал-макет подготовлен  
ООО «Красногорский полиграфический комбинат»

Публикуется в авторской редакции

Отпечатано в типографии ООО «Красногорский полиграфический комбинат»  
115093, г. Москва, Партийный переулок д. 1, корп. 58, стр. 1

Издается по решению Научно-издательского совета Российской академии наук  
(НИСО РАН) и распространяется бесплатно